

TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Lehrstuhl für Bodenökologie

**Effekte einer mehrjährigen Ozonbehandlung von Fichten
(*Picea abies* (L.) Karst.) auf die Struktur und Funktion von
Ektomykorrhiza-Gemeinschaften**

Jana Ernst

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Naturwissenschaften

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. J. C. Munch
Prüfer der Dissertation: 1. Hon.-Prof. Dr. M. Schloter
2. Univ.-Prof. Dr. R. Matyssek

Die Dissertation wurde am 14.02.2013 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 16.05.2013 angenommen.

Meiner wunderbaren Tochter

Felicia Alizée

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungen und Fachbegriffe.....	5
Zusammenfassung	7
1 Einleitung	9
1.1 Die Bedeutung von troposphärischem Ozon	9
1.2 Wirkung von Ozon auf Pflanzen	10
1.3 Bedeutung von Ektomykorrhiza-Pilzen für Waldökosysteme.....	12
1.3.1 Aufbau und Funktion von Ektomykorrhizen	14
1.3.2 Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen	15
1.3.3 Exoenzyme als funktionelle Parameter der Ektomykorrhiza-Symbiose	16
1.3.4 Wirkung von Ozon auf Ektomykorrhiza-Pilze	18
1.4 Zielsetzungen dieser Arbeit	19
2 Material und Methoden	22
2.1 Standorteigenschaften und Probenahme	22
2.1.1 Beschreibung von Standort, Boden und Klima	22
2.1.2 Probenahme.....	23
2.1.3 Bodenanalysen	27
2.1.4 Ozonbehandlung.....	28
2.2 Identifizierung von Ektomykorrhiza-Pilzen	29
2.2.1 Morphologisch-anatomische Klassifizierung und Quantifizierung.....	29
2.2.2 Molekularbiologische Identifizierung (rDNA-Analyse) von Ektomykorrhizen	30
2.2.2.1 DNA-Extraktion, Amplifikation und Elektrophorese.....	30
2.2.2.2 Sequenzierung pilzlicher rDNA	32
2.2.3 Berechnung ökologischer Indizes	34
2.3 Enzymaktivitätsbestimmungen von Ektomykorrhiza-Pilzen	35
2.3.1 Auswahl von Ektomykorrhiza-Spitzen für die Bestimmung von Exoenzymaktivitäten	35
2.3.2 Protokoll und Substrate für die Enzymtests	36
2.3.3 Prinzip der Enzymtests	37
2.3.4 Optimierung der sequentiellen Enzymtests.....	38
2.3.5 Berechnung von Exoenzymaktivitäten	40
2.3.6 Berechnung funktioneller Parameter.....	41
2.4 Statistische Analysen.....	42
3 Ergebnisse.....	45
3.1 Biodiversität der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften im Kranzberger Forst	45
3.1.1 Absolute und relative Abundanz von Ektomykorrhizen.....	45
3.1.2 Gesamtabundanz von Ektomykorrhiza-Typen	46

3.1.3	Häufigkeit der Ektomykorrhizen	49
3.1.4	Diversität und Gleichverteilung der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften	51
3.1.5	Vielfalt der Gattungen	52
3.2	Exoenzymaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften.....	54
3.2.1	Einfluss von Probenahmezeitpunkt, Jahreszeit, Horizont und Ozon auf die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften	54
3.2.2	Korrelation der Exoenzymaktivitäten.....	57
3.2.3	Gesamtaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften	61
3.2.4	Einfluss von Ozon auf die Exoenzymaktivitäten ausgewählter Gattungen	63
3.3	Funktionelle Diversität der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften im Kranzberger Forst	65
3.4	Charakterisierung der Ektomykorrhiza-Pilze bezüglich der Explorationstypen..	74
3.4.1	Verteilung der Explorationstypen	75
3.4.2	Korrelation von Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen der Ektomykorrhiza-Pilze	77
3.4.3	Clusterung nach Explorationstypen	79
4	Diskussion	81
4.1	Anstieg der Biodiversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nach mehrjähriger Ozonbehandlung.....	81
4.2	Ozon beeinflusst die Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen	86
4.3	Erhöhung der funktionellen Diversität von Ektomykorrhiza- Gemeinschaften unter steigenden Ozonbelastungen von Wäldern.....	90
4.4	Korrelation zwischen Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen.....	92
4.5	Resilienz und Plastizität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften	95
4.6	Schlussfolgerungen	97
5	Anhang	99
	Literaturverzeichnis.....	136
	Danksagung.....	151

Abkürzungen und Fachbegriffe

Ab	Abundanz
Ab _{rel}	relative Abundanz
A _h	mineralischer, durch Humusstoffe gefärbter Horizont (Oberboden)
A _l	mineralischer sowie heller, ton- und kalkarmer Horizont (Oberboden)
ambient	umgebend, Außen-
AMC	7-Amino-4-Methylcoumarin
ANOVA	Varianzanalyse (= <i>Analysis of variance</i>)
AOT40	<i>Accumulated ozone exposure over a threshold of 40 ppb</i>
Aspen FACE	<i>Aspen Free-Air Carbon Dioxide Enrichment Experiment</i>
B _v	mineralischer, verbraunter und verlehmtter Horizont (Unterboden)
C	Contact-Explorationstyp
CASIROZ	<i>The Carbon Sink Strength of Beech in a Changing Environment: Experimental Risk Assessment of Mitigation by Chronic Ozone Impact</i>
Cel	Cellobiohydrolase
cmol _c	10 ⁻² dividiert durch die Ionenladung
C/N	Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis
CO ₂	Kohlendioxid
C _{org}	organischer Kohlenstoff
DLDA	diagonale lineare Diskriminanzanalyse
DNA	Desoxyribonukleinsäure
dNTP	Desoxyribonukleosidtriphosphat
EA	Exoenzymaktivität
EA _{rel}	relative Exoenzymaktivität
ECM	Ektomykorrhiza
EDTA	Ethylendiamintetraacetat
<i>et al.</i>	und andere (<i>et alii</i>)
FCKW	Fluorchlorkohlenwasserstoffe
FUNDIV	<i>Conserving and exploiting the functional diversity of ectomycorrhizal fungi in forest ecosystems</i>
x g	das Vielfache der Erdbeschleunigung
GDH	Glutamatdehydrogenase
Gl _r	β-Glucuronidase
Gl _s	β-Glucosidase
HF	Fluorwasserstoffsäure
H ₂ O	Wasser
H ₂ O ₂	Wasserstoffperoxid
HPLC	Hochleistungsflüssigkeitschromatographie (<i>High performance liquid chromatography</i>)
ICP-AES	Induktiv gekoppelte Plasma-Atomemissionsspektroskopie
ITS	intern transkribierende Distanzstücke (<i>Internal transcribed spacers</i>)
k.A.	keine Angabe
KAK _{pot}	potentielle Kationenaustauschkapazität
KF	Kontrollflächen

KF 1	erste Kontrollfläche
KF 2	zweite Kontrollfläche
L	<i>Long-Distance</i> Explorationstyp
Lac	Laccase
Leu	Leucin-Aminopeptidase
Mf	<i>Medium-Distance fringe</i> Explorationstyp
m	Meter
min	Minute
Ms	<i>Medium-Distance smooth</i> Explorationstyp
MU	4-Methylumbelliferyl-
MUF	4-Methylumbelliferon
<i>n</i>	Anzahl
Na ₂ EDTA	Dinatrium-Ethylendiamintetraacetat
Nag	Chitinase
NH ₄ ⁺	Ammonium
n.id.	nicht identifiziert
NO ₃ ⁻	Nitrat
NO _x	Stickoxide
N _{total}	Gesamt-Stickstoff
O ₃	Ozon
¹ O ₂	Singulett-Sauerstoff
O ₂ ^{-•}	Superoxid
OF	Ozonfläche
O _{f+h}	organischer Horizont mit fermentierter sowie humifizierter organischer Substanz (auf dem Mineralboden aufliegend)
OR	Chancenverhältnis (<i>Odds ratio</i>)
PC	Hauptkomponente (<i>principle component</i>)
PCA	Hauptkomponentenanalyse (= <i>Principle component analysis</i>)
PCR	Polymerase-Kettenreaktion (= <i>Polymerase chain reaction</i>)
Pho	saure Phosphatase
P ₂ O ₅	Phosphor
ppb	parts per billion
PN	Probenahme
ROS	reaktive Sauerstoffspezies
rpm	Umdrehungen pro Minute
Rubisco	<u>R</u> ibulose-1,5- <u>b</u> isphosphat- <u>c</u> arboxylase/- <u>o</u> xxygenase
S	<i>Short-Distance</i> Explorationstyp
SFB 607	Sonderforschungsbereich 607: „Wachstum und Parasitenabwehr – Wettbewerb um Ressourcen in Nutzpflanzen aus Land- und Forstwirtschaft“
SE	Standardfehler
TAE	Tris-Acetat-EDTA
TBE	Tris-Borat-EDTA
TRIS	Tris(hydroxymethyl)-aminomethan
VOC	flüchtige Kohlenwasserstoffe
Xyl	β-Xylosidase

Zusammenfassung

Ektomykorrhiza-Pilze gehen in Waldökosystemen häufig mutualistische Symbiosen mit Bäumen oder Sträuchern ein, wobei sie durch ihre Myzelien entscheidend zur Verbesserung der Nährstoffsituation für Pflanzen auf nährstoffarmen Böden beitragen. Dafür erhalten Ektomykorrhiza-Pilze 10-30 % der während der pflanzlichen Photosynthese gebildeten Assimilate. Steigende troposphärische Ozonkonzentrationen wirken sich jedoch negativ auf die Kohlenstoff-Assimilation von Pflanzen aus und können somit zu einer verminderten Kohlenstoff-Allokation von den oberirdischen Pflanzenteilen in den Wurzelraum führen. Um die Auswirkungen von erhöhten Ozonkonzentrationen auf Ektomykorrhiza-Pilze abschätzen zu können, wurden im Rahmen dieser Arbeit der Einfluss einer mehrjährigen Ozonbegasung adulter Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) auf die Struktur und Funktion von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften untersucht. Dazu wurden an vier Probenahmezeitpunkten (2007-2009) Proben der oberen Bodenschicht auf einer Ozon-behandelten und auf zwei unbehandelten Kontrollflächen entnommen. Anschließend wurde die strukturelle Zusammensetzung der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften über morphologisch-anatomische Eigenschaften charakterisiert und anhand von DNA-Sequenzen der ITS-Region identifiziert. Die Auswirkungen der Ozonbehandlung auf Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wurden über die Bestimmung acht verschiedener, extrazellulärer Enzymaktivitäten einzelner Ektomykorrhiza-Spitzen mittels sequentieller Enzymtests untersucht.

Die Untersuchungen zeigten, dass am Ende der mehrjährigen Ozonbehandlung die Diversität sowie die relative Häufigkeit der Gattungen auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen signifikant erhöht waren. Weiterhin waren die Gleichverteilung von Arten und Gattungen sowie die Vielfalt an Gattungen auf der Ozonfläche höher als auf den Kontrollflächen. Daneben gab es auch einen Trend zur Verschiebung von Ektomykorrhiza-Arten, wobei auf der Ozonfläche im Vergleich zu den beiden Kontrollflächen der Anteil des *Long-Distance* Explorationstyp unterrepräsentiert und der Anteil des *Contact*-Explorationstyp überrepräsentiert war. Auf funktioneller Ebene konnte festgestellt werden, dass die Aktivitäten hydrolytischer Enzyme (β -Xylosidase, Chitinase, Cellobiohydrolase, β -Glucosidase, saure Phosphatase, Leucin-Aminopeptidase) geringer und die des oxidativen Enzyms Laccase auf der Ozonfläche signifikant höher waren als auf den Kontrollflächen. Darüber hinaus führte die Ozonbegasung auch zu einer signifikant höheren funktionellen Diversität, die als der funktionelle Beitrag einzelner Gattungen innerhalb einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft definiert ist.

Während die Diversität auch 18 Monate nach Beendigung der Ozonbegasung auf der Ozonfläche unverändert war, näherte sich die Gleichverteilung (Evenness) über die Zeit zwischen der Ozonfläche und den Kontrollflächen an. Bereits ein halbes Jahr nach Einstellung der Ozonbegasung konnte ein Angleichen der Verteilung von Explorationstypen der Ozonfläche an die Kontrollflächen festgestellt werden. Ähnliches konnte bezüglich der Exoenzymaktivitäten beobachtet werden, wobei auf der Ozonfläche die Anzahl der Enzyme, die gegenüber den Kontrollflächen verringerte Aktivitäten aufwiesen, mit der Zeit abnahm. Je länger die Ozonbehandlung zurücklag, desto häufiger wurden auch erhöhte Exoenzymaktivitäten auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen festgestellt. Die funktionelle Diversität war zwar stets auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen erhöht, allerdings glichen sich die Werte zwischen der Ozon-behandelten Fläche und den unbehandelten Kontrollflächen nach Ende der Ozonbehandlung über die Zeit an.

Somit konnte gezeigt werden, dass die mehrjährige Ozonbehandlung von Fichten einen starken Einfluss auf die strukturellen als auch die funktionellen Eigenschaften von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften hatte. Darüber hinaus deuteten die raschen Veränderungen der strukturellen und funktionellen Parameter nach Ende der Ozonbegasung auf eine hohe Plastizität und Resilienz von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften hin.

1 Einleitung

1.1 Die Bedeutung von troposphärischem Ozon

Ozon (O_3) ist ein Spurengas, welches natürlicherweise in den oberen Schichten der Atmosphäre (Stratosphäre) vorkommt und durch die Absorption von Sonnenlicht (im Bereich von 200-310 nm) terrestrische Organismen auf der Erde vor schädigender UV-Strahlung schützt (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, 1995; Bliefert, 1994). Während sich rund 90 % des atmosphärischen Ozons in der Stratosphäre (10-50 km Höhe) befinden, beträgt der Anteil von Ozon in der unteren Schicht der Atmosphäre, der Troposphäre (0-10 km Höhe), etwa 10 % (Krupa & Manning, 1988). Im Unterschied zum Ozonabbau in der Stratosphäre durch anthropogene Fluorchlorkohlenwasserstoffe (FCKW) und Halogene, nahm seit 1950 der Ozongehalt in der Troposphäre zusammen mit den Konzentrationen von primären Luftschadstoffen wie Stickoxiden und Kohlenwasserstoffen stetig zu (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, 1995; Möller, 2003; Müller *et al.*, 2007; Palitzsch *et al.*, 2005). Im 19. Jahrhundert lag die troposphärische Ozonkonzentration bei 10 ppb, stieg jedoch nach Beginn der anthropogenen Freisetzung von Fluorchlorkohlenwasserstoffen in den 1940er Jahren bis zum Jahr 2000 um mehr als das Dreifache auf durchschnittliche Werte von 35 bis 40 ppb an (Fowler *et al.*, 2008; Sandermann, 2001). Ursächlich für diesen Anstieg ist die verstärkte Bildung von Ozon durch photochemische Reaktionen, bei denen Vorläufersubstanzen wie Stickoxide (NO_x) aus Verbrennungsprozessen und Kohlenwasserstoffe (VOC) anthropogenen oder pflanzlichen Ursprungs unter Einwirkung von Sonnenlicht miteinander reagieren (Karnosky *et al.*, 2005; Percy *et al.*, 2010; Wagner & Koller, 2004; Wu *et al.*, 2008). Weiterhin begünstigen aber auch stehende Luftmassen unter hohen Temperaturen (Inversionswetterlagen) oder Blitzschläge die Entstehung von besonders hohen, erdnahen Ozonkonzentrationen (Bliefert, 1994; Fowler *et al.*, 2008; Percy *et al.*, 2010; Sandermann, 2001).

Als problematisch gilt die anthropogen bedingte Zunahme von troposphärischem (bodennahen) Ozon, welches als starkes Oxidationsmittel toxisch wirkt (Palitzsch *et al.*, 2005; Schmitz *et al.*, 2003). So wird Ozon als bedeutendster Luftschadstoff für Pflanzen betrachtet, da es als Pflanzenschadgas enorme Auswirkungen auf die Nahrungsmittelversorgung der Weltbevölkerung hat (Karnosky *et al.*, 2007; Long *et al.*, 2005; Matyssek *et al.*, 2007b; Stüdemann *et al.*, 2003; Wittig *et al.*, 2007). Dieser sekundäre Luftschadstoff führt unter anderem zu einer Verlangsamung des Wachstums und der Entwicklung von Pflanzen (Leisner & Ainsworth, 2011; Pell *et al.*, 1997; Wittig *et al.*, 2007). Dadurch reduziert troposphärisches Ozon auch die Eigenschaft von Wäldern

als Kohlenstoffsенке dem Klimawandel entgegenzuwirken, da deren Widerstandskraft (Resistenz) und somit auch die Produktivität beeinträchtigt wird (Karnosky *et al.*, 2005; Matyssek *et al.*, 2007b; Toet *et al.*, 2009). Gegenwärtige Ozonkonzentrationen führen bereits zu Ernteverlusten in Milliardenhöhe, da landwirtschaftliche Erträge um bis zu 10-20 % vermindert werden (Bliefert, 1994; Long *et al.*, 2005; Sandermann, 2001).

Langfristig gesehen muss auf Grund der weltweit ansteigenden Freisetzung von O₃-Vorläuferstufen aus Verkehr und Industrie (NO_x, VOC) in der nördlichen Hemisphäre mit einem Anstieg der mittleren Ozonkonzentrationen auf bis zu 85 ppb bis zum Jahr 2100 gerechnet werden (Wittig *et al.*, 2009). Aber bereits heute treten in Europa während der Vegetationsperiode Ozonwerte auf, die deutlich über den für europäische Laub- und Nadelbäume empfohlenen VDI-Richtwerten (MIK-Werte) für eine 8-stündige Einwirkungsdauer von 92 µg/m³ (≈ 46 ppb) liegen (Grünhage *et al.*, 2011; Kommission Reinhaltung der Luft im VDI und DIN - Normenausschluss KRdL, 2008) und sich schädigend auf Wälder auswirken können (Baumgarten *et al.*, 2010; Sandermann, 2001). Aus diesem Grund wurden innerhalb der Europäischen Union (EU) zum Schutz der Vegetation Zielwerte in der Richtlinie 2008/50/EG des Europäischen Parlaments und des Rates (Amtsblatt der Europäischen Union, 2008) über Luftqualität und saubere Luft für Europa festgehalten, welche ebenfalls im deutschen Recht in der 39. Verordnung zum Bundes-Immissionsschutzgesetz (Bundesgesetzblatt, 2010) festgeschrieben sind. Dabei wurde ein Zielwert ab dem Jahr 2010 von 18000 µg/m³ * h als AOT40-Expositionsindex („Accumulated ozone exposure over a threshold of 40 ppb“ [µg/m³ * h]) für den Zeitraum von Mai bis Juli und über fünf Jahre gemittelt festgesetzt. Der Schwellenwert von 40 ppb wurde entsprechend eines kritischen Aufnahmelevels von Ozon aus Kammermessungen abgeleitet und soll der weiteren Risikobewertung von Ökosystemen dienen (Grünhage *et al.*, 2011; Palitzsch *et al.*, 2005). Längerfristig soll bis zum Jahr 2020 zum Schutze der Vegetation jedoch ein Zielwert von 6000 µg/m³ * h (AOT40, Mai bis Juli, gemittelt über fünf Jahre) nicht mehr überschritten werden.

1.2 Wirkung von Ozon auf Pflanzen

Ozon wird in die Pflanzen direkt über die Spaltöffnungen (Stomata) während des normalen Gasaustausches aufgenommen und kann dort zu verschiedenen physiologischen Reaktionen führen, die eine veränderte Spaltöffnungsleitfähigkeit und eine Beeinträchtigung der Kohlenstoffaufnahme und Wassernutzungseffizienz zur Folge haben (Andersen, 2003; Baumgarten *et al.*, 2010; Matyssek *et al.*, 2006; Nunn *et al.*, 2007). So kann Ozon unmittelbar nach der Aufnahme in die Pflanze zu toxischen reaktiven Sauerstoffspezies (ROS) wie Superoxid (O₂⁻), Wasserstoffperoxid (H₂O₂) oder Singulett-Sauerstoff (¹O₂) umgesetzt werden, welche wiederum über eine Kaskade von

Reaktionen einen programmierten Zelltod auslösen können (Leisner & Ainsworth, 2011; Sandermann, 2008; Wohlgemuth *et al.*, 2002). In diesem Fall kommt es zu anfänglich punktförmigen Zerstörungen des Blattgewebes (Nekrosen), welche sich flächig ausbreiten und zur Schädigung oder dem Absterben des Blattes führen (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, 1995). Hauptsächlich zerstört Ozon in Pflanzenzellen aber chemische Doppelbindungen zwischen Kohlenstoffatomen, wodurch ungesättigte Fettsäuren verändert und physiologische Prozesse wie die Photosynthese oder die Atmung beeinträchtigt werden (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, 1995). In den Chloroplasten kommt es durch erhöhte Ozonkonzentrationen zu einer Inhibierung der Aktivität und Verminderung der Konzentration des Enzyms Rubisco (Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/-oxxygenase), was zu einer verminderten Photosyntheserate führt (Pell *et al.*, 1997; Wittig *et al.*, 2009). Zudem bewirken erhöhte Ozongehalte in den Mitochondrien während der Photorespiration auch eine Inhibition der Atmungsprozesse (Andersen, 2003; Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, 1995; Farage *et al.*, 1991; Wittig *et al.*, 2007). In den oberirdischen Pflanzenteilen wird dadurch die CO₂-Fixierung sowie die Bereitstellung von Kohlenstoff (Kohlenstoff-Allokation) und Stickstoff für die Proteinsynthese vermindert (Andersen, 2003; Matyssek *et al.*, 2010; Smith & Smith, 2009). Infolge von Schädigungen der Mesophyll-Zellen kommt es zur Akkumulation von löslichen Zuckern und Kohlenhydraten in den Blättern, die nicht mehr über das Phloem in die unterirdischen Pflanzenteile transportiert werden können (Andersen, 2003). Die Ozon-induzierte Schädigung des Mesophyll-Plasmalemma und der Lipidperoxidationen führen außerdem zu steigenden Reparaturkosten, wodurch letztlich auch die Chloroplasten geschädigt werden (Andersen, 2003).

In den vierziger Jahren des 20. Jahrhunderts wurden beträchtliche Schäden in Waldbeständen um Los Angeles ersichtlich, welche durch die im photochemischen Sommersmog enthaltene Hauptkomponente - das Ozon - mit verursacht wurden (Bliefert, 1994; Sandermann, 2001). Weiterhin traten im Osten der Vereinigten Staaten um 1954 an Tabakblättern fleckige Erkrankungen (Chlorosen) auf, die auf Ozonbelastungen zurückzuführen waren (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, 1995; Heggestad & Middleton, 1959; Sandermann, 2001). Eine negative Wirkung von Ozon auf Wälder wurde beispielsweise an Jungbäumen festgestellt, die unter einer Ozonbehandlung Wachstumseinbußen, eine verminderte Photosyntheserate, eine verminderte Resistenz gegenüber Infektionen sowie eine veränderte Blattstruktur aufwiesen (Baumgarten *et al.*, 2010; Fowler *et al.*, 2008; Sandermann, 2001). Bei Kiefern konnte eine höhere Empfindlichkeit gegenüber Schädlingen wie dem Borkenkäfer sowie Rotfäule-Pilzen und Umwelteinflüssen wie Frost oder Trockenheit unter erhöhten Ozonkonzentrationen gefunden werden (Sandermann, 2001). Junge Fichten zeigten außerdem gegenüber

ausgewachsenen Fichten eine höhere Ozonsensitivität (Wieser *et al.*, 2002). Mit steigendem Alter der Bäume nahm der Anteil an frei verfügbaren Antioxidantien zu, welche toxische reaktive Sauerstoffspezies (ROS) inaktivieren, wodurch die Ozonsensitivität vermutlich abnimmt (Matyssek *et al.*, 2007a; Wieser *et al.*, 2002). Die Ozonsensitivität ist auch an die Bildung von Ethylen geknüpft, wobei unter hohen Ozonbelastungen ein steigender Ethylen-Gehalt zu einer Förderung des Alterungsprozesses des Baumes führt und wie bei den toxischen reaktiven Sauerstoffspezies zum Absterben der gesamten Pflanze führen kann (Langebartels *et al.*, 2002). Bestimmte Baumarten reagieren besonders sensitiv auf Ozon. Zu den Ozonsensitiven Bäumen, welche als Bioindikatoren für veränderte Umwelteinflüsse fungieren können, gehören unter anderem die Weiß-Esche (*Fraxinus americana*), die Amerikanische Zitterpappel (*Populus tremuloides*) oder die Späte Traubenkirsche (*Prunus serotina*) (Coulston *et al.*, 2003; Krupa & Manning, 1988; Skelly, 2000). Als relativ unempfindlich gegenüber Ozon gelten dagegen Bäume wie die Balsam-Tanne (*Abies balsamea*), die Amerikanische Schwarzlinde (*Tilia americana*) oder die Gemeine Fichte (*Picea abies*) (Coulston *et al.*, 2003; Smith, 1981). Erhöhte troposphärische Ozonkonzentrationen bewirken biochemische Veränderungen, die in den Pflanzen für Tage oder Monate gespeichert werden („Memory-Effekt“) und erst in der nachfolgenden Vegetationsperiode zu stark verzögerten, sichtbaren Auswirkungen an den Pflanzen führen (Palitzsch *et al.*, 2005; Sandermann, 2001). So verkürzt sich beispielsweise die Lebensdauer von Kiefernadeln unter Ozonstress von vier Jahren auf ein Jahr, während auch das Wachstum der Bäume durch eine Reduzierung der Photosynthese vermindert wurde (Sandermann, 2001).

1.3 Bedeutung von Ektomykorrhiza-Pilzen für Waldökosysteme

Der Begriff „Symbiose“ wurde durch de Bary (1879) eingeführt und als das enge Zusammenleben von zwei verschiedenartigen Organismen betrachtet, die überwiegend einseitig im Sinne des Parasitismus einen Nutzen davon haben (Harley & Smith, 1983; Strasburger *et al.*, 1991; Wagenitz, 2003). Von Hertig *et al.* (1937) wurde die Symbiose später als das Zusammenleben von zwei oder mehreren verschiedenartigen Organismen beschrieben, wobei alle Partner Vorteile aus dieser Lebensweise ziehen (Wagenitz, 2003). Die Mykorrhiza wurde erstmals als das Zusammenleben von Wurzeln höherer Landpflanzen mit Pilzen durch Frank (1885) beschrieben und stellt eine sehr wichtige, weltweit verbreitete Symbioseform dar (Agerer, 2001; Strasburger *et al.*, 1991). Es werden mehrere Mykorrhiza-Formen unterschieden: die Ektomykorrhiza (ECM), die arbuskuläre, erikoide, arbutoide- und Orchideen-Mykorrhiza (Carlile & Watkinson, 1994; Gisi *et al.*, 1997; Strasburger *et al.*, 1991; Wagenitz, 2003). Während die Pilzhyphen bei

der Ektomykorrhiza in der Regel nicht in die Wurzelrindenzellen eindringen und die Wurzeloberfläche meist vollständig von einem Hyphenmantel bedeckt ist, bilden die anderen Mykorrhizatypen intrazelluläre Strukturen innerhalb der Zellen des Rindenparenchyms der Wurzeln aus (Gisi *et al.*, 1997; Strasburger *et al.*, 1991). In der vorliegenden Arbeit wurde ausschließlich die erste Mykorrhiza-Form untersucht, von der bekannt ist, dass weltweit über 6000 Pilzarten an Bäumen und Sträuchern Ektomykorrhizen ausbilden können (Agerer, 2006; Buscot *et al.*, 2000; Carlile & Watkinson, 1994; Martin *et al.*, 2001; Pritsch *et al.*, 2004). Dazu zählen überwiegend die Ständerpilze (Basidiomycota) und im geringeren Umfang die Schlauchpilze (Ascomycota) sowie Vertreter der Ordnung Endogonales (ehemals Zygomycota) (Agerer, 2006; Hibbett *et al.*, 2007; James *et al.*, 2006; Ottow, 2011). Ektomykorrhizen haben große ökologische, funktionelle sowie ökonomische Bedeutung, da sie besonders in Wäldern der gemäßigten und borealen Breiten sowie an einigen Standorten der Tropen vorkommen (Brundrett, 2009). Als symbiontische Pilze sind Ektomykorrhizen in der Lage Nährstoffe im Boden zu erschließen, die für die Baumwurzeln nicht zugänglich sind oder auf Grund ihrer chemischen Form nicht durch Wurzeln aufgenommen werden können (Nehls *et al.*, 2007). Dabei nehmen Ektomykorrhiza-Pilze insbesondere organischen und anorganischen Stickstoff sowie Phosphor auf (Buscot *et al.*, 2000; Hobbie, 2006; Read & Perez-Moreno, 2003; Wiemken & Boller, 2002) und ermöglichen selbst in Böden mit Nährstoffmangel die Entwicklung von Baumbeständen (Buscot *et al.*, 2000). In borealen Wäldern tragen Ektomykorrhiza-Pilze zu rund einem Drittel der mikrobiellen Biomasse bei (Högberg & Högberg, 2002; Jones *et al.*, 2010), was ihre enorme Bedeutung verdeutlicht. Ektomykorrhiza-Pilze sind insbesondere mit ökonomisch wichtigen Baumarten wie Fichten oder Buchen assoziiert, von denen sie Kohlenhydrate aus der Photosynthese erhalten (Brundrett, 2009; Tedersoo *et al.*, 2010).

In temperaten und borealen Waldökosystemen treten häufig Nährstofflimitationen (insbesondere von Stickstoff) auf, da totes Pflanzenmaterial meist nur langsam abgebaut wird (Buscot *et al.*, 2000; Nehls *et al.*, 2007; Wallenda & Kottke, 1998). In der Streu- und Humusschicht findet man im großen Umfang komplexe Kohlenhydrat-Verbindungen (z.B. Zellulose und Lignin), welche meist nicht von Ektomykorrhiza-Pilzen, sondern nur von spezialisierten Mikroorganismen abgebaut werden können (Högberg *et al.*, 1999; Nehls, 2008; Nehls *et al.*, 2007). Symbiontische Pilze wie die Ektomykorrhizen erhalten organischen Kohlenstoff fast ausschließlich aus der mutualistischen Symbiose mit Bäumen (Buée *et al.*, 2007; Högberg *et al.*, 1999). Über diese Interaktion gelangen etwa 10-30 % der Kohlenhydrate aus photosynthetisch aktiven Pflanzenteilen (*Source*) in den unterirdischen Wurzelraum (*Sink*) zu den Ektomykorrhiza-Pilzen, die in ihrer Kohlenstoffversorgung obligat von der durch die Wirtspflanze zur Verfügung gestellten

Zucker abhängig sind (Nehls *et al.*, 2007; Rillig *et al.*, 2002; Tarkka *et al.*, 2005; Wallenda & Kottke, 1998). In diesem Punkt unterscheiden sich symbiontische von saprotrophen Pilzen, welche in der Mykorrhizosphäre koexistieren und interagieren (Buée *et al.*, 2007; Cairney & Meharg, 2002). Saprotrophen Pilzen ist es als freilebenden Destruenten möglich, organisch gebundenen Kohlenstoff aus totem organischen Material zu beziehen (Buée *et al.*, 2007; Cairney & Meharg, 2002; Dix & Webster, 1994). In den letzten Jahren wurde jedoch das saprotrophe Potenzial von Ektomykorrhiza-Pilzen während Kohlenstoffmangelsituationen auf Grund ihrer evolutionären Vorgeschichte kritisch diskutiert (Baldrian, 2009; Cullings & Courty, 2009; Hibbett *et al.*, 2000).

1.3.1 Aufbau und Funktion von Ektomykorrhizen

Ektomykorrhiza-Pilze bilden einen Hyphenmantel, an den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen (Barker *et al.*, 1998). Die Manteloberfläche bildet die Kontaktfläche mit dem Boden und kann über das Pilzmyzel (abziehende Hyphen und Rhizomorphen) enorm vergrößert werden (Agerer, 2001; Smith & Read, 2008). Das Pilzmyzel der Ektomykorrhizen unterdrückt die Bildung von Wurzelhaaren der Bäume und ersetzt diese funktionell (Nehls, 2008; Schnell *et al.*, 1987; Strasburger *et al.*, 1991). Daneben bilden die Ektomykorrhizen im interzellulären Rindenparenchym der Wurzeln eine Interaktionszone, das Hartigsche Netz (Gisi *et al.*, 1997; Strasburger *et al.*, 1991). Dort findet der Nährstoffaustausch zwischen den Bäumen und den Ektomykorrhiza-Pilzen statt (Carlile & Watkinson, 1994; Nehls, 2008). In Ektomykorrhizen wird aktiv über das Pilzmyzel aufgenommenes ortho-Phosphat an die Wurzelzellen weitergegeben und dient als umgewandeltes Polyphosphat in den Vakuolen der Wurzelzellen als Phosphat-Reservoir der Bäume (Carlile & Watkinson, 1994). Stickstoff kann in Form von Ammonium (NH_4^+), Nitrat (NO_3^-) und Aminosäuren in Ektomykorrhizen aufgenommen werden und wird über verschiedene Wege in den Aminosäurestoffwechsel geschleust (Carlile & Watkinson, 1994; Javelle *et al.*, 2003). Darüber hinaus erfolgt ein Austausch von weiteren Nährstoffen wie Kalium, Magnesium, Schwefel oder Calcium und Wasser zwischen Ektomykorrhizen und Bäumen (Nehls, 2008; Olsson & Wallander, 1998).

Neben der verbesserten Nährstoffaufnahme aus dem Boden und einem verbesserten Wachstum, bietet eine Mykorrhizierung von Wurzeln auch einen zusätzlichen Schutz vor Infektionen durch andere Pilze, Bakterien sowie pflanzenfressenden Kleintieren (Carlile & Watkinson, 1994). Entsprechend kann das Überleben von Setzlingen durch eine Mykorrhizierung erhöht sein (Grebenc & Kraigher, 2007a). Einige Arten von Ektomykorrhiza-Pilzen haben durch den kommerziellen Anbau von Fruchtkörpern essbarer Pilze wie dem Steinpilz (*Boletus edulis*) oder den Trüffeln (*Tuber spp.*) auch eine große ökonomische Bedeutung erlangt (Horton & Bruns, 2001).

1.3.2 Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen

Ektomykorrhiza-Pilze durchwachsen mit ihrem Myzel die obersten Horizonte von Böden zur Nährstoffaufnahme und werden je nach Umfang, Reichweite sowie Organisation des Myzels in verschiedene Explorationstypen unterteilt (Agerer, 2007). Explorationstypen geben Auskunft über die Raumbesetzung durch die Ektomykorrhiza-Pilze im Boden und die Reichweite des Myzels für die Nährstoffaufnahme (Agerer, 2007). Folgende Explorationstypen werden je nach Umfang von abziehenden Hyphen (sog. Emissionshyphen) und dem Vorhandensein sowie der Differenzierung von Rhizomorphen unterschieden (Abb. 1-1): ¹*Contact*, ²*Short-Distance*, ^{3a}*Medium-Distance fringe*, ^{3b}*Medium-Distance mat*, ^{3c}*Medium-Distance smooth*, ⁴*Long-Distance* und ⁵*Pick-a-back*-Explorationstyp (Agerer, 2001).

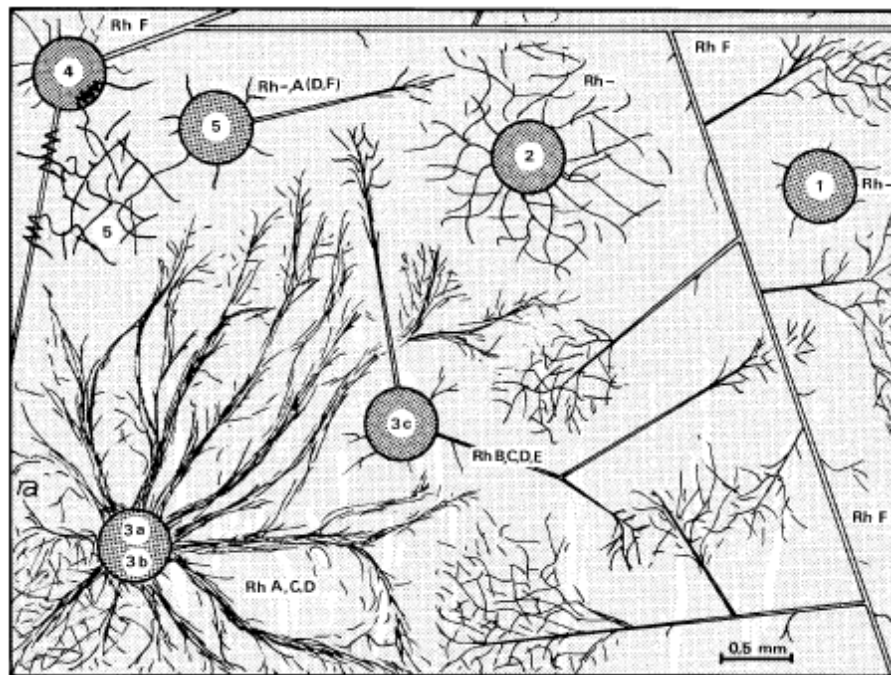


Abb. 1-1: Darstellung der verschiedenen Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen. 1 = *Contact*; 2 = *Short-Distance*; 3 a, b = *Medium-Distance fringe* und *Medium-Distance mat*; 3 c = *Medium-Distance smooth*; 4 = *Long-Distance*; 5 = *Pick-a-back*-Explorationstyp. Alle Abbildungen sind normiert. Rh = Rhizomorphen; A-F = Organisationstypen von Rhizomorphen gemäß Agerer (1991). Abbildung stammt aus Agerer (2001).

Der ¹*Contact*-Explorationstyp weist eine glatte Oberfläche und wenige in den Boden abziehende Hyphen auf (Agerer, 2001; Agerer, 2007). Die Mäntel sind hydrophil, wodurch direkt Nährstoffe über den Mantel aufgenommen werden können (Agerer, 2007). Der ²*Short-Distance* Explorationstyp ist durch viele abziehende Hyphen charakterisiert, die den Ektomykorrhiza-Pilz dicht umhüllen (Agerer, 2001; Agerer, 2007). Wie der *Contact*-Explorationstyp hat der *Short-Distance* Explorationstyp nur eine geringe Reichweite in den

Boden und weist einen hydrophilen Mantel auf (Agerer, 2007). Der ³*Medium-Distance* Explorationstyp ist durch das Vorhandensein von Rhizomorphen gekennzeichnet, wobei deren innere Strukturen von undifferenzierten Hyphenbündeln bis zu hochdifferenzierten Strukturen mit gefäßartigen Hyphen sehr verschieden sein kann (Agerer, 2007). Außerdem werden beim *Medium-Distance* Explorationstyp in Abhängigkeit von der Morphologie des die Rhizomorphen umgebenden Myzels drei Subtypen unterschieden (Agerer, 2001; Agerer, 2007). Der ^{3c}*Medium-Distance smooth* Explorationstyp besitzt glatte, leicht differenzierte Rhizomorphen und ist überwiegend hydrophil (Agerer, 2001; Agerer, 2007; Agerer & Raidl, 2004). Dagegen erscheint die Oberfläche der wenig differenzierten Rhizomorphen und der Mantel des ^{3a}*Medium-Distance fringe* Explorationstyps wegen der zahlreichen abziehenden Hyphen haarig (Agerer, 2001; Agerer, 2007; Agerer & Raidl, 2004). Die Rhizomorphen und Hyphenmatten des ^{3b}*Medium-Distance mat* Explorationstyps sind sehr kompakt und treten besonders konzentriert in mineralischen Bodenhorizonten auf (Agerer, 2007). Höchst entwickelte Rhizomorphen mit einer Reichweite von mehreren Dezimetern sind charakteristisch für Ektomykorrhiza-Pilze des ⁴*Long-Distance* Explorationstyps, welche auch gefäßartige Leitelemente aufweisen (Agerer, 2001; Agerer, 2007; Agerer & Raidl, 2004). Die Wasser- und Ionenaufnahme findet beim *Long-Distance* Explorationstyp ausschließlich in den hydrophilen Endverzweigungen der Rhizomorphen statt, wonach über diese Leitelemente der Wassertransport ermöglicht wird (Agerer, 2007). Der restliche Bereich der Ektomykorrhiza sowie die Rhizomorphen sind hydrophob (Agerer, 2007). Der ⁵*Pick-a-back*-Explorationstyp (bzw. Huckepack-Explorationstyp) tritt überwiegend in der Familie der Gomphidiaceen auf, die innerhalb der Rhizomorphen und/oder dem Mantel von *Rhizopogon* und *Suillus* wachsen, jedoch selbst in der Lage sind Ektomykorrhizen zu bilden (Agerer, 2001; Agerer, 2007). Die Kosten für das Myzel, welche für die Raumbesetzung benötigt und durch die Wirtsbäume investiert werden müssen, sind Explorationstypen-spezifisch (Agerer, 2007; Weigt *et al.*, 2012). Die spezifischen Myzelbiomassen der Explorationstypen können deshalb neben der Raumbesetzung als ein qualitatives Merkmal zum Vergleich verschiedener Ektomykorrhiza-Gemeinschaften genutzt werden (Weigt *et al.*, 2012).

1.3.3 Exoenzyme als funktionelle Parameter der Ektomykorrhiza-Symbiose

Ektomykorrhiza-Pilze spielen eine wichtige Rolle im biogeochemischen Kreislauf vieler Waldökosysteme, wobei Zellwand-gebundene oder freie extrazelluläre Enzyme entscheidend zur Mobilisierung von Nährstoffen sowie dem Abbau von organischem Material beitragen (Cairney & Burke, 1994; Courty *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2011; Pritsch *et al.*, 2004; Rineau & Garbaye, 2009; van der Heijden & Sanders, 2002). Über die

Hyphen können Nährstoffe aufgenommen werden, welche zuvor durch bakterielle oder pilzliche Exoenzyme in den Boden freigesetzt wurden (Jones *et al.*, 2010). Angesichts ihrer Bedeutung werden extrazelluläre Enzyme als funktionelle Parameter von Ektomykorrhiza-Pilzen betrachtet (Jones *et al.*, 2010; McGill *et al.*, 2006). Die Aktivitäten dieser Enzyme sind dabei unter anderem von der Jahreszeit, der Temperatur, der Bodenfeuchte, aber auch von der taxonomischen Gruppe abhängig (Buée *et al.*, 2005; Courty *et al.*, 2010b). Durch die Bildung und Aktivität von Exoenzymen gelangen Ektomykorrhizen an im Boden limitierte Nährstoffe wie Stickstoff, Kalium oder Magnesium sowie an komplexe Kohlenstoffverbindungen wie Cellulose, Hemicellulose oder Lignin, die in Pflanzengewebe eingeschlossen sind (Cairney & Burke, 1994; Jentschke *et al.*, 2001; Jones *et al.*, 2011; Pritsch & Garbaye, 2011). Weiterhin werden organisch gebundene Phosphate sowie organisch gebundener Stickstoff aus Polymeren wie Chitin (von Pilzen und Arthropoden) oder Proteinen (aus toter Biomasse) durch extrazelluläre Enzyme mobilisiert und anschließend in gelöster Form über die Zellwand und die Plasmamembran in die Ektomykorrhiza-Pilze aufgenommen und an die Bäume weitergeleitet (Cairney & Burke, 1994; Courty *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2011; Rineau & Garbaye, 2009; Smith & Read, 2008). Zu den Enzymen von Ektomykorrhizen, die Nährstoffe in organisch gebundener Form verfügbar machen können, wurden bisher unter anderem Cellulasen, Pektinasen, Hemicellulasen, Phosphomonoesterasen, saure Phosphatasen, Chitinasen, Proteasen, Peroxidasen und Phenoloxidasen wie die Laccase nachgewiesen (Cullings & Courty, 2009; Luis *et al.*, 2005; Ottow, 2011; Pritsch & Garbaye, 2011). Um eine Nutzung der Abbauprodukte von extrazellulären Enzymen durch andere Bodenorganismen zu verhindern, sind diese teilweise stark an die Oberfläche der Mykorrhiza-Pilze gebunden (Pritsch & Garbaye, 2011; Pritsch *et al.*, 2004). Die Bindung an die Oberfläche der Ektomykorrhiza-Pilze erfolgt dabei unter anderem durch die Einbettung in extrazelluläre Polysaccharidmatrizen oder die direkte Assoziation mit Komponenten der pilzlichen Zellwand (z.B. Glycosylphosphatidylinositol-Anker, Disulfidbrücken, Transglykosylierung, ionische Wechselwirkungen) (Pitarch *et al.*, 2002; Pritsch & Garbaye, 2011; Rast *et al.*, 2003).

Während über die Taxonomie sowie Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften bereits viel bekannt ist (Courty *et al.*, 2010b; Tedersoo *et al.*, 2010), werden die Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen auf der Ebene ihrer Enzymaktivitäten durch neu entwickelte, sequentielle Enzymtests erst seit wenigen Jahren erforscht (Courty *et al.*, 2010b; Courty *et al.*, 2005; Pritsch *et al.*, 2011; Pritsch *et al.*, 2004). Durch die Messungen von potentiellen extrazellulären Enzymaktivitäten wurde unter Berücksichtigung der strukturellen Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auch die Bestimmung der funktionellen Diversität möglich (Courty *et al.*, 2010b; Jones *et al.*, 2010).

Ektomykorrhiza-Pilze reagieren artspezifisch auf verschiedene Stressfaktoren (Gianinazzi-Pearson, 1984; Kraigher *et al.*, 2007) und stellen desweiteren durch ihre funktionellen Leistungen Indikatoren für veränderte Umwelteinflüsse dar, wodurch sie als Biomarker in der funktionellen Ökologie eine entscheidende Rolle spielen könnten (Sandermann, 2001; Sandermann & Matyssek, 2004).

1.3.4 Wirkung von Ozon auf Ektomykorrhiza-Pilze

Ektomykorrhiza-Gemeinschaften werden neben der Erderwärmung von vielen Faktoren wie steigenden CO₂-Konzentrationen, der Invasion von exotischen Arten, einer extensiven Landnutzung als auch durch zunehmende Luftverschmutzung mit Substanzen wie beispielsweise Ozon bedroht (Morison & Lawlor, 1999; Pickles *et al.*, 2012). Obwohl Ektomykorrhizen und Feinwurzeln von Bäumen besonders stark auf solche natürlichen und anthropogenen Umwelteinflüsse reagieren, konnten bisher nur wenig signifikante, indirekte Effekte durch Ozon auf unterirdische Prozesse zwischen Baumwurzeln und Ektomykorrhizen nachgewiesen werden (Cudlin *et al.*, 2007). Dies hängt zum einen mit der relativen Unzugänglichkeit des Lebensraumes von Ektomykorrhiza-Pilzen zusammen, wodurch unterirdische Ozon-Effekte nur schwer erfasst werden können (Andersen, 2003; Kraigher *et al.*, 2008; Schlöter *et al.*, 2005). Zum anderen wird Ozon an der Bodenoberfläche und der Streuauflage rasch inaktiviert, weshalb es nur eine geringe Bodeneindringtiefe besitzt (Pritsch *et al.*, 2005; Sandermann, 2001; Toet *et al.*, 2009). Aus diesem Grund wirkt Ozon nicht direkt auf unterirdische Pflanzenteile oder die im Boden befindlichen Ektomykorrhiza-Pilze ein, was eine Untersuchung der komplexen Wirkungsmechanismen von Ozon auf die photosynthetischen Pflanzenteile zu den nicht-photosynthesischen Pflanzenteilen und in den Wurzelraum bei Freilanduntersuchungen äußerst erschwert (Palitzsch *et al.*, 2005). Dennoch wurde unter erhöhten Ozonkonzentrationen beispielsweise eine leichte, aber signifikante Abnahme der Besiedlung von Baumwurzeln durch Ektomykorrhizen und zum anderen ein nicht signifikantes, leicht erhöhtes Wurzelwachstum festgestellt (Cudlin *et al.*, 2007). Bei Ozongestressten Fichten wurde zudem ein verlangsamtes Wurzelwachstum, kleinere Wurzelsysteme und eine Reduzierung von umfangreichem Pilzmyzel beschrieben, was auf eine reduzierte Kohlenstoff-Allokation von den oberirdischen in die unterirdischen Bereiche des Baumes zurückzuführen ist (Andersen, 2003; Weinstein *et al.*, 1991). In weiteren Untersuchungen wurden in Bäumen durch eine reduzierte Kohlenstoffverteilung unter Ozonstress eine veränderte Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften festgestellt (Andersen, 2003; Cudlin *et al.*, 2007; Grebenc & Kraigher, 2007b; Rennenberg *et al.*, 1996; Spence *et al.*, 1990). Durch den indirekten Ozoneinfluss kommt es allerdings oftmals zusammen mit anderen Faktoren (z.B. saurem Regen,

Wasserstress) zu einem chronischen Stress für die unterirdischen Lebensgemeinschaften, der sich unter anderem in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen und der Länge der Exposition verschieden auswirkt (Cudlin *et al.*, 2007). Deshalb ist es erstaunlich, dass bei einigen Baumarten wie der Gemeinen Fichte (*Picea abies*) oder der Weißtanne (*Abies alba*) unter einer Ozonbehandlung die Abundanz von Ektomykorrhiza-Pilzen leicht ansteigt (Andersen, 2003; Rantanen *et al.*, 1994; Wöllmer & Kottke, 1990). Des Weiteren wurde eine Verschiebung der pilzlichen Morphotypen bei Weihrauchkiefern (*Pinus taeda* L.) beobachtet, wobei die Anzahl der Morphotypen unter erhöhten Ozonkonzentrationen zunahm (Andersen, 2003; Edwards & Kelly, 1992; Qiu *et al.*, 1993). In Zusammenhang mit einer artspezifischen Ozonempfindlichkeit kann es deshalb zu einer Veränderung der Struktur und Biodiversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften kommen (Sandermann, 2001). Auch bei Betrachtung der funktionellen Ebene von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wurde bereits mehrfach eine Beeinflussung der Enzymaktivitäten in der Mykorrhizosphäre durch Ozon als Stressor festgestellt (Pritsch *et al.*, 2005; Schloter *et al.*, 2005).

1.4 Zielsetzungen dieser Arbeit

Die vorliegende Studie war Teil des Forschungsprojektes FUNDIV, welches die Auswirkungen verschiedener Stressarten auf Ektomykorrhiza-Pilze in Waldökosystemen untersuchte und durch die *Agence Nationale de la Recherche* (Programm „Biodiversität 2006“, Referenz: ANR-06-BDIV-006-01) finanziert wurde. Der Schwerpunkt dieser Arbeit lag auf der Untersuchung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften, die *in situ* in einem Freiluft (*Free-Air*)-Ozonbegasungsexperiment adulter Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) indirekt, erhöhten Ozonbelastungen ausgesetzt waren (Grebenc & Kraigher, 2007a). Freilanduntersuchungen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften in Zusammenhang mit einer Ozonbegasung von adulten Bäumen waren bislang selten, wobei sich Projekte wie Aspen FACE (www.aspenface.mtu.edu), SFB 607 (www.sfb607.de) und CASIROZ (www.casiroz.de) eher auf die Auswirkungen von Ozonstress auf verschiedene Baumarten konzentrierten. Vorherige Studien zeigten jedoch, dass eine Ozonbehandlung von Bäumen zu einer verminderten Kohlenstoff-Allokation in den Wurzelraum führte, weshalb ein indirekter Einfluss auf die strukturelle und funktionelle Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften vermutet wurde (Andersen, 2003; Weinstein *et al.*, 1991). Daher wurden die drei nachfolgenden *Hypothesen* formuliert:

- (I) Langjährig, erhöhte Ozonkonzentrationen bewirken eine veränderte Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften, wobei es zu einer Abnahme der Diversität kommt.
- (II) Die durch Ozon verminderte Kohlenstoff-Allokation der Fichten zu den Ektomykorrhizen induziert eine Verschiebung von Explorationstypen, so dass Ektomykorrhizen mit geringeren Kosten für die Myzelbildung häufiger als Ektomykorrhizen mit höheren Kosten für die Myzelbildung auftreten.
- (III) Die reduzierte Kohlenstoffversorgung der unter Ozoneinfluss stehenden Fichten führt zu erhöhten Exoenzymaktivitäten der Ektomykorrhiza-Pilze.

Um die Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen in einem Waldökosystem bewerten zu können, wurden zunächst die Strukturen der untersuchten Ektomykorrhiza-Gemeinschaften identifiziert (Kraigher *et al.*, 2008). Dazu wurde die Biodiversität mittels Morpho- und Anatomotypisierung (Agerer, 1987-1998; Agerer, 1991) sowie durch molekularbiologische Methoden (Gardes & Bruns, 1993; Horton & Bruns, 2001) bestimmt. Da ein geringeres Vorkommen von Ektomykorrhiza-Pilzen mit kostenintensivem Myzel (*Medium-Distance* und *Long-Distance* Explorationstyp) unter $2xO_3$ bekannt war (Agerer, 2010), wurde die Verteilung der Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen (Agerer, 2001) diesbezüglich geprüft. Die Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen wurden über acht potentielle Exoenzymaktivitäten untersucht (Courty *et al.*, 2005; Pritsch *et al.*, 2011; Pritsch *et al.*, 2004), um zu prüfen, ob der langjährige Ozonstress bei adulten Fichten wie bei juvenilen Fichten zu einer Erhöhung der funktionellen Parameter innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft führt (Pritsch *et al.*, 2005). Die Messung von Exoenzymaktivitäten erfolgte auf Basis von Hochdurchsatz-Tests nach Pritsch *et al.* (2004) und Courty *et al.* (2005), wobei diese an individuellen Ektomykorrhiza-Spitzen nacheinander durchgeführt wurden. Um nachzuweisen, welche Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen durch den Ozonstress verändert sind, wurden fünf Exoenzyme untersucht, die am Abbau von Kohlenhydraten aus pflanzlichen Zellwandschichten (meist schwer abbaubare Polysaccharide) beteiligt sind (Cairney & Burke, 1994). Dazu gehören die Cellulose-abbauenden Exoenzyme Cellobiohydrolase (Cel) und β -Glucosidase (Gls), die am Abbau von Hemicellulose involvierten Exoenzyme β -Xylosidase (Xyl) und β -Glucuronidase (Glr) sowie das am Aufschluss von schwer abbaubaren, phenolischen Molekülen beteiligte Enzym Laccase (Lac) (Baldrian, 2009; Courty *et al.*, 2005; Criquet *et al.*, 1999; Hatakka, 2001; Read & Perez-Moreno, 2003; Rineau & Garbaye, 2009). Drei weitere Exoenzyme spielen eine wichtige Rolle bei der Mobilisierung von organischen Stickstoff und Phosphor aus dem Boden, wobei die Chitinase (Nag) am Abbau von Chitin, die Leucin-Aminopeptidase (Leu) am Proteinabbau und die saure Phosphatase (Pho) an der Freisetzung von organischen Phosphat beteiligt sind (Cairney & Burke, 1994; Courty *et*

al., 2005; Rineau & Garbaye, 2009). Ein Einfluss der mehrjährigen Ozonbehandlung auf die funktionelle Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wurde über den funktionellen Beitrag der auftretenden Gattungen einer Fläche in Anlehnung an Bihn *et al.* (2010) untersucht. Dabei wurde ein direkter Zusammenhang zwischen den auf einer Fläche auftretenden Gattungen und mit deren funktionellen Leistungen angenommen. Nach Einstellung der langjährigen Ozonbehandlung wurden die strukturellen und funktionellen Eigenschaften der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften gemeinsam betrachtet, um die Resilienz (Belastbarkeit) Ozon-gestörter gegenüber ungestörten Ektomykorrhiza-Gemeinschaften über sukzessive Veränderungen bewerten zu können (Elmqvist *et al.*, 2003; Folke *et al.*, 2010; Gunderson, 2000; Luks, 2001).

2 Material und Methoden

2.1 Standorteigenschaften und Probenahme

2.1.1 Beschreibung von Standort, Boden und Klima

Die Untersuchungen fanden auf der Versuchsfläche des Kranzberger Forstes in der Nähe von Freising, Deutschland (48°25'08'' Nord, 11°39'41'' Ost, Höhe 490 m über NN), statt (Pretzsch *et al.*, 1998). Es handelte sich um einen gemischten Bestand von 25-30 m hohen Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) sowie Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.), deren Alter im Jahr 2007 bei 56 ± 2 sowie 66 ± 4 Jahren lag (Pretzsch *et al.*, 2010). Die potentiell natürliche Vegetation dieser Waldgesellschaft wurde als ein Waldmeister-Tannen-Buchenwald (*Galio-odorati-Fagetum*) beschrieben (Pretzsch *et al.*, 1998).

Der Boden wurde als Parabraunerde aus Löß über Molassesedimenten klassifiziert, die im Unterboden schwach pseudovergleyt waren (Pretzsch *et al.*, 1998). Allerdings variierten die Entwicklungstiefe dieses Bodentyps sowie die Mächtigkeit der Lößauflage über die Versuchsfläche sehr stark (Pretzsch *et al.*, 1998). Die Humusform wurde als mullartiger Moder bis Moder charakterisiert (Pretzsch *et al.*, 1998).

Nach Angaben der etwa einen Kilometer von der Versuchsfläche entfernten Bayerischen Waldklimastation Freising der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (Freising) betrug die Jahresmitteltemperatur 7,8 °C, die Jahresniederschläge summierten sich auf ca. 810 mm (Mittelwerte aus den Jahren 1971 bis 2000; Abb. 5-1) (unveröffentlichte Daten von Dr. Raspe). Die Vegetationsperiode betrug zwischen den Jahren 2000 bis 2009 ca. 167 Tage, wobei das entsprechende Temperaturmittel bei 15 °C und die Niederschlagssumme bei 481 mm lag (unveröffentlichte Daten von Dr. Raspe).

Im Kranzberger Forst wurden im Rahmen des Sonderforschungsbereichs „SFB 607 – Wachstum und Parasitenabwehr – Wettbewerb um Ressourcen in Nutzpflanzen aus Land- und Forstwirtschaft“ um jeweils fünf adulte Buchen und Fichten eine *Free-Air*-Ozonbegasungsanlage (Abb. 2-1) installiert (Werner & Fabian, 2002). Diese generierte im Vergleich zur Standortluft ($1 \times O_3$) während der gesamten Vegetationsperiode (Mai 2000 bis Oktober 2007) zweifach erhöhte Ozonkonzentrationen ($2 \times O_3$) (Nunn *et al.*, 2002). Um akute Ozonschäden an den Bäumen zu vermeiden, wurden die experimentell erhöhten Ozonkonzentrationen auf ein Maximum von $150 \text{ nl } O_3 \text{ l}^{-1}$ begrenzt (Matyssek *et al.*, 2007a; Nunn *et al.*, 2002).



Abb. 2-1: Aufsicht auf die Versuchsfläche des Kranzberger Forstes mit den Gerüsttürmen sowie dem Bereich für die Ozonbegasung (Foto: Jana Ernst, Juli 2007).

2.1.2 Probenahme

Von Herbst 2007 bis Frühjahr 2009 erfolgten vier Probenahmen (PN), die in zwei Untersuchungsperioden eingeteilt wurden. Je zwei Probenahmen fanden ¹⁾ in der ersten Untersuchungsperiode (definiert als „Ozonbehandlung“) während^I und 7 Monate^{II} nach Ende der Ozonbegasung sowie ²⁾ in der zweiten Untersuchungsperiode 13 Monate^{III} und 18 Monate^{IV} nach Ende der Ozonbegasung statt (Tab. 2-1). Die Bodenproben wurden unterhalb von Fichten mittels eines Stechbohrers (Durchmesser: 3,5 cm; im Mai 2008: 4,05 cm) bis zu einer Tiefe von 20 cm genommen. Auf beiden Kontrollflächen (KF 1; KF 2) wurden jeweils $n = 6$ und auf der Ozonfläche (OF) stets $n = 12$ Bodenproben gezogen (Abb. 2-2). Der Abstand zwischen den einzelnen Probenahmepunkten betrug mindestens 1 m. Mit Ausnahme der Beprobung im November 2008 wurde die Bodentemperatur an jedem Probenahmepunkt gemessen. Die Angaben zur Tageslufttemperatur und zum Tagesniederschlag wurden von der Messstation Freising (unveröffentlichte Daten von Dr. Leuchner) sowie die Angaben zur Vegetationsperiode von der Waldklimastation Freising (unveröffentlichte Daten von Dr. Raspe) zur Verfügung gestellt. Klimadiagramme der Waldklimastation Freising aus den Jahren 2007 bis 2009 sind im Anhang zu finden (Abb. 5-2 – 5-4).

Tab. 2-1: Überblick zu den Probenahmen. Angaben zu Untersuchungsperiode, Probenahmezeitpunkt, Datum, Tageslufttemperatur [°C], Tagesniederschlag [mm], mittlere Bodentemperatur [°C] sowie Einordnung in die Vegetationsperiode am jeweiligen Probenahmetag.

Unter- suchungs- periode	Probenahme- Zeitpunkt	Datum	Luft- temp. [°C]*	Nieder- schlag [mm]*	Boden- temp. [°C]	Einordnung der Vegetations- periode**
1	I	10.10.2007	5,5	0,0	10,0	~ 0 ± 4 Tage am Ende
	II	28.05.2008	20,6	0,0	13,2	~ 21 ± 1 Tage nach Beginn
2	III	13.11.2008	3,8	5,4	k.A.	~ 21 ± 3 Tage nach Ende
	IV	22.04.2009	12,1	0,0	7,8	~ 14 ± 2 Tage nach Beginn

* Messwerte der TU München, Fachgebiet für Ökoklimatologie, Freising (Leuchner; unveröffentlicht)

** Messwerte der Waldklimastation Freising (Raspe; unveröffentlicht)

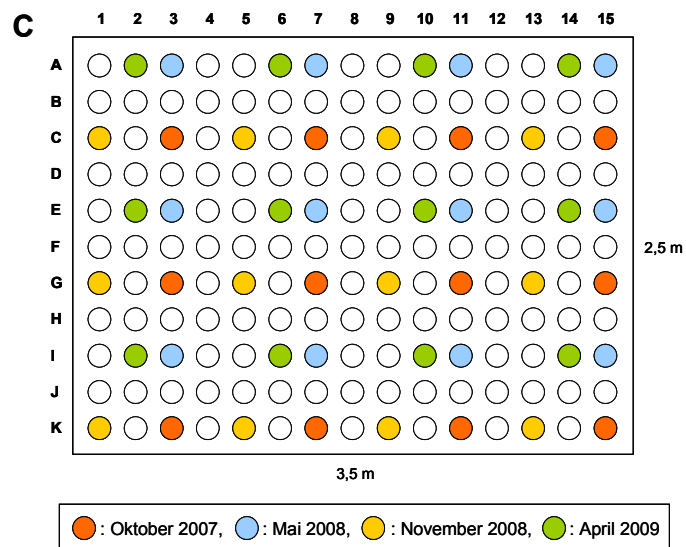
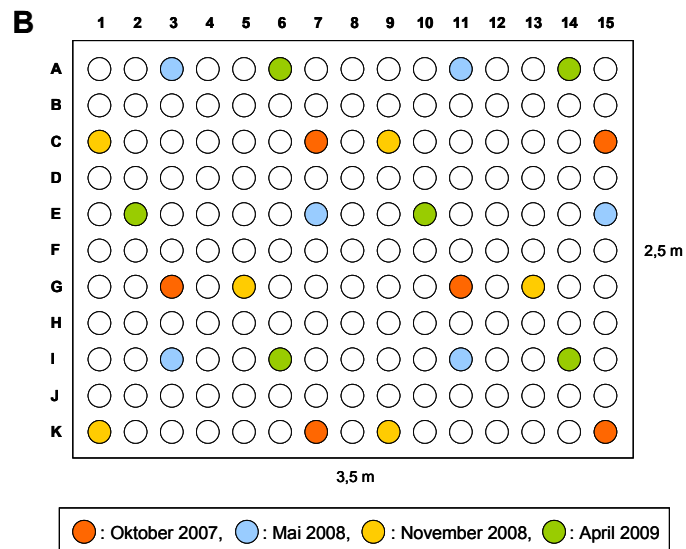
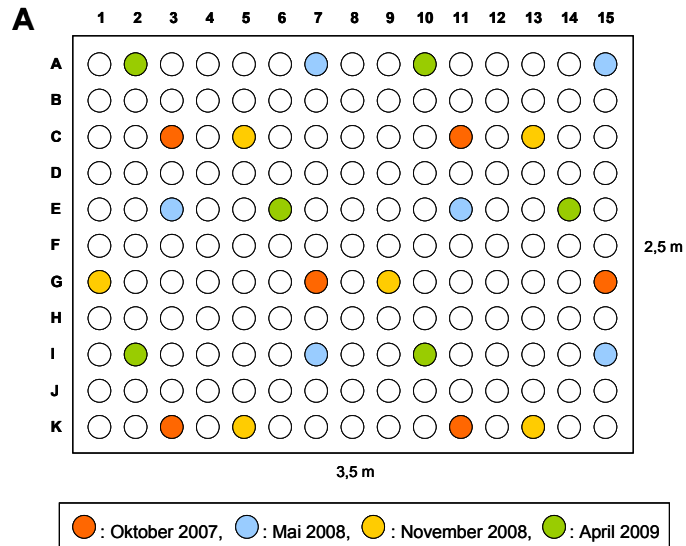


Abb. 2-2: Übersicht der einzelnen Probenahmepunkte der verschiedenen Flächen (A: KF 1, B: KF 2, C: OF) bei den einzelnen Probenahmezeitpunkten.

Vor Ort erfolgte die Einteilung der 20 cm langen Bohrproben in die Horizonte O_{f+h} , A_h und A_1B_v (Abb. 2-3), wobei deren Schichtdicken dokumentiert wurden, um das Bodenvolumen zu berechnen. Die Horizonte O_{f+h} sowie A_h wiesen nur geringe Unterschiede in ihrer Mächtigkeit zwischen den drei Versuchsflächen auf. Die Mächtigkeit des O_{f+h} -Horizonts betrug 2-10 cm (KF 1), 3-8,5 cm (KF 2) und 0,5-7 cm (OF). Der A_h -Horizont besaß eine Mächtigkeit von 1-6 cm (KF 1), 0,5-11 cm (KF 2) und 1-8 cm (OF). Die einzelnen Horizonte wurden aus dem Stechbohrer in Plastikbeutel überführt und in einer Kühlbox transportiert. Bis zur weiteren Bearbeitung wurden die noch von Bodensubstrat umgebenden Ektomykorrhiza-Proben bei 4 °C in einem Kühlraum bis zu drei Wochen aufbewahrt.

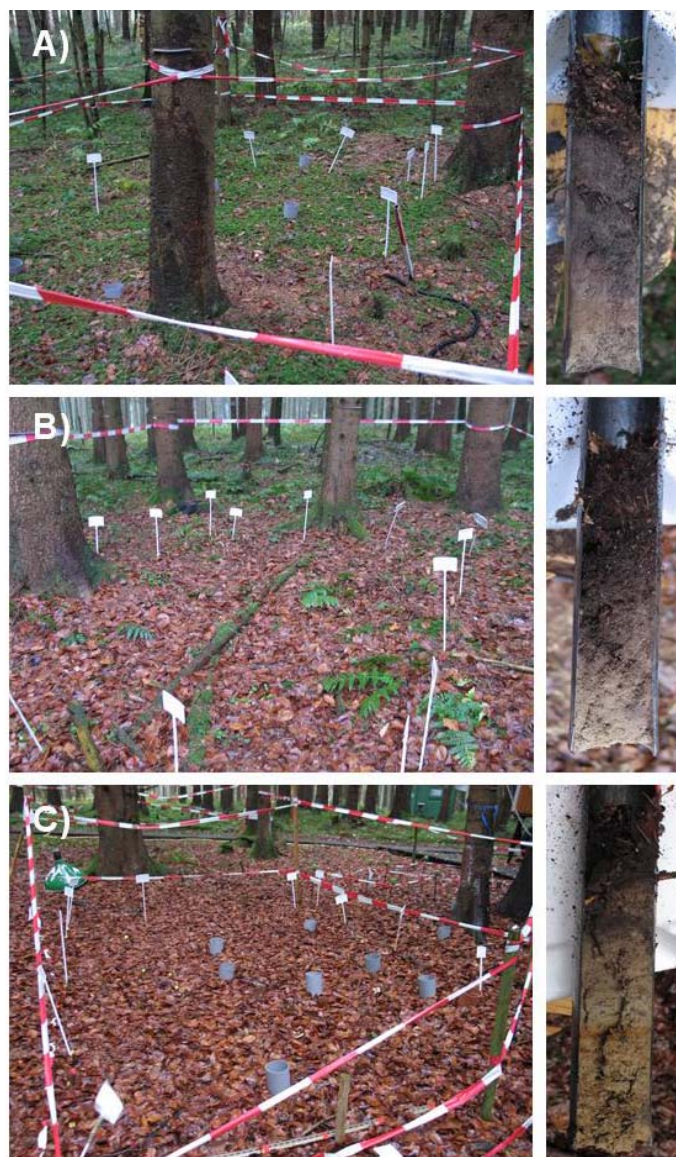


Abb. 2-3: Überblick über die drei Versuchsflächen (A: KF 1, B: KF 2, C: OF) sowie deren Bodenprofil in den oberen 20 cm (Fotos: Jana Ernst, Oktober 2007).

2.1.3 Bodenanalysen

Eine Analyse der physiko-chemischen Bodenparameter (Tab. 2-2) erfolgte einmalig im Oktober 2007, wozu neben den Versuchsflächen (in der Nähe des Probenahmepunktes A1; Abb. 2-2) ein 20 x 20 cm großes Bodenstück mit einer Tiefe von ca. 20 cm ausgestochen wurde. Vorsichtig wurden die organische Substanz (O_{f+h}) sowie die mineralischen Horizonte (A_h und A_1B_v) voneinander getrennt, in Plastikbeutel überführt und in einer Kühlbox transportiert. Im Labor wurden die Proben mit einer Maschenweite von 2 mm gesiebt und anschließend für 14 Tage luftgetrocknet. Die Bodenanalysen erfolgten am „Laboratoire d’Analyses des sols d’Arras“ (INRA Arras, Frankreich) (Tab. 2-2).

Tab. 2-2: Physiko-chemische Parameter des Bodens im Kranzberger Forst (Oktober 2007), welche nach den drei Versuchsflächen (KF 1, KF 2, OF) und den drei Horizonten (O_{f+h} , A_h , A_1B_v) unterteilt wurden.

Parameter [Konzentration]	KF 1			KF 2			OF		
	O_{f+h}	A_h	A_1B_v	O_{f+h}	A_h	A_1B_v	O_{f+h}	A_h	A_1B_v
C_{org} [g/kg]	245,00	135,00	24,10	357,00	106,00	19,50	274,00	135,00	17,30
N_{total} [g/kg]	10,70	6,34	1,26	14,50	4,53	1,06	13,50	6,59	0,91
C/N	22,80	21,30	19,10	24,60	23,40	18,50	20,30	20,50	19,10
Organisches Material [g/kg]	425,00	233,00	41,70	617,00	184,00	33,80	474,00	234,00	29,90
pH (H_2O)	4,14	3,83	3,98	3,97	3,68	3,92	4,27	3,88	4,13
pH (KCl)	3,24	3,12	3,28	3,07	2,99	3,29	3,36	3,20	3,54
P_2O_5 [g/kg] ¹	0,22	0,16	0,08	0,24	0,16	0,11	0,44	0,24	0,09
P_2O_5 [g/kg] ²	0,04	0,03	<0,01	0,07	0,03	<0,01	0,09	0,04	<0,01
P_2O_5 [g/100 mg] ³	0,14	0,11	0,05	0,14	0,09	0,06	0,22	0,14	0,05
KAK_{pot} [cmol _c /kg] ⁴	20,40	14,80	6,72	24,40	12,60	6,43	19,40	13,20	5,11
Protonen (H^+) [cmol _c /kg] ⁵	2,56	1,88	0,80	3,96	2,08	0,88	2,48	1,16	0,64
Ca [cmol _c /kg] ⁶	9,66	2,25	0,21	13,50	1,81	0,18	9,52	1,92	0,15
Mg [cmol _c /kg] ⁶	2,10	0,77	0,14	2,54	0,56	0,14	2,83	0,91	0,12
Na [cmol _c /kg] ⁶	0,06	0,04	0,02	0,07	0,03	0,02	0,08	0,05	0,03
K [cmol _c /kg] ⁶	0,42	0,20	0,07	0,53	0,14	0,06	1,03	0,25	0,06
Fe [cmol _c /kg] ⁶	0,07	0,27	0,08	0,03	0,28	0,05	0,04	0,31	0,04
Mn [cmol _c /kg] ⁶	1,38	0,22	0,03	2,40	0,21	0,07	1,51	0,20	0,05
Al [cmol _c /kg] ⁶	4,36	9,21	6,33	1,59	7,52	6,14	2,51	8,12	4,88
Zn [mg/kg] ⁷	53,80	37,80	42,10	38,80	34,30	42,70	292,00	80,40	44,10

Methode: ¹) Duchaufour; ²) Olsen; ³) HF_{total} (spektrocolorimetrisch); ⁴) Cobalthexamin (spektrocolorimetrisch);

⁵) Cobalthexamin (titrimetrisch); ⁶) Cobalthexamin (ICP-AES); ⁷) HF_{total} (ICP-AES)

Bei der Analyse der Bodenparameter (s. Kap. 2.4; Tab. 2-2) traten zwischen den Versuchsflächen signifikante Unterschiede ausschließlich bei den pH-Werten auf (Tab. 5-1). Die Zinkkonzentrationen waren auf der Ozonfläche in allen drei Horizonten im Vergleich zu den Kontrollflächen erhöht, wobei das Gerüst für die Ozonbegasungsanlage als Quelle für die stark erhöhten Zinkwerte feststand (unveröffentlichte Daten von Prof. Dr. Göttlein). Obwohl die Zinkkonzentrationen auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen beispielsweise im O_{f+h}-Horizont bis um den Faktor 7,5 höher waren, wurde jedoch kein signifikanter Einfluss zwischen den Versuchsflächen festgestellt (Tab. 5-1). Jedoch überstieg die Zinkkonzentration bei drei von insgesamt 48 Proben auf der Ozonfläche den von Tyler (1992) eingeführten Grenzwert für biologische Aktivität (> 600 µg/g). Dies betraf die Probenahmepunkte K7 (1002 µg/g), K1 (903 µg/g) sowie I2 (1094 µg/g), weshalb die entsprechenden Mykorrhiza-Proben von weiteren Analysen ausgeschlossen wurden (Abb. 2-2).

2.1.4 Ozonbehandlung

Die Behandlung der Fichten mit der doppelt ambienten Ozonkonzentration fand während der Vegetationsperioden 2000-2007 von Mai bis Oktober statt (Nunn *et al.*, 2002). In den Untersuchungsjahren 2007 bis 2009 wurde der Grenzwert für Ozon zum Schutz der Vegetation von 40 ppb (Bundesgesetzblatt, 2010) während der Vegetationsperiode sehr häufig überschritten (Abb. 5-5 – 5-7; unveröffentlichte Daten von Dr. Leuchner). Innerhalb der drei Untersuchungsjahre wurde das Tagesmaximum des Ozongehaltes meist am Nachmittag erreicht (Abb. 5-5 – 5-7). Jahresspitzenwerte von Ozon traten im Frühjahr sowie Sommer auf (Abb. 5-5 – 5-7). Die jeweils zwei höchsten Ozonkonzentrationen zwischen 2007 und 2009 wurden an folgenden Tagen und Uhrzeiten bestimmt (Tab. 2-3):

Tab. 2-3: Auflistung der zwei Tage mit den höchsten gemessenen Ozonkonzentrationen [ppb], welche innerhalb eines Untersuchungsjahres (zwischen April und Oktober) auftraten. Anhand der Uhrzeit ist exemplarisch erkennbar, dass die höchsten Ozonwerte nachmittags und abends gemessen wurden. Die erhobenen Daten des kontinuierlichen Ozonmonitorings (alle 10 min) der Messstation in Freising wurden von Herrn Dr. Leuchner (TU München, Fachgebiet für Ökoklimatologie) zur Verfügung gestellt.

Jahr	Höchster Ozonwert			Zweithöchster Ozonwert		
	Tag	Uhrzeit	O ₃ -Konzentration [ppb]	Tag	Uhrzeit	O ₃ -Konzentration [ppb]
2007	16.7.	17:40	99,9	28.4.	17:40	79,0
2008	15.5.	15:10	81,6	11.7.	18:00	76,4
2009	15.4.	16:10	76,4	14.4.	16:30	73,5

Die Messwerte zeigten saisonale Schwankungen von troposphärischem Ozon (Abb. 5-5 – 5-7), mit maximalen Ozonkonzentrationen in den Jahren 2007 bis 2009, die überwiegend

bei Schönwetterlagen nach einigen Tagen mit geringem oder keinem Niederschlag sowie bei hohen Tagestemperaturen meist im Frühjahr (April, Mai) auftraten. Die höchste gemessene Ozonkonzentration im Juli 2007 war sogar zweieinhalb Mal höher als der Grenzwert für Ozon zum Schutz der Vegetation (Abb. 5-5).

2.2 Identifizierung von Ektomykorrhiza-Pilzen

Die Identifizierung von Ektomykorrhizen setzte sich in dieser Arbeit aus drei Komponenten zusammen. Die erste Komponente war die sog. Morphotypisierung (Agerer, 1987-1998), wobei die Ektomykorrhizen nach ihren äußeren Merkmalen wie Gestalt, Farbe, Oberfläche, Myzel, Hydrophobizität, Art der Verzweigung und dem Explorationstyp unterschieden wurden. Als zweite Komponente erfolgte eine DNA-Analyse über das sog. Ribotyping (Gardes & Bruns, 1993; White *et al.*, 1990), wobei ribosomale DNA-Sequenzen einzelner ECM-Spitzen bestimmt wurden. In einigen Fällen führte dies zu keiner eindeutigen Identifizierung der Proben, weshalb als dritte Komponente eine sog. Anatomotypisierung (Agerer, 1991) durchgeführt wurde. Dabei wurden in Formaldehyd fixierte Ektomykorrhiza-Proben nach anatomischen Merkmalen wie dem Manteltyp, abziehenden Hyphen, Rhizomorphen, chemischen Reaktionen und Farbe der Ektomykorrhizen unterschieden.

2.2.1 Morphologisch-anatomische Klassifizierung und Quantifizierung

Für die morphologisch-anatomische Klassifizierung und Quantifizierung der Ektomykorrhizen wurden die Wurzeln zunächst manuell von anhängendem Boden- und organischem Material gereinigt und danach vorsichtig in frischem Leitungswasser gewaschen.

Anschließend wurden die einzelnen ECM-Spitzen für die Klassifizierung nach Morphotypen (Agerer, 1991) unter einem Stereomikroskop (Elvar, Leitz, Wetzlar) unter Hinzuziehen des *Colour Atlas of Ectomycorrhizae* (Agerer, 1987-1998) betrachtet und die Anzahl der Spitzen eines Morphotyps bestimmt (Abb. 2-4). Die Einteilung der Ektomykorrhizen nach ihrem Explorationstyp erfolgte nach Agerer (2001) sowie unterstützend durch das Informationssystem DEEMY (*DEtermination of EctoMYcorrhizae*, Agerer & Rambold (2004-2007); www.deemy.de). Die Ektomykorrhizen wurden nach dem Vorhandensein von Myzel bzw. nach steigendem Myzelanteil in folgende fünf Explorationstypen unterschieden: 1) *Contact*- (kein Myzel), 2) *Short-Distance*, 3) *Medium-Distance smooth*, 4) *Medium-Distance fringe*, 5) *Long-Distance* Explorationstyp.



Abb. 2-4: Beispiele für Morphotypen, die auf Fichtenwurzeln im Oktober 2007 unter einem Stereomikroskop beobachtet wurden. Von oben links nach rechts unten: *Russula ochroleuca*, *Xerocomus* spp., *Hygrophorus olivaceoalbus*, *Cenococcum geophilum*, *Russula* spp., "*Piceirhiza obscura*", *Cortinarius* spp., "*Piceirhiza guttata*", "*Piceirhiza gelatinosa*" (Fotos: Jana Ernst).

Nicht für die Enzymtests verwendete Morphotypen wurden zunächst fotografiert und anschließend für eventuell weitere Auswertungen mittels eines Scanners (Epson Perfection 4990 Photo, EPSON Deutschland GmbH, Meerbusch) dokumentiert. Dies erfolgte allerdings nur bei den ersten beiden Probenahmen im Oktober 2007 und Mai 2008 für jeden Morphotyp pro Horizont und Fläche. Nach der Dokumentation der Ektomykorrhiza-Proben wurden diese in 10 ml Rollrandgläser mit Schnappdeckeln (Carl Roth GmbH & Co. KG, Karlsruhe) überführt. Die Rollrandgläser waren mit einem in 37 %igem Formaldehyd (Sigma-Aldrich Chemie GmbH, Steinheim) getränkten Filterpapier bestückt, dass mit Styropor bedeckt wurde, so dass die Ektomykorrhizen keinen direkten Kontakt mit dem Formaldehyd hatten. Bis zur Anatomotypisierung der Ektomykorrhizen wurden die fixierten Proben bei 4 °C gelagert. Die Anatomotypisierung erfolgte bei den wenigen Ektomykorrhiza-Proben, bei denen die Identifizierung über den Morphotyp oder die DNA-Analyse nicht eindeutig war.

2.2.2 Molekularbiologische Identifizierung (rDNA-Analyse) von Ektomykorrhizen

2.2.2.1 DNA-Extraktion, Amplifikation und Elektrophorese

Die DNA-Extraktion aus gefrorenen ECM-Spitzen erfolgte durch Verwendung des *DNeasy 96 Plant Kit* von Qiagen (Qiagen GmbH, Hilden). Dabei wurde das Protokoll für die DNA-Isolierung aus frischen Pflanzenblättern unter der Benutzung des Mixer Mill MM 300 oder

des Tissue Lyser II (Retsch GmbH, Haan) verwendet und entsprechend modifiziert. Anstelle von Wolframcarbid-Kügelchen wurden Edelstahl-Kügelchen (Größe: 1/8 Zoll bzw. 3,175 mm) zur Extraktion verwendet. Nach Zugabe der *Working Lysis Solution* wurde das Probenmaterial dreimal mechanisch für 90 sec bei 30 Hz aufgeschlossen und anschließend zweimal für 1 min bei 3000 x g zentrifugiert. Weiterhin wurde nach Zugabe des Puffers AW sowie einer Zentrifugation der Proben für 15 min bei 6000 rpm ein kleiner Schritt eingefügt: Zum Verdampfen des Alkohols und dem Trocknen der *DNeasy*-Membranen wurden diese für 3 min in einen 65 °C-Trockenschrank gestellt und währenddessen mit einem Zellstoffpapier abgedeckt. Zuletzt wurde bei der Elution der DNA anstatt 2x 100 µl nur 2x 50 µl AE-Puffer verwendet, um möglichst hohe DNA-Konzentrationen zu erreichen. Die DNA-Eluate wurden entweder für zwei bis drei Tage bei 4 °C gelagert oder für eine längere Lagerung bei -20 °C eingefroren.

Für die Identifizierung anhand von ribosomalen DNA-Sequenzen der Ektomykorrhiza-Proben wurden die ribosomalen *internal transcribed spacer* (ITS)-Regionen (ITS1 und ITS2) mittels Polymerase-Kettenreaktion (*polymerase chain reaction*, PCR) *in vitro* amplifiziert. Dazu wurde das Primerpaar ITS1-F/ITS4 bzw. bei einer nicht erfolgreichen PCR von einigen Proben der Probenahmen vom Mai 2008, November 2008 und April 2009 das Primerpaar ITS1/ITS4 verwendet (Tab. 2-4).

Tab. 2-4: Überblick über die verwendeten Primer, deren Sequenz, der Zielorganismen sowie ausgewählter Referenzen.

Primer	Sequenz 5' -> 3'	Zielorganismus	Referenz
ITS1	TCCGTAGGTGAACCTGCGG	universell	White <i>et al.</i> (1990)
ITS1-F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA	Pilze	Gardes & Bruns (1993)
ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	universell	White <i>et al.</i> (1990)

Der Reaktionsansatz einer PCR mit einem Volumen von 50 µl beinhaltete 1,5 µl DNA-Eluat, 1x Taq-Puffer (Invitrogen GmbH, Darmstadt), 1,5 mM MgCl₂ (Invitrogen GmbH, Darmstadt), 10 µM dNTPs (Fermentas GmbH, St. Leon-Rot), 0,6 µM *forward*-Primer ITS1-F (metabion GmbH, Martinsried), 0,6 µM *reverse*-Primer ITS4 (metabion GmbH, Martinsried) sowie 3 U Taq-Polymerase (Invitrogen GmbH, Darmstadt). Das Protokoll für Proben nach nicht erfolgreicher PCR wurde wie folgt modifiziert: 4 µl DNA-Eluat, 0,75 mM MgCl₂, 5 µM dNTPs, 0,2 µM je Primer und 2,5 U Taq-Polymerase.

Die PCR wurde in dem Thermocycler PTC-100 (MJ Research, Inc., Waltham, MA, USA) bzw. dem Thermocycler T1 (Biometra GmbH, Göttingen) nach folgendem Programm durchgeführt: 94 °C für 85 sec; 13 Zyklen bei 95 °C für 35 sec, 55 °C für 55 sec, 72 °C für 45 sec; 13 Zyklen bei 95 °C für 35 sec, 55 °C für 55 sec, 72 °C für 2 min; 9 Zyklen bei 95 °C für 35 sec, 55 °C für 55 sec, 72 °C für 3 min; letztlich 72 °C für 10 min.

Die Auftrennung der PCR-Produkte erfolgte auf einem 1 % igen Agarosegel (bei den Proben von Oktober 2007: 0,5 %igen Agarosegel). Dazu wurden je 5 µl des PCR-Ansatzes mit 3 µl Ladepuffer (Bromphenolblau) gemischt und in die Geltaschen pipettiert. Die Agarose (Biozym Scientific GmbH, Oldendorf) wurde für das Gel zuvor entweder in 0,5x TBE-Puffer [TRIS (VWR International GmbH, Darmstadt), Borsäure (Sigma-Aldrich Chemie GmbH, Steinheim), 0,5 M EDTA pH 8,0, H₂O_{dest.}] oder in 1x TAE-Puffer [TRIS (VWR International GmbH, Darmstadt), Na₂EDTA (Sigma-Aldrich Chemie GmbH, Steinheim), Essigsäure (VWR International GmbH, Darmstadt), H₂O_{dest.}, pH 8,0] gelöst und mit 0,03-0,05 µl ml⁻¹ Ethidiumbromid (Merck KGaA, Darmstadt) versetzt. Als Größenstandard wurden 3-4 µl eines 100 bp *DNA Ladder* (Konzentration: 1 µg/µl, Invitrogen GmbH, Darmstadt) verwendet. Die PCR-Produkte wurden dann bei 80-90 V für 60-70 min elektrophoretisch nach ihrer Größe getrennt. Die Betrachtung und Dokumentation der Gele erfolgte mit dem Gel-Dokumentationssystem „Felix 6000“ (mit DH-40/50) und der dazugehörigen Software „Argus X1“ (biostep GmbH, Jahnsdorf). Proben mit nur einer DNA-Bande wurden anschließend für die Sequenzierung benutzt.

2.2.2.2 Sequenzierung pilzlicher rDNA

Die Reinigung der PCR-Produkte vor der Sequenzierung erfolgte nach zwei Protokollen. Zunächst wurde ein geringer Teil der Proben vom Oktober 2007 über eine *MultiScreen PCR_{µ96}*-Filterplatte (Millipore Corporation, Billerica, MA, USA) aufgereinigt. Dazu mussten zunächst die PCR-Amplifikate auf die Membran der 96 *Well*-Platte (Mikrotiterplatte) pipettiert werden. Die Platte wurde auf einer Vakuumpumpe platziert und zum Trocknen der Membran immer wieder ein Vakuum von bis zu 3 min angelegt. Danach wurden je 50 µl HPLC-Reinstwasser (Fluka Chemie AG, Buchs, Schweiz) auf die Membran pipettiert. Nach erneutem Anlegen eines Vakuums wurden je 50 µl HPLC-Wasser pro *Well* (Loch) aufgetragen. Die Proben wurden für 10 min auf einen Schüttler bei 750 rpm gestellt, damit sich die DNA aus der Membran herauslösen konnte. Die in den Überständen befindliche DNA wurde dann in eine 96 *Well*-Sequenzierungsplatte überführt.

Der Großteil der Proben vom Oktober 2007 sowie alle Proben vom Mai 2008, November 2008 und April 2009 wurden über eine Ethanol-EDTA-Natriumacetat-Fällung gereinigt (Protokoll siehe BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit). Dabei wurde nur die Inkubationszeit nach Zugabe von EDTA, Natriumacetat und Ethanol von 15 min auf 20 min erhöht. Nach der Reinigung wurden die Proben in 10 µl LiChrosolv-Wasser (Merck KGaA, Darmstadt) aufgenommen und die Platte mit Streifen verschlossen. Die Platte wurde kurz gevortext, anzentrifugiert und für 15 min bei 4 °C inkubiert.

Für die Sequenzierungsreaktion wurde der BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems Applied Biosystems Deutschland GmbH, Darmstadt) verwendet. Als *Template* in der Sequenzierungsreaktion wurden für 50 Proben vom Oktober 2007 je 6 µl gereinigtes PCR-Amplifikat in einem Reaktionsansatz von 10 µl mit 0,5x Sequenzierungspuffer (Applied Biosystems Applied Biosystems Deutschland GmbH, Darmstadt), 0,5 µM Primer ITS1-F (metabion GmbH, Martinsried) und 2 µl des *BigDye Terminators* (Applied Biosystems Applied Biosystems Deutschland GmbH, Darmstadt) verwendet. Die Sequenzierungsreaktion erfolgte im Thermocycler T1 (Biometra GmbH, Göttingen) nach Protokoll des BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit.

Die Sequenzierungsreaktion wurde für den größten Teil der Proben vom Oktober 2007 und Mai 2008 nicht mit dem bisher verwendeten *forward*-Primer ITS1-F, sondern mit dem *reverse*-Primer ITS4 durchgeführt. Dabei wurde der Reaktionsansatz wie nachfolgend modifiziert, wobei sich das Volumen nicht veränderte: 5 µl gereinigtes PCR-Amplifikat als *Template*, 1x Sequenzierungspuffer, 1 µM ITS1-F / ITS4 und 1 µl *BigDye Terminator*. Das Protokoll des BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit wurde für das Programm der Sequenzierungsreaktion leicht angepasst: Die Denaturierung erfolgte bei 95 °C für 15 sec und nicht bei 96 °C für 10 sec. Auch die *Annealing*-Zeit wurde von 5 auf 15 sec erhöht.

Im Falle nicht erfolgreicher Sequenzierungsversuche wurde die Sequenzierungsreaktion der Proben vom November 2008 und April 2009 (vereinzelt vom Mai 2008) nicht nur mit dem *forward*-Primer ITS1-F, sondern mit dem universellen Primer ITS1 durchgeführt. Dabei änderte sich im Vergleich zum vorherigen Protokoll nur das Volumen des *BigDye Terminators* von 1 µl auf 2 µl. Das Programm der Sequenzierungsreaktion wurde nur durch Verkürzung der *Annealing*-Zeit von 15 sec auf 10 sec etwas modifiziert.

Die Proben wurden nach der Sequenzierungsreaktion bis zur Reinigung für die DNA-Sequenzierung über Nacht bei 4 °C gelagert.

Die Reinigung des Sequenzierungsansatzes erfolgte über eine Ethanol-Fällung. Dabei wurden jeweils 50 µl 100 %iges Ethanol zu 10 µl Sequenzierungsprodukten zugegeben und für 5 min bei Raumtemperatur im Dunkeln inkubiert. Die Platten wurden danach bei 4 °C, 3260 rpm und für 40 min zentrifugiert. Im Anschluss wurde durch Invertieren der Platte das Ethanol für 1 min bei 4 °C und 986 rpm abzentrifugiert. Danach wurden den Reaktionsansätzen 250 µl 70 %iges Ethanol (-20 °C) zugegeben und nachfolgend für 15 min bei 3260 rpm sowie 4 °C zentrifugiert. Nach erneutem Abzentrifugieren des Ethanols wurden die gereinigten Proben in 50 µl LiChrosolv-Wasser aufgenommen und die Platte dicht verschlossen. Die Sequenzierung erfolgte in einem DNA-Kapillar-Sequenzierautomaten (ABI PRISM 3730, Applied Biosystems, Darmstadt).

Zur Auswertung der DNA-Sequenzen wurde die Sequenzanalyse-Software „SeqMan“ des Programms DNASTAR Lasergene v8.1 (DNASTAR, Inc., Madison, WI, USA) sowie das Programm Sequence Scanner v1.0 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) verwendet. Die erhaltenen DNA-Sequenzen wurden über den BLAST-Algorithmus (*Basic Local Alignment Search Tool*; Altschul *et al.*, 1990) mit der Datenbank UNITE (<http://unite.ut.ee/analysis.php>; Kõljalg *et al.* (2005)) für Ektomykorrhizen verglichen und analysiert. Die Überprüfung der wissenschaftlichen Namen von identifizierten Arten erfolgte über die verschiedenen Datenbanken der beiden Internetseiten *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org>) sowie *Catalogue of Life: 2010 Annual Checklist* (<http://www.catalogueoflife.org>).

2.2.3 Berechnung ökologischer Indizes

Relative Abundanz von Ektomykorrhizen

Der Anteil einer Art oder Gattung an einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde über die relative Abundanz (Ab_{rel}) ausgedrückt und in % angegeben.

Relative Häufigkeit der Ektomykorrhizen

Die Anzahl der ECM-Spitzen einer Gattung wurde bei allen Probenahmen auf den Kontrollflächen sowie der Ozonfläche für die zwei obersten Horizonte (O_{f+h} , A_h) ermittelt und auf ein definiertes Bodenvolumen von 1 cm^3 bezogen. Dadurch wurde die relative Häufigkeit (h_{rel}) der ECM-Spitzen einer Gattung bestimmt. Außerdem wurde die Anzahl der Gattungen für die zwei obersten Horizonte (O_{f+h} , A_h) bei allen Probenahmen bestimmt, auf ein definiertes Bodenvolumen von 1 cm^3 bezogen und als relative Häufigkeit (h_{rel}) angegeben.

Diversität und Evenness von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Das Maß der Diversität innerhalb einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde über den Shannon-Wiener-Diversitätsindex H_S ermittelt, der die relative Häufigkeit p_i der i -ten Art (also die Dominanz) der Arten innerhalb der Gemeinschaft berücksichtigt (Gigon *et al.*, 2004). Die Formel zur Berechnung der Diversität war: $H_S = - \sum (p_i) (\ln p_i)$. Weiterhin wurde die maximal mögliche Diversität H_{max} der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften bestimmt. Dazu wurde die Anzahl aller Arten oder Gattungen einer Fläche (n) für die Kalkulation verwendet: $H_{max} = \ln n$. Das Verhältnis aus dem Shannon-Wiener-Diversitätsindex H_S und der maximal möglichen Diversität H_{max} wurde als Evenness E_S bezeichnet. Die

Berechnung jenen Maßes als die Gleichverteilung der Arten wurde mit folgender Formel berechnet: $E_S = H_S / H_{max}$.

Vielfalt an Gattungen

Für die Berechnung der Vielfalt an Gattungen jeder Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde zunächst die erfasste Gesamtanzahl der ECM-Spitzen pro Fläche und Probenahmezeitpunkt benötigt. Da die Anzahl der genommenen Bodenproben auf den Kontrollflächen (je $n = 6$) ungleich zu der auf der Ozonfläche ($n = 12$) war, wurde die *rarefaction*-Methode angewandt (Magurran, 1988). Die Beziehung zwischen der Anzahl der zu erwartenden Gattungen und der Anzahl an ECM-Spitzen wurde als statistische Erwartungskurve (*rarefaction*-Kurve) bei einer standardisierten Probengröße mit $n = 1000$ (hypothetische Anzahl von ECM-Spitzen) und $n = 1777$ (kleinste Anzahl von ECM-Spitzen auf den Kontrollflächen im November 2008) unter Verwendung des VEGAN-Package von R (Oksanen, 2011) für die Ozonfläche und die zusammengefassten Kontrollflächen berechnet (Krebs, 1989; Smith & Smith, 2009; Taylor *et al.*, 2000).

2.3 Enzymaktivitätsbestimmungen von Ektomykorrhiza-Pilzen

2.3.1 Auswahl von Ektomykorrhiza-Spitzen für die Bestimmung von Exoenzymaktivitäten

Für die Enzymtests wurden nur unverzweigte ECM-Spitzen mit einer durchschnittlichen Länge von ca. 2-4 mm verwendet (Agerer, 1991; Buée *et al.*, 2005; Pritsch *et al.*, 2004). Dazu wurden die einzelnen ECM-Spitzen mittels Skalpell vom Ektomykorrhiza-System abgetrennt (Abb. 2-5) und auf einem mit Wasser gesättigtem Zellstoffpapier platziert. Bei allen Probenahmen wurde dabei das Verhältnis der einzelnen Morphotypen innerhalb einer Probe (getrennt nach Fläche und Horizont) entsprechend der Anteile in der Quantifizierung beachtet (s. Kap. 2.2.1). Die präparierten ECM-Spitzen wurden dazu vom Zellstoffpapier in 96 *Well*-Filter-Platten (AcroPrep 96 Filter Plate, 350 μ l, 30-40 μ m PP/PE, Pall Corporation, Ann Arbor, MI, USA) transferiert. Die ECM-Spitzen wurden bis zum Start der Enzymtests in 50 mM TRIS-Maleat-Puffer pH 4,5 bzw. pH 6,5 („Waschpuffer“, s. Kap. 2.3.3) gelagert, um diese zu adaptieren und vor Austrocknung zu schützen.

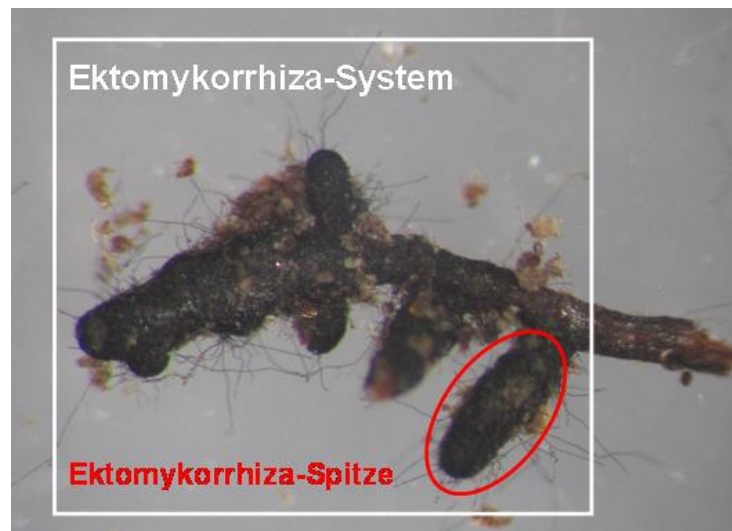


Abb. 2-5: Exemplarische Darstellung eines Ektomykorrhiza-Systems von *Cenococcum geophilum* Fr. und einer ECM-Spitze, welche für die Bestimmung von Enzymaktivitäten verwendet wurde (Foto: Jana Ernst).

2.3.2 Protokoll und Substrate für die Enzymtests

Die fluorimetrische sowie colorimetrische Messung von Exoenzymaktivitäten (Abb. 2-6) erfolgte für die erste Probenahme nach der Beschreibung von Pritsch *et al.* (2004) und Courty *et al.* (2005), für die nachfolgenden Probenahmen nach einem optimierten Protokoll (Pritsch *et al.*, 2011). Für die Bestimmung der Enzymaktivitäten wurden in beiden Protokollen folgende acht Enzymsubstrate verwendet (Tab. 2-5):

Tab. 2-5: Übersicht der verwendeten Substrate, der entsprechenden Enzyme sowie deren Enzymnummer.

Substrate	Enzyme	Enzymnummer
MU- β -D-Glucuronid Dihydrat (MU-GU)	β -Glucuronidase (Glr)	EC 3.2.1.31
MU- β -D-Xylopyranosid (MU-X)	β -Xylosidase (Xyl)	EC 3.2.1.37
MU- β -D-Cellobiosid (MU-C)	Cellobiohydrolase (Cel)	EC 3.2.1.91
MU- β -D-Glucopyranosid (MU-G)	β -Glucosidase (Gls)	EC 3.2.1.21
MU-N-Acetyl- β -D-Glucosaminid (MU-NAG)	Chitinase (Nag)	EC 3.2.1.14
MU-Phosphat (MU-P)	saure Phosphatase (Pho)	EC 3.1.3.2
L-Leucin-7-AMC Hydrochlorid (Leu-AMC)	Leucin-Aminopeptidase (Leu)	EC 3.4.11.1
2,2'-Azino-bis-(3-ethyl-benzthiazolin-6-sulfonat) (ABTS)	Laccase (Lac)	EC 1.10.3.2

Alle aufgeführten Chemikalien wurden von der Firma Sigma-Aldrich Chemie GmbH (Steinheim) verwendet.

2.3.3 Prinzip der Enzymtests

Sieben von acht Exoenzymaktivitäten wurden über fluorimetrische Messungen bestimmt, die auf der Substanz 4-Methylumbelliferon (MUF) bzw. auf der Substanz 7-Amino-4-Methylcoumarin (AMC) basieren. Alle Substratlösungen wurden dafür zunächst in 2-Methoxyethanol gelöst (Hoppe, 1983) und anschließend die Konzentration im Reaktionsansatz (Tab. 2-6) durch Verdünnen mit Wasser eingestellt. Da die Fluoreszenzsubstrate lichtempfindlich sind, wurden alle Lösungen und Versuchsansätze lichtgeschützt aufbewahrt.

Tab. 2-6: Übersicht der Konzentrationen [μM], pH und Inkubationszeit [min] der Substrate im Reaktionsansatz.

Substrate	Konzentration im Ansatz [μM]	pH	Inkubationszeit [min]
MU-GU	500	4,5	60
MU-X	500	4,5	60
MU-C	400	4,5	40
MU-G	500	4,5	20
MU-NAG	500	4,5	20
MU-P	800	4,5	10
Leu-AMC	400	6,5	60

Die Bestimmung der Exoenzymaktivitäten über fluorimetrische Tests erfolgte in zwei Serien. Dazu wurden die ECM-Spitzen zunächst im entsprechenden „Waschpuffer“ (50 mM TRIS-Maleat-Puffer mit pH 4,5 bzw. pH 6,5) (Tab. 2-6; Abb. 2-6) in 96 *Well*-Filterplatten (AcroPrep 96 Filter Plate, 350 μl , 30-40 μm PP/PE, Pall Corporation, Ann Arbor, MI, USA) an den pH-Wert des nachfolgenden Enzymtests adaptiert. Nach dem Waschen der Ektomykorrhizen wurden diese in die mit 100 μl „Inkubationspuffer“ (75 mM TRIS-Maleat-Puffer mit pH 4,5 bzw. pH 6,5) sowie 50 μl Substratlösung befüllten Inkubationsplatten transferiert. Die Platten wurden anschließend im Dunkeln bei 21 °C auf einem Mikroplattenschüttler inkubiert. Nach Ablauf der Enzym-spezifischen Inkubationszeit (Tab. 2-6) wurde die Filterplatte in eine mit Waschpuffer befüllte 96 *Well*-Platte überführt und für ca. 5 min inkubiert. Aus der Inkubationsplatte wurden je 100 μl Inkubationslösung auf eine mit 150 μl pro *Well* mit „Stoppuffer“ (1,67 M TRIS-Puffer pH 10,8) befüllte, schwarze 96 *Well*-Platte (Nunc A/S, Roskilde, Dänemark) pipettiert. Diese Vorgänge wurden so lange durchgeführt, bis alle Exoenzymaktivitäten nach Ablauf der entsprechenden Inkubationszeiten bestimmt wurden (Abb. 2-6). Als Kontrollen dienten Reaktionsansätze, die zwar Inkubationslösung, aber keine ECM-Spitzen enthielten. Zur Erstellung einer Eichkurve wurden Kalibrierlösungen mit zunehmender Konzentration (0, 100, 200, 300, 400 und 500 pmol MU/AMC pro 100 μl) eingesetzt. Die Detektion der

Exoenzymaktivitäten erfolgte mittels eines Cary Eclipse Fluoreszenz-Spektrophotometer und dem damit verknüpften Mikroplatten-Reader (Varian, Australien) bei einer Anregungswellenlänge von 360 nm und einer Emissionswellenlänge von 450 nm.

Die Laccase-Aktivität wurde mittels eines colorimetrischen Tests bestimmt (Abb. 2-6). Dazu wurden die ECM-Spitzen in 150 µl einer 2 mM ABTS-Substratlösung (Sigma, St. Quentin Fallavier, Frankreich) in 50 mM TRIS-Maleat-Puffer pH 4,5 auf einer transparenten 96 Well-Platte (Nunc A/S, Roskilde, Dänemark) überführt. Als Kontrollen dienten sechs Wells mit Substratlösung, aber ohne ECM-Spitzen. Nach einer Inkubationszeit von 60 min bei 21 °C auf einem Schüttler im Dunkeln wurde die Laccase-Aktivität sofort bei einer Wellenlänge von 420 nm mittels dem Mikroplatten-Reader SpectraMax 340 (Molecular Devices, MWG-Biotech, Gesellschaft für angewandte Biotechnologie mbH, Ebersberg) ermittelt (Niku-Paavola *et al.*, 1990).

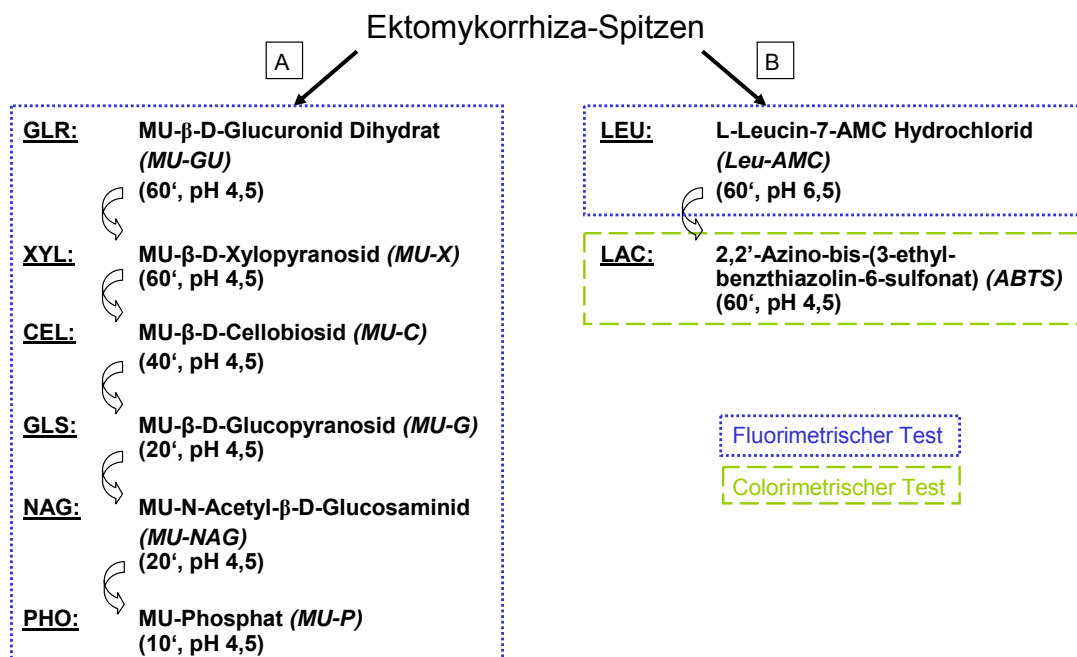


Abb. 2-6: Reihenfolge der sequentiellen Enzymtests. Serie A beschreibt die Abfolge von sechs, Serie B von zwei Enzymen, wobei jeweils das Substrat (kursiv: *Abkürzung des Substratnamen*), die Inkubationszeit sowie der pH-Wert dargestellt sind. Die Umrahmung gibt über die Art des Tests (fluorimetrisch oder colorimetrisch) Auskunft.

2.3.4 Optimierung der sequentiellen Enzymtests

Die Messungen der Proben vom Mai 2008, November 2008 und April 2009 erfolgten nach einem vereinfachten, optimierten Protokoll (Pritsch *et al.*, 2011), wobei die Inkubationszeiten um insgesamt 50 min reduziert wurden (Tab. 2-7).

Tab. 2-7: Übersicht der Substrate, der Konzentration [μM] sowie pH im Reaktionsansatz und der optimierten Inkubationszeit [min].

Substrate	Konzentration im Ansatz [μM]	pH	Inkubationszeit [min]
MU-GU	500	4,5	30
MU-X	500	4,5	50
MU-C	400	4,5	30
MU-G	500	4,5	15
MU-NAG	500	4,5	15
MU-P	800	4,5	20
Leu-AMC	400	6,5	60
ABTS	2000	4,5	60

Außerdem wurde der Ablauf der Testserie durch die Optimierung so umgestaltet, dass nur noch eine Serie nötig war (Abb. 2-7), wodurch die Anzahl der getesteten ECM-Spitzen halbiert werden konnte. Dies führte zu einer deutlichen Verringerung des Zeitumfangs, der zur Reinigung und Vorbereitung der ECM-Spitzen nötig war. Weiterhin musste nach Abschluss der Enzymtests dadurch entsprechend weniger Material zur Bestimmung der Projektionsfläche mittels WinRhizo (2007a, Régent Instruments Inc., Quebec, Kanada) eingescannt sowie für die molekularbiologische Identifizierung der Ektomykorrhiza-Proben eingefroren und analysiert werden.

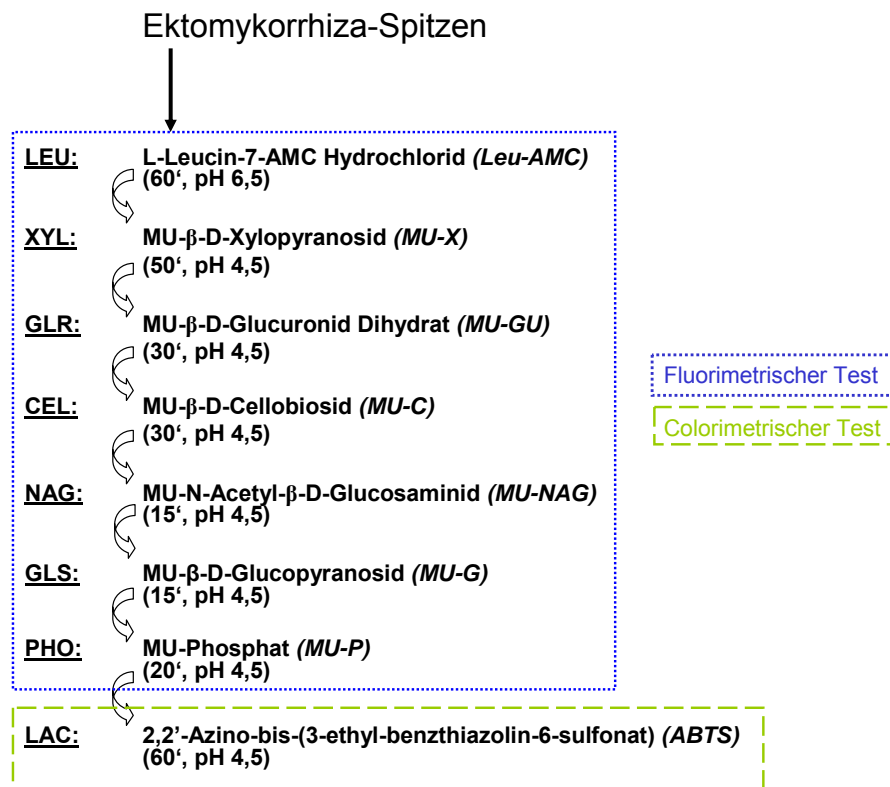


Abb. 2-7: Darstellung der optimierten sequentiellen Enzymtests.

Weiterhin wurde zur Vereinfachung der Enzymtests eine *Multi-Well*-Platten-Vakuum-Pumpe (Pall Life Science, Ann Arbor, MI, USA) verwendet, wodurch häufiges Pipettieren zwischen den einzelnen Schritten reduziert wurde. Letztlich wurde das Volumen der Wasch- und Inkubationspuffer sowie der Substratlösung um 1/3 reduziert.

2.3.5 Berechnung von Exoenzymaktivitäten

Um die Projektionsfläche pro ECM-Spitze für die Berechnung der Exoenzymaktivitäten zu erhalten, wurden alle für die Enzymtests verwendeten ECM-Spitzen mittels eines Scanners (Epson Perfection 4990 Photo, EPSON Deutschland GmbH, Meerbusch) dokumentiert (Abb. 2-8). Dazu wurden nach Abschluss der Enzymtests die ECM-Spitzen mittels einer Pinzette aus der 96 *Well*-Filter-Platte in eine transparente 96 *Well*-Platte mit je 50 µl frischem Leitungswasser transferiert. Für die molekularbiologische Identifizierung der Ektomykorrhizen wurden nach dem Einscannen der Proben das Wasser aus den einzelnen *Wells* entfernt und die Platte mit einer Folie (neoLab-Klebefolie, neoLab Migge Laborbedarf-Vertriebs GmbH, Heidelberg) luftdicht verschlossen. Die Proben wurden anschließend für die DNA-Sequenzierung bei -20 °C eingefroren.

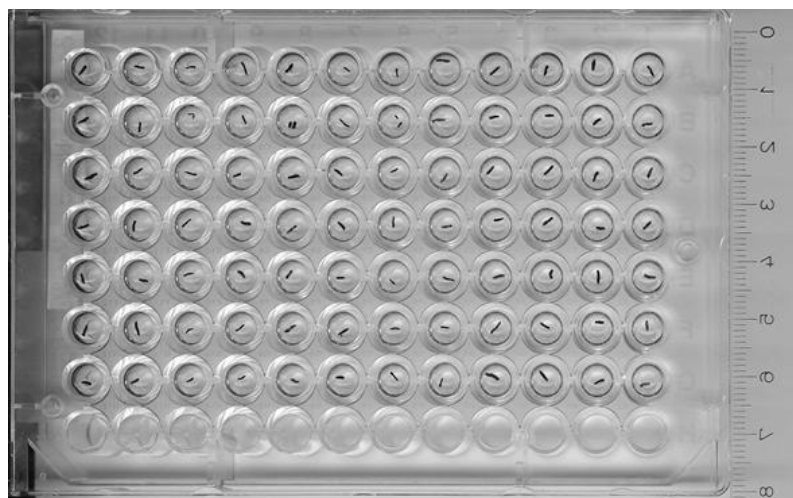


Abb. 2-8: Beispiel einer 96 *Well*-Platte, welche mit ECM-Spitzen bestückt und für die Bestimmung der Projektionsfläche eingescannt wurde (Foto: Jana Ernst).

Die Projektionsfläche jeder enzymatisch getesteten ECM-Spitze wurde über die Bildanalyse-Software WinRhizo (2007a, Régent Instruments Inc., Quebec, Kanada) ermittelt (Buée *et al.*, 2004). Die Projektionsfläche verhält sich dabei linear zur Oberfläche der ECM-Spitzen, wobei diese als Zylinder betrachtet wurde (Courty *et al.*, 2005). Die Projektionsfläche berechnete sich nach WinRhizo wie folgt:

$$\text{Projektionsfläche [cm}^2\text{]} = \frac{\text{Durchmesser [mm]} * \text{Länge [cm]}}{10}$$

Die Konzentration des freigesetzten MU / AMC [pmol] wurde über die Kalkulation der aus der Messung der Kalibrierlösung hervorgegangenen Regressionsgeraden berechnet, wobei die erhaltenen Werte noch durch die Autofluoreszenz der Substrate korrigiert wurden. Die Exoenzymaktivitäten wurden auf die Projektionsfläche [mm²] und Zeit [min] bezogen, so dass alle Exoenzymaktivitäten in pmol mm⁻² min⁻¹ angegeben wurden.

Die Laccase-Aktivität wurde über die gemessene Absorption des Umsatzes von ABTS pro Projektionsfläche und Zeit berechnet und ebenfalls in pmol mm⁻² min⁻¹ angegeben. Für die Berechnung der Laccase-Aktivität wurde mit dem molaren Extinktionskoeffizient für ABTS von $\varepsilon_{420} = 3.6 \times 10^4 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Sterjiades *et al.*, 1992) gerechnet. Außerdem wurde für die Berechnung der Laccase-Aktivität (EA_{Lac}) eine Schichtdicke von 0,45204 cm bei einem Volumen von 150 µl und ein durch Vermessen der *Wells* ermittelten Durchmesser von 0,65 cm verwendet:

$$EA_{\text{Lac}} = \frac{\text{Molarer Extinktionskoeffizient [mol l}^{-1} \text{ cm}^{-1}\text{]} * \text{Schichtdicke [cm]} * \text{Volumen [l]}}{\text{korrigierter Messwert} * \text{Projektionsfläche [mm}^2\text{]} * \text{Inkubationszeit [min]}}$$

Zuletzt erfolgte die Umrechnung von mol * mm⁻² min⁻¹ in pmol * mm⁻² min⁻¹, wofür die Enzymwerte mit dem Faktor 10¹² multipliziert wurden.

2.3.6 Berechnung funktioneller Parameter

Gesamtaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Die Gesamtaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wurden in zwei Schritten berechnet. Zuerst wurden die relativen Exoenzymaktivitäten (EA_{rel}) der einzelnen Gattungen wie folgt ermittelt: (Relative Abundanz x Mittlere Exoenzymaktivität)_{Gattung}. Die Kalkulation der Gesamtaktivität eines Enzyms erfolgte danach aus der Summe der relativen Exoenzymaktivitäten der einzelnen Gattungen: $\sum ((\text{Relative Abundanz} * \text{Mittlere Exoenzymaktivität})_{\text{Gattung}})$.

Funktionelle Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Zunächst wurde die Anzahl an Gattungen ermittelt, die den größten Beitrag zu mindestens ≥ 80 % der relativen Exoenzymaktivitäten (EA_{rel}; in %) an der Gesamtaktivität einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft leisteten. Danach wurde unter der Annahme eines

direkten Zusammenhangs mit den auftretenden Gattungen auf einer Fläche in Anlehnung an Bihn *et al.* (2010) die funktionelle Diversität (FD) der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wie folgt berechnet:

$$FD = \frac{\text{Anzahl von } n \text{ Gattungen (EA}_{rel} \geq 80 \%)}{\text{EA}_{rel} (\geq 80 \%)} * 100$$

Je höher der erhaltene Wert war, desto höher war die funktionelle Diversität der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft.

2.4 Statistische Analysen

Die Exoenzymaktivitätsdaten wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest auf das Vorliegen einer Normalverteilung überprüft. Wenn keine Normalverteilung vorlag, wurden die Daten einer Logarithmus-Transformation [$\ln(1 + p)$] unterzogen. Die Normalverteilung der transformierten Werte sowie der Residuen wurden visuell mit Betrachtung der Quantil-Quantil-Diagramme sowie der Histogramme mit Normalverteilungskurve durch das Programm SPSS 11.5 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) überprüft.

Die nachfolgenden statistischen Analysen wurden, sofern nicht anders angegeben, mit der Computersoftware R (<http://www.r-project.org>) durchgeführt. Bei allen Analysen wurde ein Signifikanzniveau von 5 % ($p < 0,05$) festgesetzt.

Varianzanalysen (ANOVA)

Für die Überprüfung der Signifikanz von Unterschieden wurden sowohl einfaktorielle (*one-way*-) als auch zweifaktorielle (*two-way*-) Varianzanalysen zur Datenanalyse verwendet.

Über eine *one-way*-ANOVA wurde die Diversität und Evenness zwischen den Ektomykorrhiza-Gemeinschaften untersucht, wobei die Flächen als fixer Effekt und die Probenahmen als zufälliger Effekt in einem gemischten Modell mittels NLME-Package von R verwendet wurden (Pinheiro *et al.*, 2011). Weiterhin wurden die Bodenparameter und Nährelemente der Bodenanalysen auf Effekte der Flächen sowie die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf Effekte des Probenahmezeitpunktes oder der Flächen mittels *one-way*-ANOVA untersucht. Um einen Einfluss von Ozon auf die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Pilzen zu bestimmen, wurden über die *one-way*-ANOVA ausschließlich diejenigen Gattungen untersucht, die zu einem Probenahmezeitpunkt auf allen drei Versuchsflächen auftraten. Ein Ozon-Effekt wurde festgestellt, wenn signifikante Unterschiede sowohl zwischen den Flächen KF 1 x OF als auch KF 2 x OF auftraten.

Mögliche Effekte auf die Exoenzymaktivitäten wurden über eine Gesamtbetrachtung mittels *two-way*-ANOVA für die Faktoren Probenahmezeitpunkt, Jahreszeit, Horizont und Ozon geprüft. Weiterhin wurde untersucht, ob signifikante Wechselwirkungen (Interaktionen) zwischen den ersten drei Faktoren und dem Faktor Ozon bestanden. Außerdem wurde für die Untersuchung eines Einflusses von Ozon und des Probenahmezeitpunkts auf die funktionelle Diversität eine *two-way*-ANOVA angewandt, wozu die Holm-Methode zur multiplen Test-Korrektur (Holm, 1979) verwendet wurde. Die Analyse der Exoenzymaktivitäten in Abhängigkeit vom Explorationstyp und der Flächen erfolgte ebenfalls mittels einer *two-way*-ANOVA, wobei ausschließlich sechs Enzyme von Serie A (Xyl, Glr, Cel, Nag, Glc, Pho; s. Kap. 2.3.3) genutzt wurden. Im Falle des Fehlens eines oder mehrerer Werte innerhalb der Gruppe der sechs Enzyme wurden alle Enzymwerte der betreffenden ECM-Spitze von der Analyse ausgeschlossen.

In dieser Arbeit wurde der Begriff Ozon-Effekt verwendet, wenn signifikante Unterschiede auf die Struktur und Funktion von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften über beide Untersuchungsperioden nach mehrjähriger Ozonbegasung zwischen den zwei Kontrollflächen und der Ozonfläche vorlagen.

Korrelation von Exoenzymaktivitäten

Für die Bestimmung der Beziehungen zwischen allen untersuchten Exoenzymen wurden logarithmisch transformierte Enzymwerte verwendet. Zu jedem Probenahmezeitpunkt wurde die Korrelation der Enzyme (positiv, negativ oder keine) über den Pearson-Koeffizient (r) bewertet und die signifikante Verschiedenheit von Null (keine Korrelation) als p -Wert angegeben.

Chi-Quadrat-Test

Die Verteilung der Explorationstypen der Ektomykorrhizen im Kranzberger Forst wurde über einen Chi-Quadrat-Test untersucht. Diese Analyse erfolgte über die relative Abundanz der einzelnen Explorationstypen auf den verschiedenen Versuchsflächen zu den einzelnen Probenahmezeitpunkten. Weiterhin wurde die Verteilung der Explorationstypen über eine Konfidenztafel, dem Pearson χ^2 -Test und exakten Test nach Fisher untersucht. Dabei wurden der *Contact*-, *Short-Distance* und *Medium-Distance* Explorationstyp als ein Explorationstyp zusammengefasst und dem *Long-Distance* Explorationstyp im Oktober 2007 sowie im April 2009 gegenübergestellt.

Hauptkomponentenanalyse (PCA)

Der gesamte Datensatz an logarithmisch transformierten Enzymwerten wurde über das multivariate Verfahren der Hauptkomponentenanalyse (PCA – „*Principal Component Analysis*“) ausgewertet und die Korrelation der Exoenzyme im Ordinationsdiagramm niederdimensional dargestellt. Durch die PCA konnten im umfangreichen Datensatz nicht offensichtliche Muster, also Ähnlichkeiten und Unterschiede, zwischen den Exoenzymen veranschaulicht werden. Die ersten zwei Komponenten (Enzyme) wurden rechtwinklig aufeinander gestellt und jeder Enzymwert auf die durch die ersten zwei Hauptkomponenten erzeugte Fläche projiziert. Vom Mittelpunkt (entspricht Mittelwert) ausgehend wurde die Korrelationsstärke der Enzyme zu den jeweiligen Ordinationsachsen durch die Länge der roten Pfeile abgebildet, welche sich aus der linearen Kumulation einzelner Enzymwerte ergaben. Die Stärke der Korrelation unter den Enzymen wurde durch den Winkel der Pfeile dargestellt. Sobald ein oder mehrere Fehlwerte innerhalb einer Gruppe der acht untersuchten Enzyme auftraten, wurden alle Enzymwerte der getesteten ECM-Spitze von der Analyse ausgeschlossen. Die Datenpunkte innerhalb der PCA wurden auf Basis der Korrelationsmatrix skaliert. Da die Untersuchungen der Exoenzymaktivitäten im Oktober 2007 in zwei Serien durchgeführt wurden, war es nötig, die Ergebnisse der vorhergehenden PCA über eine weitere PCA für die Enzyme der Serie A (Xyl, Glr, Cel, Nag, Glc, Pho; s. Kap. 2.3.3) zu überprüfen.

Diagonale lineare Diskriminanzanalyse (DLDA)

Auf Grund der mittels PCA vermuteten Gruppenstruktur (Cluster) von Explorationstypen sowie die über eine *two-way*-ANOVA ermittelte Korrelation zwischen Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen wurde eine diagonale lineare Diskriminanzanalyse (DLDA) durchgeführt. Der Fokus der Gruppenstruktur lag auf dem Vektor nach der Einteilung des Explorationstyps (Dray *et al.*, 2007). Die DLDA wurde mit dem *ade4*-Package von R visualisiert, wobei nach den vier Probenahmen und den drei Versuchsflächen unterschieden wurde. Die statistische Signifikanz der Verteilung der Gruppenmittelwerte wurde durch einen Permutationstest (Monte-Carlo Test; Romesburg (1985)) bestimmt. Dabei wurde für die Anzahl der Permutationen ein Wert von 999 verwendet.

3 Ergebnisse

3.1 Biodiversität der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften im Kranzberger Forst

3.1.1 Absolute und relative Abundanz von Ektomykorrhizen

Bei der Analyse von 96 Bodenproben wurden insgesamt 37719 ECM-Spitzen erfasst (Tab. 5-2). Davon konnten 73,7 % aller Ektomykorrhizen bis auf Artebene und 25,6 % nur bis auf Gattungsebene bestimmt werden (Tab. 5-3). Insgesamt verteilten sie sich über 32 Arten in 20 Gattungen (Abb. 5-8). Bezüglich der Anzahl an vorkommenden Arten bzw. Gattungen unterschieden sich die beiden Kontrollflächen (27 Arten; 18 Gattungen) nur geringfügig von der Ozonfläche (28 Arten; 19 Gattungen), wobei aber nur 23 Arten bzw. 17 Gattungen auf allen Versuchsflächen auftraten. Da die Identität der Ektomykorrhizen oftmals nicht bis zur Artebene geklärt werden konnte, erfolgten alle weiteren Untersuchungen mit Ausnahme des Kapitels 3.1.2 auf Gattungsebene. Die relative Abundanz (Ab_{rel} ; s. 2.2.3) der gefundenen Gattungen zu den einzelnen Probenahmezeitpunkten ist in Abb. 3-1 dargestellt.

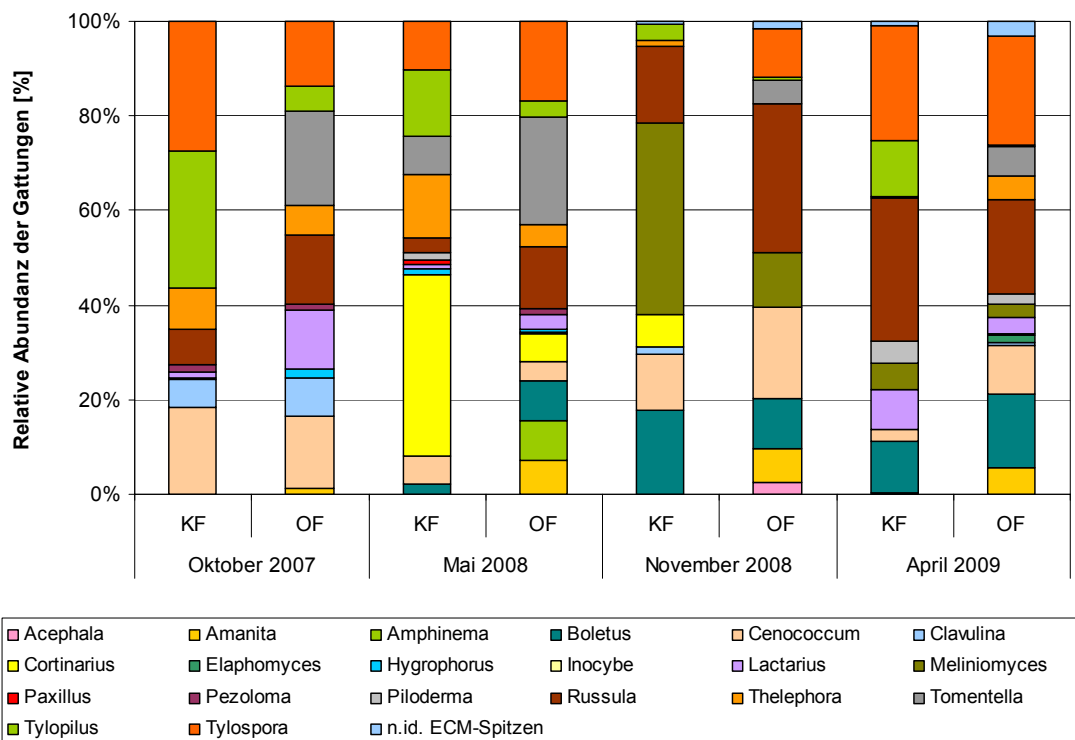


Abb. 3-1: Relative Abundanz [%] von identifizierten Gattungen sowie nicht identifizierter (n.id.) ECM-Spitzen, welche auf beiden Kontrollflächen (KF) sowie der Ozonfläche (OF) im Oktober 2007, Mai 2008, November 2008 und April 2009 gefunden wurden.

Im Oktober 2007 wurden insgesamt 19 Arten aus 13 Gattungen identifiziert (Anzahl der untersuchten ECM-Spitzen: $n = 9820$) (Tab. 5-2). Dabei traten sechs Arten auf allen drei Probenahmeflächen auf. Die Diversität war auf der Ozon-behandelten Fläche mit 16 Arten höher als auf den beiden Kontrollflächen mit insgesamt zwölf Arten (KF 1: 11 Arten; KF 2: 7 Arten). Im darauffolgenden Frühjahr 2008 wurden unter 15056 ECM-Spitzen insgesamt 23 Arten aus 16 Gattungen gefunden. Dabei waren zwölf und damit doppelt so viele Arten auf allen drei Versuchsflächen zu finden als im Oktober 2007. Auf der Ozonfläche war die Diversität mit 20 Arten gegenüber ebenfalls 20 Arten auf den beiden Kontrollflächen (KF 1: 17 Arten; KF 2: 15 Arten) angeglichen. Die Diversität war im November 2008 auf der Ozonfläche mit elf Arten höher als auf den beiden Kontrollflächen mit insgesamt acht Arten (KF 1: 7 Arten; KF 2: 5 Arten). Im Spätherbst 2008 war die Anzahl von ECM-Spitzen ($n = 3716$) dagegen reduziert. Dies ist vermutlich der Grund, dass zu diesem Zeitpunkt lediglich vier Arten auf allen Versuchsflächen gefunden wurden. Bei der letzten Probenahme im April 2009 wurden 9127 ECM-Spitzen untersucht und insgesamt 23 Arten aus 16 Gattungen identifiziert. Nur vier Arten wurden auf allen drei Versuchsflächen gefunden, wobei diese Anzahl gegenüber zwölf Arten im Mai 2008 erniedrigt war. Die Diversität im Frühjahr 2009 war im Vergleich zum Frühjahr 2008 auf der Ozonfläche (21 Arten) etwas höher und auf den Kontrollflächen mit insgesamt elf Arten deutlich geringer (KF 1: 9 Arten; KF 2: 7 Arten). Letzten Endes variierte das Verhältnis von Arten und Gattungen zwischen den Probenahmezeitpunkten und den Versuchsflächen beachtlich.

3.1.2 Gesamtabundanz von Ektomykorrhiza-Typen

Da das Vorkommen sowie die Abundanz der Ektomykorrhizen zwischen den Probenahmezeitpunkten und Versuchsflächen erheblich variierte, wurden von 32 identifizierten nur drei Arten (*Cenococcum geophilum*, *Russula ochroleuca*, *Tylophilus felleus*) während aller vier Probenahmen auf den drei Versuchsflächen gefunden (Tab. 5-2). Dabei fiel besonders auf, dass *T. felleus* auf den Kontrollflächen stets als häufigste Art ($Ab_{rel} = 16,8\%$), auf der Ozonfläche aber nur in erheblich geringerem Umfang als insgesamt acht häufigste Art ($Ab_{rel} = 2,7\%$) vorkam (Abb. 3-2). Außerdem wurde bei *T. felleus* auf allen Versuchsflächen eine Abnahme der Häufigkeit von ECM-Spitzen vom Oktober 2007 zum April 2009 festgestellt (Tab. 5-3). Auf der Ozonfläche trat *R. ochroleuca* ($Ab_{rel} = 13,9\%$) am häufigsten auf und kam auch auf den Kontrollflächen relativ häufig vor ($Ab_{rel} = 9,4\%$). Die Art *C. geophilum* wies sowohl auf den Kontrollflächen als auch auf der Ozonfläche eine fast identische Abundanz ($Ab_{rel}: 9,6\% - 9,9\%$) auf, war jedoch auf allen Versuchsflächen im Herbst häufiger als im Frühjahr. *R. ochroleuca* und *C. geophilum* gehörten damit sowohl auf den Kontrollflächen als auch auf der Ozonfläche

zu den abundanten Arten ($Ab_{rel} > 5 \%$). Zu den abundanten Gattungen zählte ebenfalls *Tylospora*, die auf allen Versuchsflächen eine relative Abundanz von 10,9 % aufwies. Allerdings wurde für verschiedene Arten von *Tylospora* eine unterschiedliche Abundanz auf den Probenahmeflächen ermittelt. So wurde für *T. fibrillosa* auf der Ozonfläche eine höhere Abundanz und für *T. asterophora* eine niedrigere Abundanz als auf den Kontrollflächen festgestellt. Ähnliche Beobachtungen wurden bei der Gattung *Lactarius* gemacht, wobei *L. tabidus* auf den Kontrollflächen im Vergleich zur Ozonfläche häufig vorkam. Dagegen war *L. turpis* auf der Ozonfläche häufiger als auf den Kontrollflächen. Arten der Gattung *Tomentella* wurden während der Herbstprobenahmen ausschließlich auf der Ozonfläche, bei den Frühjahrsprobenahmen aber auch auf den Kontrollflächen gefunden (Abb. 3-1). Die relative Abundanz von *Tomentella* war deshalb auf der Ozonfläche ($Ab_{rel} = 16,3 \%$) im Gegensatz zu den Kontrollflächen ($Ab_{rel} = 3,2 \%$) deutlich erhöht.

Arten, die lediglich auf den Kontrollflächen auftraten, waren *Amanita rubescens*, *Cortinarius ochrophyllus*, *Inocybe napipes* und *Piloderma olivaceum*. Demgegenüber wurden die fünf Arten *Amanita citrina*, *A. porphyria*, *A. excelsa*, *Piloderma sphaerosporum* und *Russula vesca* sowie die zwei Gattungen *Amphinema* und *Elaphomyces* ausschließlich auf der Ozonfläche erfasst. Überdies wurden neun Arten bestimmt, die zwar auf den Kontrollflächen und der Ozonfläche während der vier Probenahmen vereinzelt vorkamen, aber selten waren ($Ab_{rel} < 5 \%$): *Acephala appianata*, *Hygrophorus olivaceoalbus*, *L. turpis*, *L. tabidus*, *Paxillus involutus*, *Pezoloma ericae*, *Russula aeruginea*, *R. puellaris*, *Tomentella badia*.

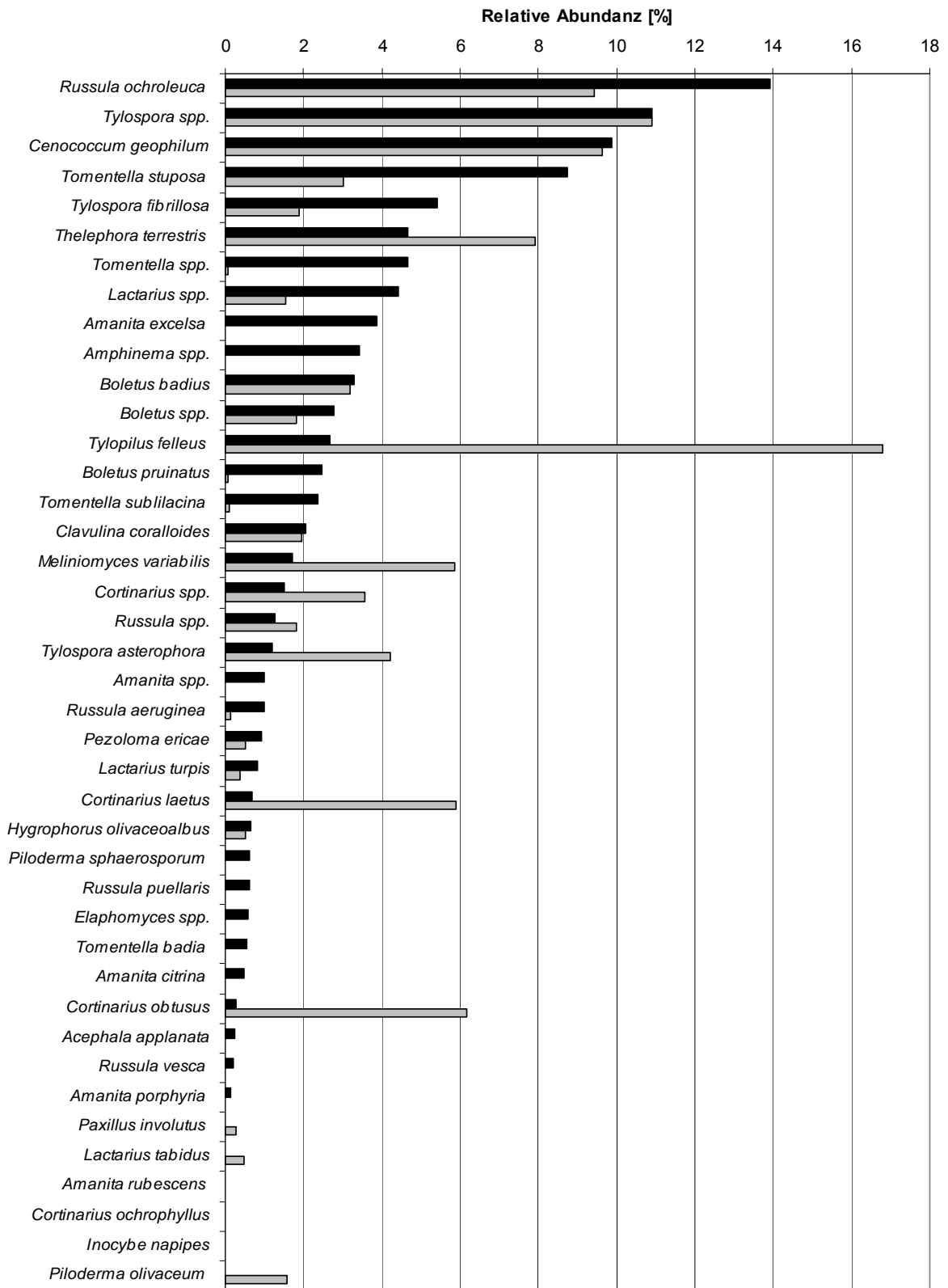


Abb. 3-2: Gesamtabundanz [%] aller identifizierten Arten und Gattungen, welche auf der Ozonfläche (schwarze Balken) und auf den zwei zusammengefassten Kontrollflächen (graue Balken) während allen vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) erfasst wurden.

3.1.3 Häufigkeit der Ektomykorrhizen

Relative Häufigkeit der Ektomykorrhiza-Spitzen

Die relative Häufigkeit (h_{rel}) der ECM-Spitzen war auf der Ozonfläche im Mai 2008 am höchsten (O_{f+h} -Horizont: $h_{rel} = 11,5 \text{ cm}^{-3}$) (Abb. 3-3; Tab. 5-4). Auf der Ozonfläche war die relative Häufigkeit der ECM-Spitzen sowohl im O_{f+h} -Horizont als auch im A_h -Horizont gegenüber den Kontrollflächen erhöht. Einzig im Oktober 2007 war die relative Häufigkeit der ECM-Spitzen auf den Kontrollflächen ($h_{rel} = 4,5 \text{ cm}^{-3}$) im Vergleich zur Ozonfläche ($h_{rel} = 3,6 \text{ cm}^{-3}$) höher. Ein signifikanter Einfluss auf die relative Häufigkeit der ECM-Spitzen durch die Untersuchungsflächen ($p = 0,1389$) oder den Probenahmezeitpunkt ($p = 0,162$) wurde jedoch nicht festgestellt. Auch ein jahreszeitlicher Einfluss war nicht ersichtlich.

Weiterhin wurde eine höhere relative Häufigkeit der ECM-Spitzen im O_{f+h} -Horizont gegenüber dem A_h -Horizont festgestellt (Tab. 5-4). Im Mai 2008 war die relative Häufigkeit der ECM-Spitzen im O_{f+h} -Horizont im Vergleich zum A_h -Horizont auf der Ozonfläche um den Faktor drei und auf den Kontrollflächen um den Faktor zwei erhöht. Außerdem wurde im O_{f+h} -Horizont eine doppelt so hohe relative Häufigkeit der ECM-Spitzen als im A_h -Horizont bei beiden Herbstprobenahmen auf der Ozonfläche bestimmt. Dagegen war im Oktober 2007 (KF) sowie im April 2009 (OF) eine nahezu identische relative Häufigkeit der ECM-Spitzen zwischen den beiden Horizonten festzustellen. Obwohl kein signifikanter Einfluss des Horizonts auf die relative Häufigkeit der ECM-Spitzen ermittelbar war ($p = 0,0601$), wurde jedoch tendenziell eine höhere relative Häufigkeit an ECM-Spitzen im O_{f+h} -Horizont gegenüber dem A_h -Horizont gefunden.

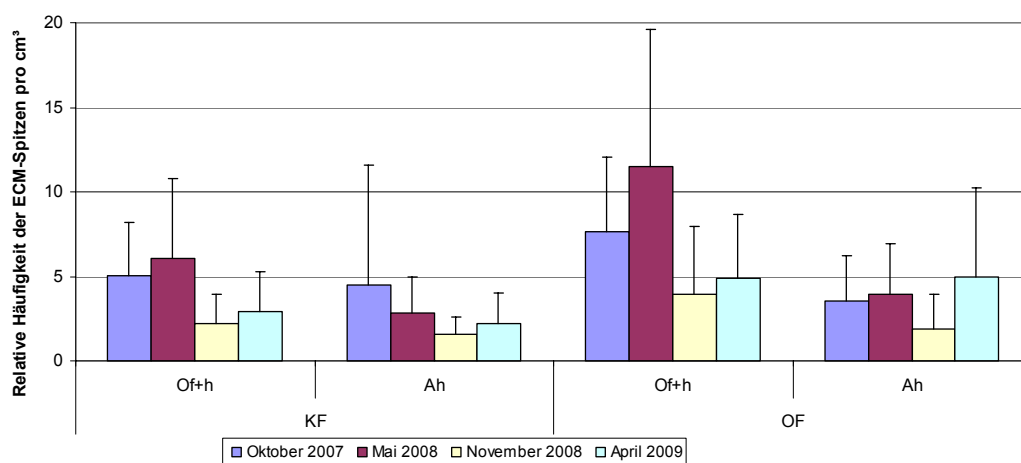


Abb. 3-3: Relative Häufigkeit der ECM-Spitzen (\pm SD) pro cm^3 innerhalb der beiden Horizonte (O_{f+h} , A_h) auf den Kontrollflächen und der Ozonfläche. Die Gesamtanzahl der ECM-Spitzen wurde für jeden Horizont einer Fläche zu jedem Probenahmezeitpunkt (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) ermittelt und durch das beprobte Volumen dividiert.

Relative Häufigkeit der Gattungen

Die höchste relative Häufigkeit (h_{rel}) verschiedener Gattungen wurde im Mai 2008 auf der Ozonfläche (O_{f+h} -Horizont: $h_{rel} = 0,140 \text{ cm}^{-3}$) festgestellt (Abb. 3-4; Tab. 5-5). Ähnlich hohe Werte wies der A_h -Horizont der Kontrollflächen sowie der Ozonfläche ($h_{rel} = 0,138 \text{ cm}^{-3}$) und der O_{f+h} -Horizont auf der Ozonfläche ($h_{rel} = 0,131 \text{ cm}^{-3}$) im Oktober 2007 auf. Auf der Ozonfläche wurde gegenüber den Kontrollflächen stets eine höhere relative Häufigkeit der Gattungen pro cm^3 ermittelt. Lediglich im Oktober 2007 war die relative Häufigkeit der Gattungen pro cm^3 auf den Kontrollflächen als auch auf der Ozonfläche ($h_{rel} = 0,138 \text{ cm}^{-3}$) identisch. Die relative Häufigkeit der Gattungen wurde sowohl durch die Untersuchungsflächen ($p = 0,0031$) als auch den Probenahmezeitpunkt ($p = 0,0060$) signifikant beeinflusst. Ein Einfluss durch die Jahreszeiten wurde nicht gefunden.

Auf den Kontrollflächen wurde im A_h -Horizont gegenüber dem O_{f+h} -Horizont im Oktober 2007 eine um den Faktor zwei höhere relative Häufigkeit der Gattungen pro cm^3 bestimmt (Tab. 5-5). Auf der Ozonfläche wurden zum überwiegenden Teil sowohl im O_{f+h} - als auch im A_h -Horizont eine äquivalente relative Häufigkeit der Gattungen pro cm^3 bei allen Probenahmen gefunden. Allein im Mai 2008 wies der O_{f+h} -Horizont ($h_{rel} = 0,140 \text{ cm}^{-3}$) im Vergleich zum A_h -Horizont ($h_{rel} = 0,099 \text{ cm}^{-3}$) eine um 30 % höhere relative Häufigkeit der Gattungen pro cm^3 auf. Die relative Häufigkeit der Gattungen wurde jedoch nicht signifikant durch die Horizonte ($p = 0,1806$) beeinflusst.

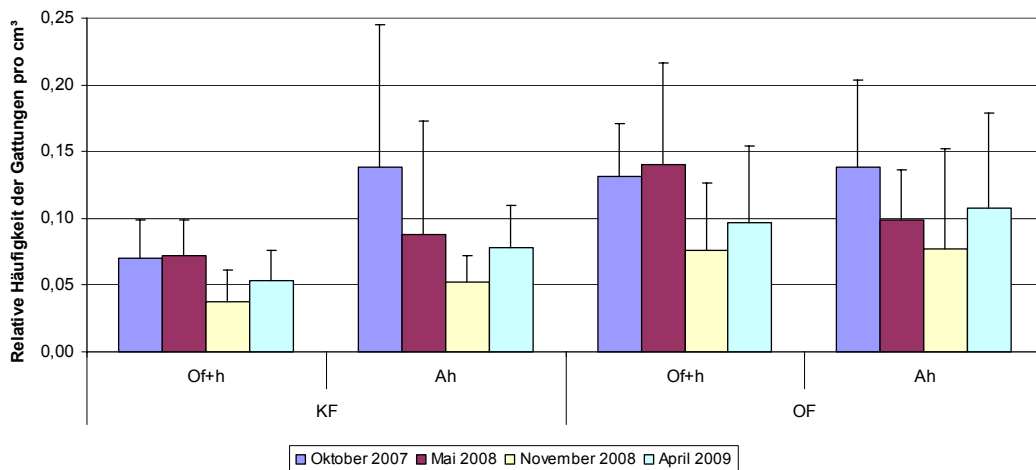


Abb. 3-4: Relative Häufigkeit der Gattungen (\pm SD) pro cm^3 innerhalb der beiden Horizonte (O_{f+h} , A_h) auf den Kontrollflächen und der Ozonfläche. Die Gesamtanzahl der Gattungen wurde für jeden Horizont einer Fläche zu jedem Probenahmezeitpunkt (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) ermittelt und durch das beprobte Volumen dividiert.

Da über beide Untersuchungsperioden nach langjähriger O_3 -Begasung von Fichten ein Effekt auf die relative Häufigkeit der Gattungen bestand, lag diesbezüglich ein indirekter, chronischer Ozon-Effekt auf die Ektomykorrhiza-Gemeinschaften vor.

3.1.4 Diversität und Gleichverteilung der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Die Diversitätsanalysen der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften über den Shannon-Wiener-Diversitätsindex (H_S) und der maximal möglichen Diversität (H_{max}) zeigten, dass die Diversität zu allen vier Probenahmezeitpunkten auf der Ozonfläche am höchsten war (Tab. 3-1). Die höchste Diversität wurde im April 2009 auf der Ozonfläche sowohl auf Artebene ($H_S = 2,81$; $H_{max} = 3,74$) als auch auf Gattungsebene ($H_S = 2,28$; $H_{max} = 3,43$) bestimmt. Dagegen war im November 2008 auf den Kontrollflächen sowohl auf Gattungsebene ($H_S = 1,67$; $H_{max} = 2,20$) als auch auf Artebene ($H_S = 1,72$; $H_{max} = 2,30$) die geringste Diversität an Ektomykorrhizen zu finden.

Die Gleichverteilung der Ektomykorrhizen, ausgedrückt durch die Evenness E_S , war im Oktober 2007 und Mai 2008 auf Art- und Gattungsebene auf der Ozonfläche am höchsten (Tab. 3-1). Dabei wurde im Oktober 2007 auf Gattungsebene die homogenste Verteilung von Ektomykorrhizen ($E_S = 0,86$) festgestellt. Im November 2008 war die Gleichverteilung der Ektomykorrhizen zwischen den Kontrollflächen und der Ozonfläche sowohl auf Artebene ($E_S = 0,75$ und $E_S = 0,77$) als auch auf Gattungsebene (jeweils $E_S = 0,76$) nahezu identisch. Im April 2009 wurde im Gegensatz zu den vorherigen Probenahmen eine höhere Gleichverteilung der Ektomykorrhizen auf den Kontrollflächen im Vergleich zur Ozonfläche sowohl auf Art- als auch auf Gattungsebene festgestellt. Allerdings waren die Differenzen zwischen den Kontrollflächen und der Ozonfläche sehr gering, so dass von einer ähnlichen Gleichverteilung der Ektomykorrhizen auszugehen war.

Tab. 3-1: Shannon-Wiener-Diversitätsindex H_S , maximal mögliche Diversität H_{max} und Evenness E_S auf der taxonomischen Ebene der Arten (*kursiv*) sowie der Gattungen auf den Kontrollflächen (KF) und der Ozonfläche (OF) bei den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009).

PN-Zeitpunkt	H_S		H_{max}		E_S	
	KF	OF	KF	OF	KF	OF
Oktober 2007	1,83	2,33	2,77	2,94	0,66	0,79
	1,74	2,13	2,40	2,48	0,73	0,86
Mai 2008	2,45	2,74	3,18	3,22	0,77	0,85
	1,87	2,28	2,56	2,71	0,73	0,84
November 2008	1,72	2,13	2,30	2,77	0,75	0,77
	1,67	1,94	2,20	2,56	0,76	0,76
April 2009	2,42	2,81	3,04	3,74	0,80	0,75
	1,90	2,28	2,71	3,43	0,70	0,66

Ein Einfluss von Ozon auf die Diversität, die maximal mögliche Diversität und der Evenness wurde mittels einer *one-way*-ANOVA untersucht. Dabei wurde ein stark signifikanter Effekt über die beiden Untersuchungsperioden als auch zwischen der Ozon-

behandelten Fläche und den Kontrollflächen auf die Diversität (H_s) festgestellt (Tab. 5-6). Es traten signifikant mehr Arten und Gattungen ($p < 0,01$) auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen auf. Die langjährige Ozonbehandlung hatte dagegen keinen signifikanten Einfluss auf die maximal mögliche Diversität sowie die Evenness ($p > 0,05$). Die Ektomykorrhizen waren demnach über beide Untersuchungsperioden auf der Ozonfläche nicht gleichmäßig verteilt als auf den Kontrollflächen.

3.1.5 Vielfalt der Gattungen

Die Vielfalt der Gattungen auf der Ozonfläche als auch den beiden Kontrollflächen wurde entsprechend der *rarefaction*-Methode dargestellt. Dabei zeigte sich im Vergleich der verschiedenen *rarefaction*-Kurven, dass die höchste Anzahl an Gattungen stets auf der Ozonfläche zu erwarten war (Abb. 3-5; Tab. 5-7). Im April 2009 wurden auf der Ozonfläche unter 5756 ECM-Spitzen 16 Gattungen gefunden (Tab. 5-2). Dagegen wurden bei einem vergleichbaren, reduzierten Probenumfang von 1777 ECM-Spitzen 15,2 Gattungen, bei einem Probenumfang von 1000 ECM-Spitzen etwa 14,7 Gattungen erwartet. Im Vergleich zur Ozonfläche wurden im April 2009 auf beiden Kontrollflächen elf Gattungen unter insgesamt 3371 ECM-Spitzen gefunden. Bei einem kleineren Probenumfang von 1000 ECM-Spitzen wären 10,3 Gattungen, bei 1777 ECM-Spitzen etwa 10,5 Gattungen erwartet worden. Die Differenz zwischen der gefundenen sowie der zu erwartenden Vielfalt an Gattungen war auf den Kontrollflächen im Vergleich zur Ozonfläche im April 2009 gegenüber den anderen Probenahmen am größten. Im November 2008 lag die geringste Anzahl an Gattungen vor. Auf der Ozonfläche wurden unter 1777 ECM-Spitzen neun Gattungen und auf den Kontrollflächen unter 1939 ECM-Spitzen nur acht Gattungen identifiziert. Sowohl auf den Kontrollflächen sowie auf der Ozonfläche wurde diese Anzahl an Gattungen bei einem Probenumfang von 1000 ECM-Spitzen nach der *rarefaction*-Kurve erwartet.

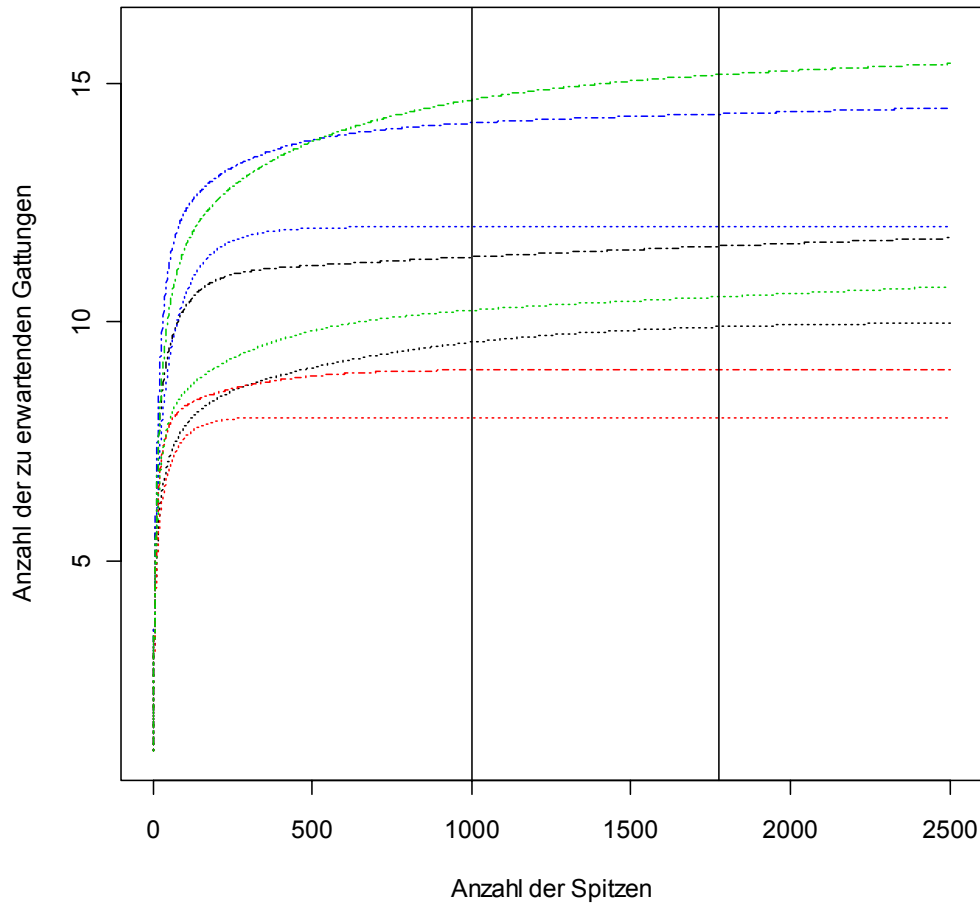


Abb. 3-5: *Rarefaction*-Kurve, basierend auf dem Verhältnis der Anzahl von ECM-Spitzen und der zu erwartenden Anzahl an Gattungen. Die Berechnung erfolgte für die beiden Kontrollflächen (.....) und die Ozonfläche (- - -) zu den vier Probenahmezeitpunkten (schwarz: Oktober 2007, blau: Mai 2008, rot: November 2008, grün: April 2009) nach der *rarefaction*-Methode.

Im Frühjahr 2008 und 2009 wurde die höchste Anzahl an Gattungen gefunden, wobei auch die größte Vielfalt an Gattungen zu erwarten war. Während der Herbstprobenahmen wurde dagegen die geringste Anzahl an Gattungen gefunden sowie erwartet. Insgesamt zeigte die Analyse, dass der Stichprobenumfang ausreichend war, um die Diversität zu erfassen.

3.2 Exoenzymaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

3.2.1 Einfluss von Probenahmezeitpunkt, Jahreszeit, Horizont und Ozon auf die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Im Oktober 2007 wurde für die β -Glucuronidase (Glr) und β -Xylosidase (Xyl) die höchste Exoenzymaktivität von allen Probenahmen festgestellt (Abb. 3-6). Die Enzymaktivitäten der β -Glucosidase (Gls), Chitinase (Nag) und sauren Phosphatase (Pho) waren dagegen im Oktober 2007 im Vergleich zu den nachfolgenden Probenahmen niedriger. Die Cellobiohydrolase (Cel)-Aktivität war bei allen Probenahmen gleich.

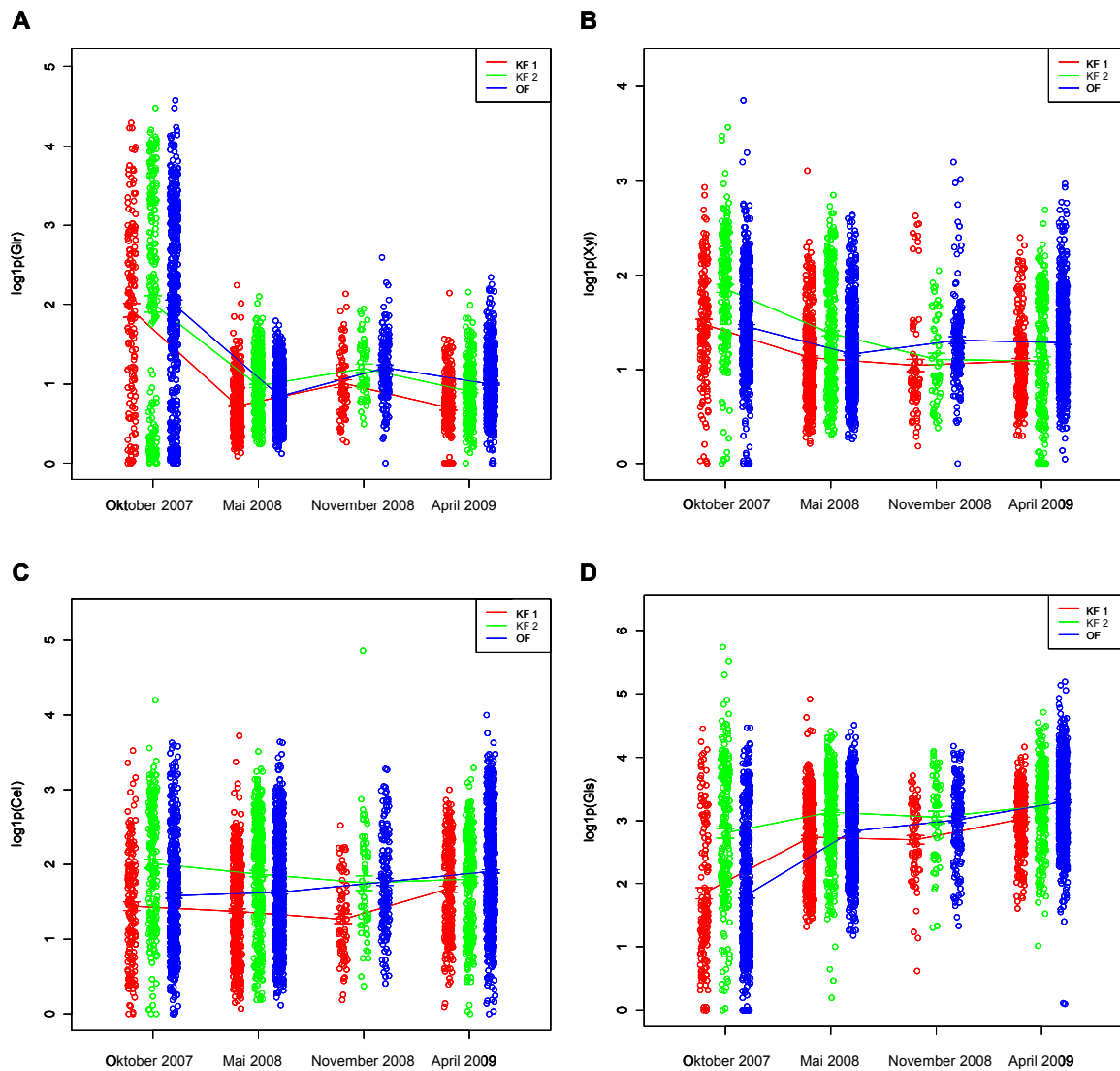


Abb. 3-6: Enzymaktivitäten von Ektomykorrhizen der drei Probenahmeflächen (KF 1, KF 2, OF) zu den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009), dargestellt als transformierte Werte $[\ln(1 + p)]$. Enzyme: A) Glr, B) Xyl, C) Cel, D) Gls.

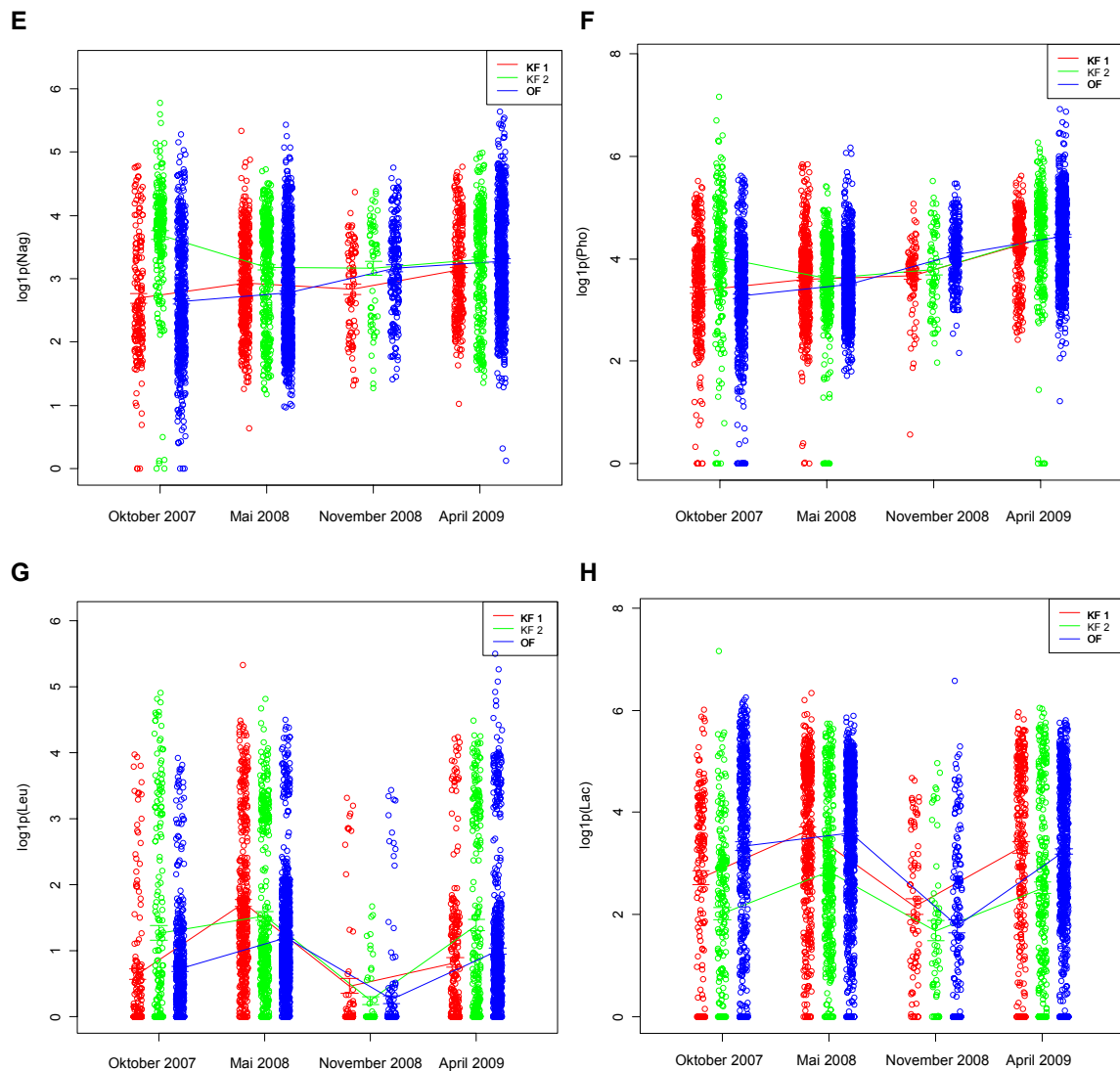


Abb. 3-6: Fortsetzung. Enzyme: E) Nag, F) Pho, G) Leu, H) Lac.

Mittels *two-way*-ANOVA wurde untersucht, ob ein Ozon-Effekt über alle vier Probenahmezeitpunkte vorlag. Von einem Ozon-Effekt wurde ausgegangen, wenn es signifikante Unterschiede zwischen den Kontrollflächen und der Ozonfläche gab, die über alle Probenahmezeitpunkte hinweg auftraten. Es wurde überprüft, ob ein möglicher Effekt auf die Enzymaktivitäten durch den ersten Faktor (Ozon) und/oder durch den zweiten Faktor (Probenahmezeitpunkt/Jahreszeit) überlagert wurde. Da alle Enzyme eine signifikante Interaktion ($p < 0,01$) zwischen den Faktoren Probenahmezeitpunkt und Ozon zeigten (Tab. 5-8), konnte ein Einfluss beider Faktoren auf die Enzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nicht eindeutig nachgewiesen werden.

Ein jahreszeitlicher Einfluss (Frühjahr/Herbst) wurde nur für die Enzyme Glr, Leucin-Aminopeptidase (Leu) und Laccase (Lac) beobachtet (Abb. 3-6). Glr wies im Herbst höhere Aktivitäten auf als im Frühjahr. Die Enzymaktivitäten von Leu und Lac waren dagegen im Frühjahr deutlich höher als bei den Herbstprobenahmen. Ein signifikanter

Einfluss durch die Faktoren Jahreszeit und Ozon (jeweils $p < 0,001$) bestand lediglich bei den Enzymen Glr und Leu (Tab. 5-8). Auf Grund der erhaltenen Resultate war es nötig, alle nachfolgenden univariaten sowie multivariaten Analysen für jeden Probenahmezeitpunkt einzeln durchzuführen.

Über eine *two-way*-ANOVA wurden unterschiedliche Effekte der Faktoren Horizont und Ozon auf die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften zu den einzelnen Probenahmezeitpunkten festgestellt. So bestand im Oktober 2007 ein signifikanter Einfluss des Horizonts für die Enzymaktivitäten von Leu und Lac ($p < 0,05$) (Tab. 5-9). Im Mai 2008 wurde dagegen bei den Enzymen Nag, Pho und Lac ein signifikanter Effekt des Horizonts ($p < 0,01$) gefunden. Glr wies eine signifikante Ozon x Horizont-Interaktion ($p = 0,0104$) auf, wodurch ein signifikanter Einfluss des Horizonts auf dieses Enzym ($p = 0,0002$) nicht nachgewiesen werden konnte. Die Aktivitäten der Enzyme Xyl, Cel, Glc und Leu wurden nicht durch den Horizont beeinflusst ($p > 0,05$). Im November 2008 war im Vergleich zur ersten Untersuchungsperiode kein Einfluss des Horizonts ($p > 0,05$) auf die einzelnen Enzymaktivitäten feststellbar. Dagegen lag im April 2009 für Glr und Glc ein signifikanter Effekt des Horizonts ($p < 0,001$) vor. Bei den Enzymaktivitäten von Xyl, Nag, Pho, Leu und Lac traten jedoch signifikante Interaktionen zwischen den Faktoren Ozon und Horizont auf ($p < 0,05$).

Ein signifikanter Einfluss des Faktors Ozon auf die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften ($p < 0,0001$) bestand im Oktober 2007 auf alle Enzyme mit Ausnahme von Glr ($p = 0,0806$) (Tab. 3-2; Tab. 5-9). Noch sieben Monate nach Beendigung der Ozonbegasung im Mai 2008 wurde bei den Enzymen Xyl, Nag, Glc, Pho und Leu eine signifikante Erniedrigung ($p < 0,001$) auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen bestimmt. Im Gegensatz zur ersten Probenahme wiesen die Enzyme Glr, Cel und Lac im Mai 2008 keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$) zwischen der mit Ozon behandelten Fläche und den nicht behandelten Kontrollflächen auf. Ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung wurde im November 2008 auf allen Versuchsflächen noch immer ein signifikanter Effekt auf die Aktivitäten von Xyl, Glr, Nag, Glc und Pho auf der Ozonfläche ermittelt ($p < 0,05$), wovon nur Glc gegenüber den Kontrollflächen erniedrigt war. Leu und Lac wiesen im Vergleich zur ersten Untersuchungsperiode ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung keine Beeinflussung durch Ozon auf ($p > 0,05$). Im April 2009 wurde nur bei Glr, Cel und Glc eine signifikante Erhöhung ($p = 0,0000$) durch den Faktor Ozon festgestellt.

Je länger das Ende der Ozonbegasung zurücklag, desto geringer wurde die Anzahl der Enzyme, welche einen signifikanten Ozon-Effekt aufwiesen (Oktober 2007: sieben

Enzyme; April 2009: drei Enzyme) (Tab. 3-2). Demgegenüber wurde ein Effekt des Horizonts jeweils bei zwei bis drei Enzymen je Probenahmezeitpunkt (außer im November 2008) festgestellt. Somit schien ein Horizont-Effekt im Vergleich zu einem Ozon-Effekt immer zu bestehen. Außerdem glichen sich die Enzymaktivitäten von der ersten Untersuchungsperiode unter bzw. unmittelbar nach experimentell erhöhten Ozonkonzentrationen auf der Ozonfläche zur zweiten Untersuchungsperiode mit mindestens einjährig, ambienten Bedingungen auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen allmählich an.

Tab. 3-2: Enzymaktivitäten (Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu, Lac) von Ektomykorrhizen, bei denen signifikante Effekte ($p < 0,05$) durch den Faktor Ozon zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) ermittelt wurden. In der Übersicht wurde ein signifikanter Anstieg der Exoenzymaktivitäten symbolisch mit einem ↑ (rot) und eine signifikante Abnahme der Exoenzymaktivitäten mit einem ↓ (blau) auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen dargestellt.

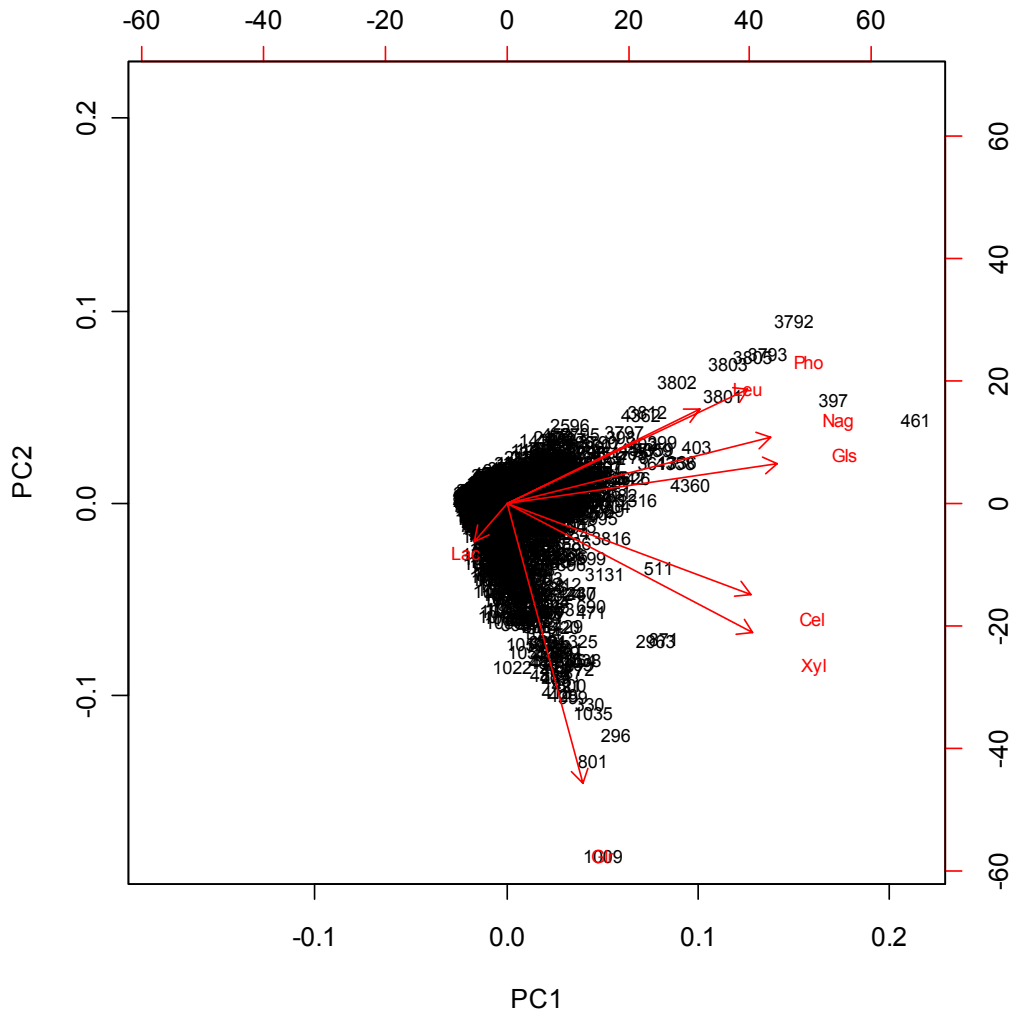
Enzym	Oktober 2007	Mai 2008	November 2008	April 2009
Xyl	↓	↓	↑	
Glr			↑	↑
Nag	↓	↓	↑	
Cel	↓			↑
GlS	↓	↓	↓	↑
Pho	↓	↓	↑	
Leu	↓	↓		
Lac	↑			

3.2.2 Korrelation der Exoenzymaktivitäten

Die Enzymdaten aller Probenahmen wurden über eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) auf Korrelationen, also die Stärke und die Richtung von Zusammenhängen, zwischen den Exoenzymen untersucht (Abb. 3-7). Das Ordinationsdiagramm zeigte eine negative Korrelation des oxidativen Enzyms Laccase zu den hydrolytischen Enzymen, wogegen die hydrolytischen Enzyme positiv miteinander korreliert waren. Die erste Hauptkomponente (PC 1) wurde durch GlS repräsentiert und erklärte 45,8 % der gesamten Varianz, da dieses Enzym den höchsten Eigenwert des Datensatzes aufwies. GlS war am stärksten mit Nag korreliert, stand allerdings auch mit den Enzymen Xyl, Cel, Pho und Leu positiv in Beziehung. Ähnlich starke Korrelationen wie GlS und Nag zeigten auch Cel und Xyl sowie Leu und Pho. Die zweithöchste Varianz (16,5 %) wurde durch das Enzym Glr erklärt, welches die zweite Hauptkomponente (PC 2) repräsentierte. Allerdings war Glr nur schwach mit den anderen Enzymen korreliert, was aus einer anders

orientierten Ladung resultierte. Die kumulative Varianz, welche durch beide Ordinationsachsen erklärt wurden, betrug 62,3 %.

Auffallend waren die relativ hohen Lac-Aktivitäten im Vergleich zu den Leu-Aktivitäten, wobei im Oktober 2007 viele Leu-Fehlwerte wegen technischer Probleme und der zweigeteilten, experimentellen Vorgehensweise während der Enzymtests auftraten. Auf Grund des anderen Versuchsaufbaus der sequentiellen Enzymtests mit zwei Serien im Oktober 2007 (s. Abb. 2-6) im Vergleich zu den drei nachfolgenden Probenahmen mit nur einer Serie (s. Abb. 2-7) wurde eine zweite PCA mit nur sechs Enzymen der Serie A (Xyl, Glr, Cel, Nag, Glc, Pho; s. Kap. 2.3.3) durchgeführt. Dabei bestätigten sich die Ergebnisse mit allen Enzymen, da dieselbe Tendenz ersichtlich war (Daten nicht dargestellt). Die höchste Varianz wies erneut Glc auf und repräsentierte mit 56,2 % die erste Hauptkomponente. Die zweite Achse erklärte 21,1 % der Varianz, wobei Glr die zweite Hauptkomponente darstellte. Folglich wurden 77,3 % der kumulativen Varianz erklärt.



Tab. 3-3: Korrelation der Enzymaktivitäten der Ektomykorrhizen zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009). Die Korrelation der Enzyme wurde über den Pearson-Koeffizient (r) bestimmt. Die Überprüfung der Signifikanz (*kursiv*: $p < 0,05$, **fett**: $p < 0,001$) wurde wie der Pearson-Koeffizient mit der Computersoftware R ermittelt.

PN-Zeitpunkt	Enzym	Xyl	Glir	Nag	Cel	Gls	Pho	Leu	Lac
Oktober 2007	Xyl	1	0,561	0,460	0,758	0,657	0,432	0,188	-0,013
	Glir		1	0,127	0,668	0,205	0,065	-0,060	0,029
	Nag			1	0,528	0,587	0,687	0,282	-0,104
	Cel				1	0,587	0,500	0,151	<i>-0,065</i>
	Gls					1	0,719	0,455	-0,038
	Pho						1	0,465	-0,032
	Leu							1	<i>-0,092</i>
	Lac								1
Mai 2008	Xyl	1	0,713	0,590	0,671	0,715	0,435	0,686	-0,165
	Glir		1	0,435	0,578	0,634	0,174	0,313	-0,241
	Nag			1	0,548	0,671	0,548	0,473	-0,119
	Cel				1	0,911	0,225	0,197	-0,036
	Gls					1	0,284	0,267	-0,036
	Pho						1	0,626	0,173
	Leu							1	-0,001
	Lac								1
November 2008	Xyl	1	0,839	0,602	0,302	0,571	0,454	0,879	-0,066
	Glir		1	0,605	0,428	0,659	0,418	0,693	<i>-0,134</i>
	Nag			1	0,482	0,894	0,733	0,474	-0,095
	Cel				1	0,597	0,329	0,166	-0,043
	Gls					1	0,735	0,395	-0,061
	Pho						1	0,318	0,027
	Leu							1	<i>-0,094</i>
	Lac								1
April 2009	Xyl	1	0,586	0,630	0,606	0,689	0,537	0,710	<i>-0,079</i>
	Glir		1	0,313	0,518	0,525	0,229	0,230	<i>-0,075</i>
	Nag			1	0,566	0,683	0,792	0,579	-0,127
	Cel				1	0,821	0,478	0,324	0,048
	Gls					1	0,632	0,492	-0,028
	Pho						1	0,556	<i>-0,070</i>
	Leu							1	-0,181
	Lac								1

3.2.3 Gesamtaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Über alle Probenahmezeitpunkte hinweg traten die höchsten Gesamtaktivitäten bei den Enzymen Nag, Gls, Pho und Lac auf (Abb. 3-8). Die Gesamtaktivitäten von Xyl, Glr, Cel und Leu waren dagegen verhältnismäßig gering. Auffällig war ebenfalls, dass das Enzym Lac auf der Ozonfläche während der Herbstprobenahmen sowohl im Oktober 2007 als auch im November 2008, also ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung, eine höhere Gesamtaktivität als auf den beiden Kontrollflächen besaß. Im Herbst 2008 zeigten die Enzyme Pho, Xyl und Glr eine geringfügig höhere Gesamtaktivität auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen. Im April 2009 war die Gesamtaktivität der Enzyme Xyl, Glr, Cel und Gls ebenfalls auf der Ozonfläche gegenüber den beiden Kontrollflächen nur minimal erhöht. Die Summe aller acht Gesamtaktivitäten auf den jeweiligen Versuchsflächen ergab im April 2009 den höchsten Wert ($729 \text{ pmol mm}^{-2} \text{ min}^{-1}$). Dagegen waren im Oktober 2007 ($602 \text{ pmol mm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) und Mai 2008 ($527 \text{ pmol mm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) die Gesamtaktivitäten um bis zu 30 % geringer, im November 2008 ($437 \text{ pmol mm}^{-2} \text{ min}^{-1}$) sogar um 40 % niedriger als im Frühjahr 2009.

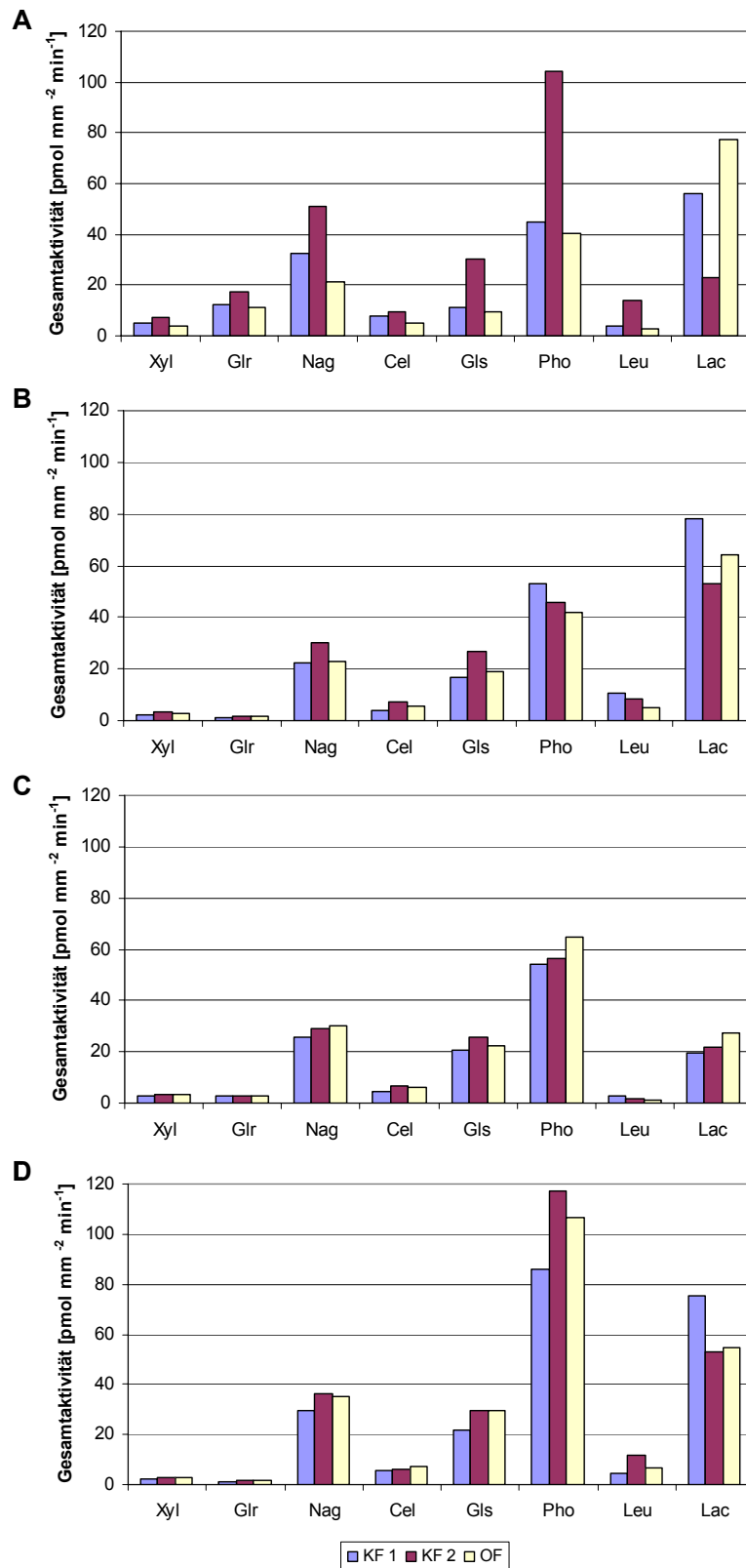


Abb. 3-8: Gesamtaktivitäten [pmol mm⁻² min⁻¹] der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den vier Probenahmezeitpunkten (A: Oktober 2007, B: Mai 2008, C: November 2008, D: April 2009). Die Gesamtaktivität wurde aus der $\sum ((\text{Relative Abundanz} \times \text{Mittlere Exoenzymaktivität})_{\text{Gattung}})$ ermittelt.

3.2.4 Einfluss von Ozon auf die Exoenzymaktivitäten ausgewählter Gattungen

Nach der Untersuchung des Ozoneinflusses auf die Enzymaktivitäten auf Ebene der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften (s. Kap. 3.2.1) werden in diesem Abschnitt die Aktivitäten verschiedener Gattungen näher betrachtet. Die Angaben über die Mittelwerte der jeweiligen Enzymaktivitäten, den Standardfehler (SE) und die Anzahl der mittels Enzymtest untersuchten ECM-Spitzen sind im Anhang unter Tab. 5-10 – 5-17 zu finden. Mittels *one-way*-ANOVA wurden diejenigen Gattungen bezüglich ihrer Enzymaktivitäten untersucht, welche bei den jeweiligen Probenahmen auf beiden Kontrollflächen und der Ozonfläche auftraten (Tab. 3-4; Tab. 5-18 – 5-21):

Tab. 3-4: Übersicht über die Gattungen, die mittels *one-way*-ANOVA im Oktober 2007, Mai 2008, November 2008 und April 2009 untersucht wurden, da sie auf allen Versuchsflächen auftraten.

PN-Zeitpunkt	Gattungen
Oktober 2007	<i>Cenococcum, Clavulina, Lactarius, Pezoloma, Russula, Thelephora, Tylopilus, Tylospora</i>
Mai 2008	<i>Boletus, Cenococcum, Cortinarius, Paxillus, Russula, Thelephora, Tomentella, Tylopilus, Tylospora</i>
November 2008	<i>Boletus, Meliniomyces, Russula</i>
April 2009	<i>Boletus, Cenococcum, Lactarius, Meliniomyces, Piloderma, Russula, Tylospora</i>

Einen detaillierten Überblick der Ergebnisse bietet Tab. 3-5, in der alle signifikanten Enzymaktivitäten der untersuchten Gattungen zu jedem Probenahmezeitpunkt dargestellt sind. Die Ozonbehandlung hatte unterschiedliche Effekte auf die Enzymaktivitäten verschiedener Gattungen.

Nur bei drei Gattungen (*Boletus, Lactarius, Tylospora*) wurden sowohl während der ersten als auch der zweiten Untersuchungsperiode auf allen drei Versuchsflächen signifikante Unterschiede zwischen den unbehandelten Kontrollflächen und der Ozon-behandelten Fläche ermittelt (Tab. 5-18 – 5-21). So wies *Boletus* unmittelbar nach Ende der Ozonbegasung im Mai 2008 während der ersten Untersuchungsperiode eine signifikant erniedrigte Xyl-Aktivität und eine signifikant erhöhte Cel-Aktivität auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen auf. Dagegen zeigte *Boletus* während der zweiten Untersuchungsperiode im April 2009 auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen ausschließlich signifikant erhöhte Aktivitäten der Enzyme Glr und Nag. Während innerhalb der ersten Untersuchungsperiode die Gattung *Lactarius* im Oktober 2007 eine signifikant erniedrigte Nag-Aktivität auf der Ozonfläche aufwies, wurden 18 Monate nach Ende der Ozonbegasung im April 2009 signifikant erhöhte Aktivitäten der Enzyme Cel und GlS im Vergleich zu den Kontrollflächen festgestellt. Die

Gattung *Tylospora* zeigte auf der Ozonfläche während der ersten Untersuchungsperiode im Oktober 2007 als auch im Mai 2008 überwiegend signifikant erniedrigte Aktivitäten bei den Enzymen Nag und Cel bzw. Pho gegenüber den Kontrollflächen. Im Mai 2008 war einzig die Lac-Aktivität bei *Tylospora* signifikant erhöht. Im Gegensatz dazu wurde ein Jahr später während der zweiten Untersuchungsperiode im April 2009 eine signifikant niedrigere Lac-Aktivität bei *Tylospora* auf der Ozonfläche ermittelt, wogegen die Glr-Aktivität im Vergleich zu den Kontrollflächen signifikant erhöht war.

Insgesamt betrachtet, wurden im Herbst 2007 nach siebeneinhalbjähriger Ozonbegasung auf der Ozonfläche bei den Gattungen *Cenococcum*, *Lactarius*, *Thelephora*, *Tylophilus* und *Tylospora* erniedrigte Nag- und Cel-Aktivitäten im Vergleich zu den Kontrollflächen bestimmt (Tab. 3-5). Einzig die Leu-Aktivität von *Cenococcum* war auf der Ozonfläche erhöht. Im Mai 2008 wurden hingegen mehr signifikant erhöhte als erniedrigte Enzymaktivitäten festgestellt. So wies die Gattung *Thelephora* nach Beendigung der Ozonbegasung und konträr zum Oktober 2007 ausschließlich erhöhte Aktivitäten der Enzyme Glr, Nag und GlS auf. Bei *Boletus* (erhöhte Cel-Aktivität, erniedrigte Xyl-Aktivität) und *Tylospora* (erhöhte Lac-Aktivität, erniedrigte Pho-Aktivität) waren sowohl signifikant erhöhte als auch erniedrigte Enzymaktivitäten feststellbar. Im November 2008 zeigte im Vergleich zur ersten Untersuchungsperiode keine der drei Gattungen (*Boletus*, *Meliniomyces*, *Russula*) signifikante Unterschiede der Enzymaktivitäten. 18 Monate nach Beendigung der Ozonbegasung wies die Mehrzahl der Gattungen (*Boletus*, *Lactarius*, *Meliniomyces*, *Piloderma*, *Russula*, *Tylospora*) im April 2009 erhöhte Aktivitäten von Xyl, Glr, Cel, GlS und Leu auf der Ozonfläche im Vergleich zu beiden Kontrollflächen auf. Allein die Lac-Aktivitäten der Gattungen *Piloderma* und *Tylospora* waren ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung erniedrigt.

Tab. 3-5: Signifikante Enzymaktivitäten (Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu, Lac) von Gattungen auf der Ozonfläche gegenüber den beiden Kontrollflächen bei den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009). In der Übersicht wurden ein signifikanter Anstieg der Enzymaktivitäten mit einem ↑ und eine signifikante Abnahme der Enzymaktivitäten mit einem ↓ für jede Gattung symbolisiert. Die Überprüfung auf signifikante Unterschiede zwischen den beiden Kontrollflächen und der Ozonfläche erfolgte mittels *one-way*-ANOVA. Gattungen, die in Klammer gesetzt wurden, traten nur in geringer Anzahl ($n < 3$) oder nur auf einer der beiden Kontrollflächen und der Ozonfläche auf, weshalb die Auswertung nicht über *one-way*-ANOVA sondern deskriptiv erfolgte (Differenz um mindestens den Faktor 2).

Enzym	Oktober 2007	Mai 2008	November 2008	April 2009
Xyl		↓ <i>Boletus</i>		↑ <i>Piloderma</i>
Glr		↑ <i>Thelephora</i>		↑ <i>Boletus</i> ↑ <i>Piloderma</i> ↑ <i>Tylospora</i>
Nag	↓ <i>Lactarius</i> ↓ <i>Tylospora</i>	(↓ <i>Lactarius</i>) (↓ <i>Paxillus</i>) ↑ <i>Thelephora</i> ↓ <i>Tomentella</i>		↑ <i>Boletus</i> (↑ <i>Tylopilus</i>)
Cel	↓ <i>Thelephora</i> ↓ <i>Tylopilus</i> ↓ <i>Tylospora</i>	↑ <i>Boletus</i> (↓ <i>Paxillus</i>)		↑ <i>Lactarius</i> ↑ <i>Meliniomyces</i> (↑ <i>Tylopilus</i>)
GlS		(↓ <i>Paxillus</i>) ↑ <i>Thelephora</i>		↑ <i>Lactarius</i> ↑ <i>Meliniomyces</i> (↑ <i>Tylopilus</i>)
Pho		(↓ <i>Lactarius</i>) ↓ <i>Tylospora</i>	(↑ <i>Cenococcum</i>)	(↑ <i>Tylopilus</i>)
Leu	↑ <i>Cenococcum</i>			↑ <i>Meliniomyces</i> ↑ <i>Russula</i>
Lac		↑ <i>Tylospora</i>	(↓ <i>Cenococcum</i>)	↓ <i>Piloderma</i> ↓ <i>Tylospora</i> (↑ <i>Tylopilus</i>)

3.3 Funktionelle Diversität der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften im Kranzberger Forst

Die funktionelle Diversität (FD) von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wurde als aggregierter Parameter untersucht und als die Anzahl von funktionellen Gruppen auf einer bestimmten Fläche definiert (Tilman *et al.*, 1997). Es sollte geklärt werden, ob es durch die mehrjährige Ozonbehandlung neben einer erhöhten Biodiversität auch zu einer Veränderung der ökologischen Funktionen innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften kam. Dazu wurden zunächst die relative Abundanz und die relativen Exoenzymaktivitäten einzelner Gattungen auf den drei Versuchsflächen bestimmt (Tab. 5-22 – 5-24) und

bildlich dargestellt (Abb. 3-9 – 3-12). Die Rangfolge der jeweils häufigsten Gattungen, die überwiegend (≥ 80 %) zur relativen Abundanz (Ab_{rel}) sowie zu den relativen Exoenzymaktivitäten (EA_{rel}) der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf den drei Versuchsflächen zu den vier Probenahmezeitpunkten beitragen, ist in Tab. 3-6 angegeben. Einen umfassenden Überblick der Ergebnisse zur funktionellen Diversität liefert Tab. 3-7. Die Anzahl der Gattungen, die hauptsächlich mit einer relativen Enzymaktivität von mindestens 80 % einen funktionellen Beitrag innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf den Kontrollflächen sowie der Ozonfläche leisteten, ist in Tab. 3-8 aufgelistet.

Zur relativen Abundanz und relativen Exoenzymaktivitäten der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften trugen bei allen Probenahmen auf den Kontrollflächen überwiegend die Gattungen *Boletus*, *Cortinarius*, *Meliniomyces*, *Russula*, *Tylopilus* und *Tylospora* ($Ab_{rel} \geq 80$ %; $EA_{rel} \geq 80$ %) bei (Tab. 3-6). Der Anteil dieser Gattungen variierte je nach Probenahme. Dies traf ebenso für die Ozonfläche zu, auf der die Gattungen *Boletus*, *Russula*, *Tomentella*, *Tylopilus* und *Tylospora* den größten Anteil an den Enzymaktivitäten hatten. Weiterhin fielen die Gattungen *Boletus* und *Tylopilus* (über alle Probenahmen und Versuchsflächen) durch ausgeprägt hohe, spezifische Leu-Aktivitäten von bis zu 93,3 % (November 2008, KF 2; Abb. 3-11) bzw. 83,4 % (Oktober 2007, KF 2; Abb. 3-9) auf. Während *Tylopilus* in der ersten Untersuchungsperiode die jeweils höchsten spezifischen Leu-Aktivitäten besaß, wies in der zweiten Untersuchungsperiode nach Ende der Ozonbegasung - mit Ausnahme der zweiten Kontrollfläche im April 2009 (Abb. 3-12) - auf allen Versuchsflächen die Gattung *Boletus* die höchsten spezifischen Leu-Aktivitäten auf. Einzig im Mai 2008 wurde auf der ersten Kontrollfläche die höchste Leu-Aktivität bei *Cortinarius* festgestellt (Abb. 3-10). Weiterhin war in der ersten Untersuchungsperiode während der Ozonbegasung im Oktober 2007 *Tomentella* auf der Ozonfläche dominierend und wurde ausschließlich auf dieser Ozon-beeinflussten Fläche gefunden. Ein halbes Jahr nach Ende der Ozonbegasung trat diese Gattung im Mai 2008 erneut dominant auf der Ozonfläche auf, kam jedoch auch auf den beiden Kontrollflächen vor.

Tab. 3-6: Rangfolge derjenigen Gattungen, welche überwiegend zur relativen Abundanz ($Ab_{rel} \geq 80\%$) und den einzelnen, relativen Enzymaktivitäten (Xyl, Glr, Nag, Cel, Glc, Pho, Leu, Lac; je $EA_{rel} \geq 80\%$) der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf den drei Versuchsflächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) beitragen.

PN-Zeitpunkt	Flächen	Ab_{rel} [%]	EA_{rel} [%]	Rangfolge der häufigsten Gattungen
Oktober 2007	KF 1	88,5	82,0-89,2	<i>Cenococcum, Tylospora, Tylopilus, Thelephora</i>
	KF 2	88,1	81,4-91,1	<i>Tylopilus, Tylospora, Russula</i>
	OF	95,7	81,8-86,7	<i>Tomentella, Cenococcum, Russula, Tylospora, Lactarius, Clavulina</i>
Mai 2008	KF 1	81,8	80,4-86,1	<i>Cortinarius, Tylospora, Tylopilus, Tomentella, Thelephora</i>
	KF 2	88,1	81,9-88,7	<i>Cortinarius, Thelephora, Tomentella, Tylopilus, Tylospora</i>
	OF	85,9	80,3-85,7	<i>Amanita, Amphinema, Boletus, Cortinarius, Russula, Tomentella, Tylopilus, Tylospora</i>
November 2008	KF 1	94,2	83,5-93,0	<i>Boletus, Cenococcum, Cortinarius, Meliniomyces, Russula</i>
	KF 2	86,2	80,8-93,3	<i>Meliniomyces, Boletus</i>
	OF	91,9	81,7-89,4	<i>Amanita, Boletus, Cenococcum, Meliniomyces, Russula, Tylospora</i>
April 2009	KF 1	82,5	80,7-90,0	<i>Boletus, Lactarius, Russula, Tylospora</i>
	KF 2	88,6	83,5-94,8	<i>Boletus, Russula, Tylopilus, Tylospora</i>
	OF	87,3	80,5-85,7	<i>Amanita, Boletus, Cenococcum, Lactarius, Russula, Tomentella, Tylospora</i>

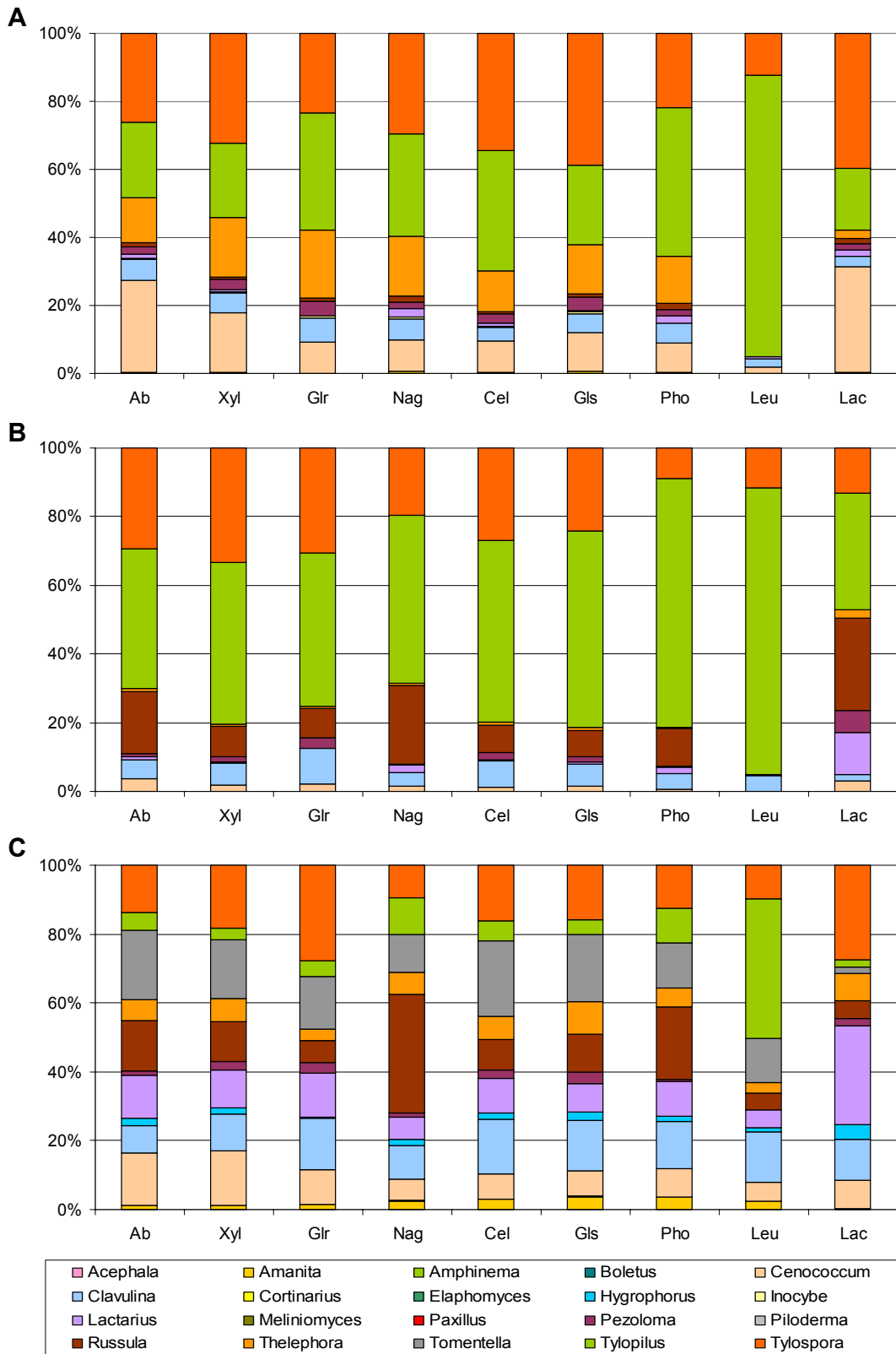


Abb. 3-9: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten (EA_{rel}) von Xyl, Glr, Nag, Cel, Gls, Pho, Leu und Lac der Gattungen auf den drei Flächen (A: KF 1, B: KF 2, C: OF) im Oktober 2007. Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde dabei wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

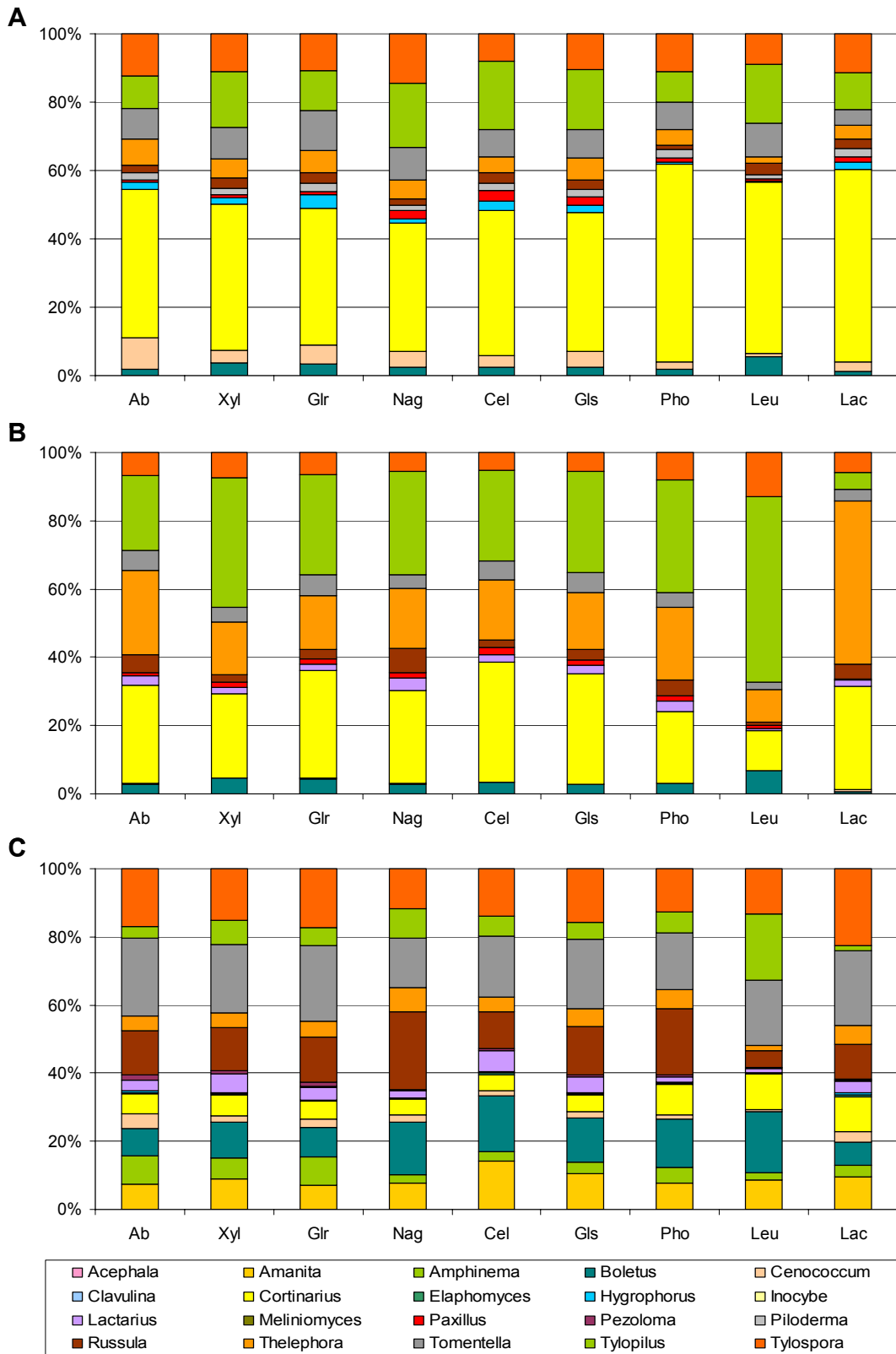


Abb. 3-10: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten (EA_{rel}) von Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu und Lac der Gattungen auf den drei Flächen (A: KF 1, B: KF 2, C: OF) im Mai 2008. Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde dabei wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

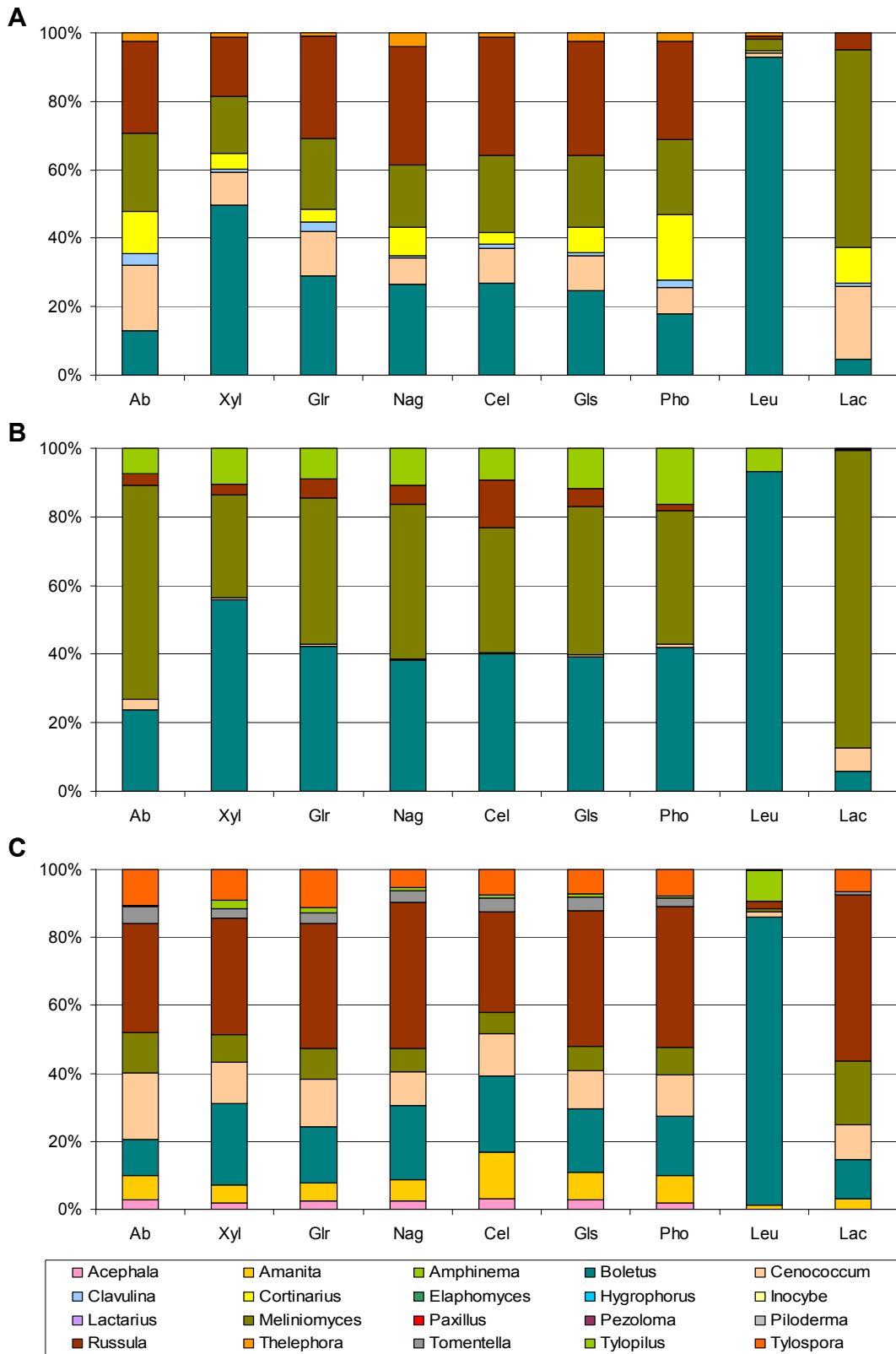


Abb. 3-11: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten (EA_{rel}) von Xyl, Glr, Nag, Cel, Gls, Pho, Leu und Lac der Gattungen auf den drei Flächen (A: KF 1, B: KF 2, C: OF) im November 2008. Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde dabei wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

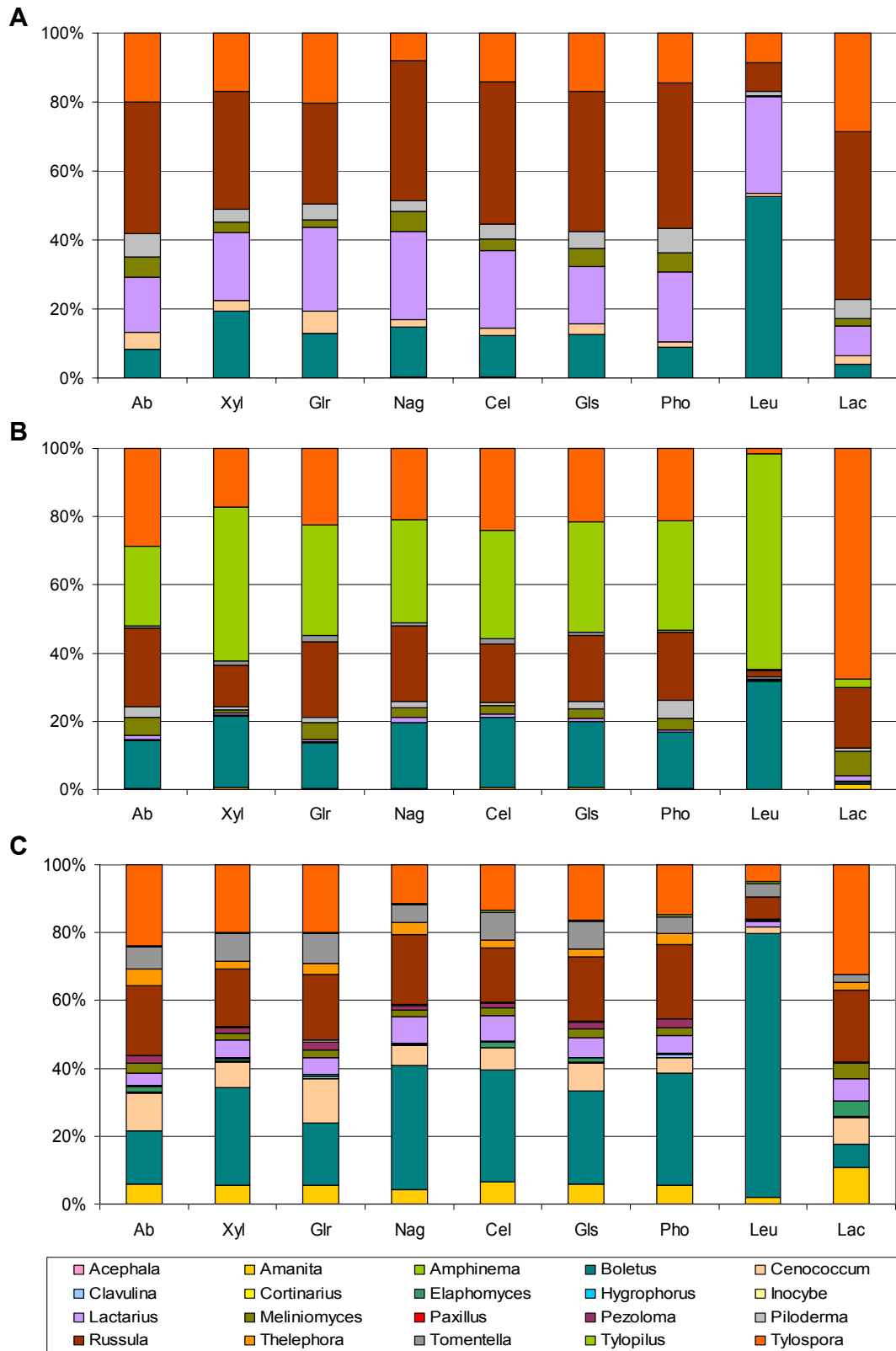


Abb. 3-12: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten (EA_{rel}) von Xyl, Glr, Nag, Cel, Gls, Pho, Leu und Lac der Gattungen auf den drei Flächen (A: KF 1, B: KF 2, C: OF) im April 2009. Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde dabei wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

Auf der Ozonfläche wurde immer eine höhere funktionelle Diversität gegenüber beiden Kontrollflächen festgestellt (Tab. 3-7). Die funktionelle Diversität auf der zweiten Kontrollfläche war im Vergleich zur ersten Kontrollfläche meist geringer. Im Mai 2008 wurde die höchste funktionelle Diversität bei allen acht Enzymen auf der Ozonfläche bestimmt, wobei das Enzym Xyl die höchste funktionelle Diversität (FD = 8,7) von allen Enzymen bei allen Probenahmen zeigte. Der größte Unterschied zwischen der funktionellen Diversität auf den Kontrollflächen gegenüber der Ozonfläche wurde im Oktober 2007 bei dem Enzym Leu ermittelt, wobei eine hohe funktionelle Diversität unter $2xO_3$ auf der Ozonfläche einer um den Faktor fünf geringeren funktionellen Diversität auf den Kontrollflächen (jeweils FD = 1,2) gegenüberstand. Allerdings war die funktionelle Diversität bereits ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung auf der Ozonfläche (FD = 1,2) mit jener auf beiden Kontrollflächen (jeweils FD = 1,1) nahezu identisch. Bei Betrachtung der Mittelwerte bei allen acht Enzymen berechneten funktionellen Diversität fiel auf, dass diese auf der Ozonfläche immer am höchsten war, wobei die Differenz zu den Kontrollflächen im Mittel nach Beendigung der Ozonbegasung abnahm.

Die Ergebnisse einer *two-way*-ANOVA zeigten, dass es mit Ausnahme von Leu einen signifikanten Einfluss von Ozon ($p < 0,001$) auf die funktionelle Diversität gab (Tab. 5-25). Das Enzym Leu wies zwar keine Signifikanz auf ($p = 0,0564$), zeigte aber insgesamt eine ähnliche Tendenz wie die anderen Enzyme (Tab. 3-7). Außerdem ließen sich die Ergebnisse zum Einfluss von Ozon auf die funktionelle Diversität über die angepassten p -Werte zur multiplen Testkorrektur nach der Holm-Methode bestätigen, die mit Ausnahme des Enzyms Leu ($p = 0,0564$) ebenfalls einen signifikanten Zusammenhang zwischen Ozon und der funktionellen Diversität darstellten ($p < 0,01$). Bei Leu sowie bei drei weiteren Enzymen (Xyl, Glr, Cel) wurde andererseits ein signifikanter Einfluss ($p < 0,05$) auf die funktionelle Diversität durch den Probenahmezeitpunkt nachgewiesen. Bei der anderen Hälfte der untersuchten Enzyme (Nag, GlS, Pho, Lac) wurde jedoch kein signifikanter Effekt ($p > 0,05$) des Probenahmezeitpunkts auf die funktionelle Diversität ermittelt.

Tab. 3-7: Funktionelle Diversität (FD) der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf den drei Versuchsflächen (KF 1, KF 2, OF) bei den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009). Die funktionelle Diversität wurde aus der Anzahl von n Gattungen mit einer $EA_{rel} \geq 80\%$ geteilt durch den Wert der EA_{rel} von $\geq 80\%$ dieser n Gattungen, multipliziert mit dem Faktor 100, berechnet.

PN-Zeitpunkt	Flächen	Xyl	Glr	Nag	Cel	Gls	Pho	Leu	Lac
Oktober 2007	KF 1	4,5	4,6	4,6	3,7	4,6	4,5	1,2	3,4
	KF 2	2,5	3,5	3,3	3,4	2,5	2,4	1,2	4,6
	OF	7,1	6,2	7,3	8,1	8,1	7,5	6,0	6,0
Mai 2008	KF 1	5,9	6,2	5,0	6,0	6,0	4,7	4,6	4,8
	KF 2	4,7	4,8	4,9	4,7	4,7	4,8	4,5	3,6
	OF	8,7	8,5	7,4	8,2	8,3	8,2	6,2	7,4
November 2008	KF 1	3,6	4,3	4,6	3,6	4,5	4,6	1,1	3,4
	KF 2	2,3	2,4	2,4	3,3	2,4	2,5	1,1	1,2
	OF	5,7	5,7	4,9	5,8	5,9	5,7	1,2	4,5
April 2009	KF 1	4,4	4,6	3,7	4,5	4,6	4,7	2,5	3,5
	KF 2	3,6	4,5	4,3	4,3	4,3	4,5	2,1	2,3
	OF	6,2	7,0	6,1	7,1	7,1	6,2	2,4	7,0

Auf der Ozonfläche trugen stets mehr Gattungen zu mindestens 80 % der relativen Exoenzymaktivitäten bei als auf den zusammengefassten Kontrollflächen, weshalb die funktionelle Diversität auf der Ozonfläche auch höher war als auf den Kontrollflächen (Tab. 3-8). Auf der ersten Kontrollfläche wurde bei den Enzymen Glr, Nag, GlS und Pho über alle Probenahmen die jeweils höchste funktionelle Diversität (FD: 4,6 – 6,2) bestimmt. Dagegen war auf der zweiten Kontrollfläche bei Glr, Nag, Cel, Pho und Lac die funktionelle Diversität (FD: 3,3 – 4,9) am höchsten. Auf der Ozonfläche wiesen die Enzyme Xyl, Cel und GlS die jeweils höchste funktionelle Diversität auf (FD: 5,9 – 8,7). Die jeweils geringste funktionelle Diversität lag über alle Probenahmezeitpunkte und Versuchsflächen hinweg bei Leu vor (FD: 1,1 – 6,2). Nur im Oktober 2007 war die funktionelle Diversität auf der Ozonfläche neben Leu auch Lac (jeweils FD = 6,0) sowie im Mai 2008 auf der zweiten Kontrollfläche das Enzym Lac (FD = 3,6) am geringsten. Die teils sehr geringe funktionelle Diversität hing mit der spezifischen Leu-Aktivität der Gattungen *Boletus* sowie *Tylopilus* zusammen, wobei in einigen Fällen nur eine dieser Gattungen den funktionellen Hauptbeitrag an der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft ($EA_{rel} \geq 80\%$) leisteten. Dies kam im Oktober 2007 auf beiden Kontrollflächen (*Tylopilus*) und im November 2008 auf allen Versuchsflächen (*Boletus* oder *Tylopilus*) vor.

Tab. 3-8: Funktionelle Diversität (FD) von Gattungen, welche überwiegend zur relativen Enzymaktivität ($EA_{rel} \geq 80\%$) aller Enzyme (Xyl, Glr, Nag, Cel, Glc, Pho, Leu, Lac) innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf den Kontrollflächen (KF) im Vergleich zur Ozonfläche (OF) zum jeweiligen Probenahmezeitpunkt (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) beitrugen.

PN-Zeitpunkt	Flächen	FD	Gattungen
Oktober 2007	KF	1,2-4,6	<i>Cenococcum, Russula, Thelephora, Tylophilus, Tylospora</i>
	OF	6,0-8,1	<i>Cenococcum, Clavulina, Lactarius, Russula, Thelephora, Tomentella, Tylophilus, Tylospora</i>
Mai 2008	KF	3,6-6,2	<i>Cortinarius, Tylospora, Tylophilus, Tomentella, Thelephora</i>
	OF	6,2-8,7	<i>Amanita, Amphinema, Boletus, Cortinarius, Russula, Tomentella, Tylophilus, Tylospora</i>
November 2008	KF	1,1-4,6	<i>Boletus, Cenococcum, Cortinarius, Meliniomyces, Russula</i>
	OF	1,2-5,9	<i>Amanita, Boletus, Cenococcum, Meliniomyces, Russula, Tylospora</i>
April 2009	KF	2,1-4,7	<i>Boletus, Lactarius, Russula, Tylophilus, Tylospora</i>
	OF	2,4-7,1	<i>Amanita, Boletus, Cenococcum, Lactarius, Russula, Tomentella, Tylospora</i>

3.4 Charakterisierung der Ektomykorrhiza-Pilze bezüglich der Explorationstypen

Alle identifizierten ECM-Spitzen wurden nach der Kategorisierung von Agerer (2001) in fünf Explorationstypen eingeteilt und unterschieden sich quantitativ nach dem Vorhandensein und der Menge an Myzel: 1) *Contact*- (kein Myzel), 2) *Short-Distance* (wenig Myzel), 3) *Medium-Distance smooth* & 4) *Medium-Distance fringe* (viel Myzel, aber geringe Reichweite), 5) *Long-Distance* Explorationstyp (viel Myzel mit hoher Reichweite). Um die Verteilung der Explorationstypen innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften darzustellen, wurden der *Medium-Distance smooth* sowie der *Medium-Distance fringe* Explorationstyp als *Medium-Distance* Explorationstyp zusammengefasst. Die Bildung und der Umfang des pilzlichen Myzels hängt von der Bereitstellung von Kohlenhydraten aus der pflanzlichen Photosynthese ab, weshalb der spezifische Explorationstyp eines Ektomykorrhiza-Pilzes einen unterschiedlich großen Kostenfaktor für einen Baum darstellt (Agerer, 2007; Weigt *et al.*, 2012). Da bei Fichten unter einer Ozonbegasung eine reduzierte Kohlenstoff-Allokation zu den Ektomykorrhizen festgestellt wurde (Andersen, 2003; Andersen & Rygielwicz, 1995), stellte sich die Frage, ob dies zu einem vermehrten Vorkommen von Ektomykorrhizen mit keinem/wenig Myzel (*Contact*- und *Short-Distance* Explorationstyp) und zu einem verminderten Vorkommen von Ektomykorrhizen mit viel Myzel (*Medium-Distance* und *Long-Distance* Explorationstyp) führt. Weiterhin standen die Fragen einer Korrelation von Exoenzymaktivitäten mit den Explorationstypen und das Vorhandensein einer Gruppenstruktur auf Ebene der Explorationstypen im Raum.

3.4.1 Verteilung der Explorationstypen

Die Verteilung der Explorationstypen von Ektomykorrhizen wurde bei allen Probenahmen mittels eines Chi-Quadrat-Tests überprüft. Dabei wurde die Verteilung der Explorationstypen bezogen auf die relative Abundanz (Ab_{rel}) der ECM-Spitzen auf den drei Probenahmeflächen (KF 1, KF 2, OF) untersucht und bei allen Probenahmen zwischen den Versuchsflächen ein signifikanter Unterschied festgestellt ($p < 0,001$) (Tab. 5-26). Das lag an der sehr heterogenen Verteilung der Explorationstypen auf allen drei Flächen zu allen Probenahmezeitpunkten (Abb. 3-13). Zum einen fiel auf, dass im Oktober 2007 während der Ozonbehandlung der Anteil des *Long-Distance* Explorationstyps auf der Ozonfläche ($Ab_{rel} = 5,1 \%$) sowohl im Vergleich zur ersten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 22,2 \%$) als auch zur zweiten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 40,8 \%$) erheblich geringer und unterrepräsentiert war. Dagegen war der *Medium-Distance* Explorationstyp auf der Ozonfläche durch eine sehr viel höhere relative Abundanz (35,5 %) als auf den beiden Kontrollflächen (KF 1: $Ab_{rel} = 19,5 \%$, KF 2: $Ab_{rel} = 10,0 \%$) überrepräsentiert. Während sich der Anteil des *Short-Distance* Explorationstyps zwischen der zweiten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 34,1 \%$) und der Ozonfläche ($Ab_{rel} = 32,2 \%$) ähnelten, war der Unterschied zwischen Ozonfläche und erster Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 55,7 \%$) sehr deutlich. Neben dem *Medium-Distance* Explorationstyp war auch der Anteil des *Contact*-Explorationstyps auf der Ozonfläche ($Ab_{rel} = 27,2 \%$) im Vergleich zur ersten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 2,6 \%$) sowie zur zweiten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 15,2 \%$) überrepräsentiert. Auf der Ozonfläche wurde somit gegenüber den beiden Kontrollflächen während der Ozonbehandlung im Herbst 2007 eine Verschiebung von Ektomykorrhizen mit viel Myzel zu Ektomykorrhizen mit wenig/keinem Myzel beobachtet, welche allerdings nicht signifikant war ($p > 0,05$). Ein halbes Jahr nach Ende der Ozonbegasung im Mai 2008 fiel dagegen der unterrepräsentierte Anteil des *Medium-Distance* Explorationstyps ($Ab_{rel} = 35,4 \%$) auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen auf. Der *Contact*-Explorationstyp war jedoch wie im Oktober 2007 auf der Ozonfläche ($Ab_{rel} = 29,8 \%$) gegenüber der ersten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 10,5 \%$) sowie der zweiten Kontrollfläche ($Ab_{rel} = 13,4 \%$) überrepräsentiert. Weiterhin war die Verteilung der Explorationstypen im November 2008 und im April 2009 auf der ersten Kontrollfläche und der Ozonfläche ähnlicher als die der beiden Kontrollflächen. Auf der zweiten Kontrollfläche konnte im November 2008 außerdem keine einzige ECM-Spitze dem *Medium-Distance* Explorationstyp zugeordnet werden. Der *Contact*-Explorationstyp war im Herbst 2008 auf der Ozonfläche am häufigsten zu finden ($Ab_{rel} = 33,9 \%$), wobei dessen Anteil rund 18 Monate nach Ende der Ozonbegasung im April 2009 auf der ersten Kontrollfläche am höchsten war ($Ab_{rel} = 42,0 \%$).

Auf Grund der sehr heterogenen Verteilung der Explorationstypen auf allen drei Versuchsflächen konnten keine signifikanten Verschiebungen im Auftreten einzelner Explorationstypen ermittelt werden ($p > 0,05$). Obwohl keine signifikante Verschiebung von Ektomykorrhizen des *Long-Distance* Explorationstyp zum *Contact*-Explorationstyp während der Ozonbehandlung im Oktober 2007 nachweisbar war ($p > 0,05$), wurde nach Ende der Ozonbegasung ein Trend für die Zunahme des *Long-Distance* Explorationstyps beobachtet. Im Oktober 2007 wurde auf der Ozonfläche gegenüber den nachfolgenden Probenahmen zwar der geringste Anteil des *Long-Distance* Explorationstyp festgestellt, der sich jedoch ein halbes Jahr nach Ende der Ozonbegasung mehr als verdoppelt und nochmal ein Jahr später mehr als verdreifacht hatte. Über eine Konfidenztafel wurden die Häufigkeiten der *Contact*-, *Short-Distance* und *Medium-Distance* Explorationstypen im Vergleich zum *Long-Distance* Explorationstyp im Oktober 2007 und im April 2009 untersucht. Der Pearson Chi²-Test wies im Oktober 2007 ($\text{Chi}^2 = 993,6$, $p < 0,001$) sowie im April 2009 ($\text{Chi}^2 = 71,4$, $p < 0,001$) signifikante Unterschiede in der Verteilung der Häufigkeiten dieser beider Gruppen auf. Nach dem exakten Test nach Fisher war der *Long-Distance* Explorationstyp im Oktober 2007 ($\text{OR} = 0,1311$ [0,113; 0,151]) stärker erniedrigt als im April 2009 ($\text{OR} = 0,6298$ [0,565; 0,702]). Die sukzessive Zunahme dieses kostenintensiven Explorationstyps war somit ein Indiz für die Plastizität und Resilienz von Ektomykorrhiza-Pilzen nach Beendigung der Ozonbehandlung.

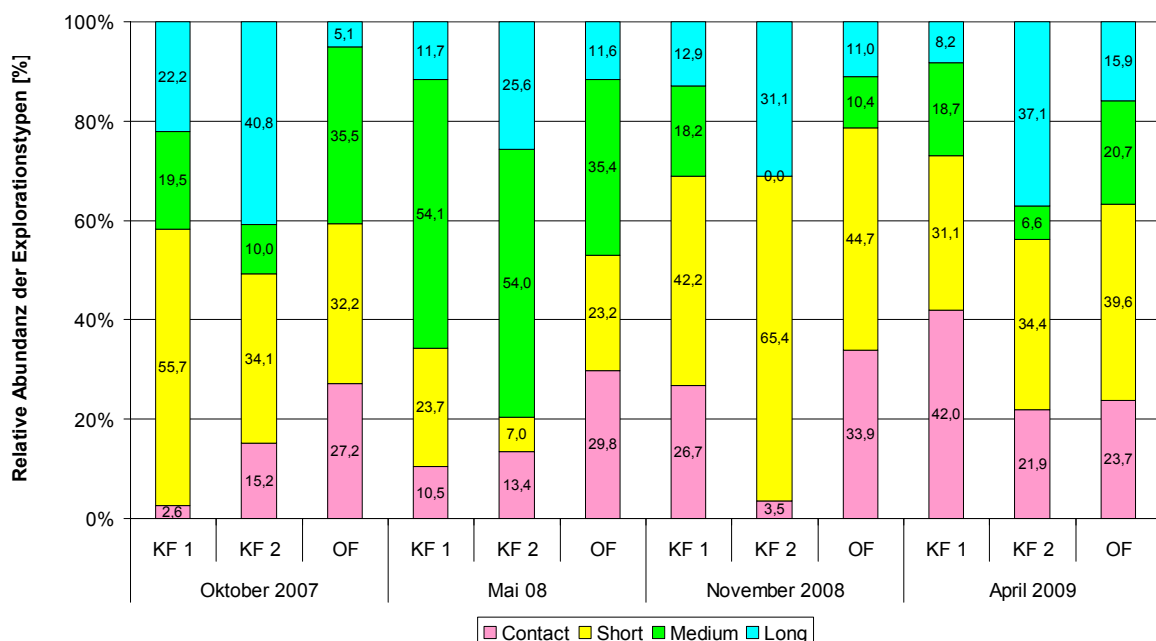


Abb. 3-13: Relative Abundanz der Explorationstypen [%] der identifizierten ECM-Spitzen auf den drei Probenahmeeflächen (KF 1, KF 2, OF) zu den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009).

3.4.2 Korrelation von Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen der Ektomykorrhiza-Pilze

Die Exoenzymaktivitäten (Xyl, Glr, Cel, Nag, Glc, Pho) von Ektomykorrhizen ohne Myzel (*Contact*-Explorationstyp) waren im Vergleich zu Ektomykorrhizen mit wenig Myzel (*Short-Distance* Explorationstyp) höher (Abb. 3-14). Ektomykorrhizen, die dem *Contact*-Explorationstyp zugeordnet wurden, wiesen in etwa gleich hohe Enzymaktivitäten wie der *Medium-Distance* Explorationstyp auf. Letztlich war eine lineare Abhängigkeit der Enzymaktivitäten und der Explorationstypen vom *Short-Distance* zum *Long-Distance* Explorationstyp bei allen Probenahmen und auf allen drei Versuchsfeldern festzustellen, wobei die Enzymaktivitäten mit zunehmender Menge an Myzel anstiegen.

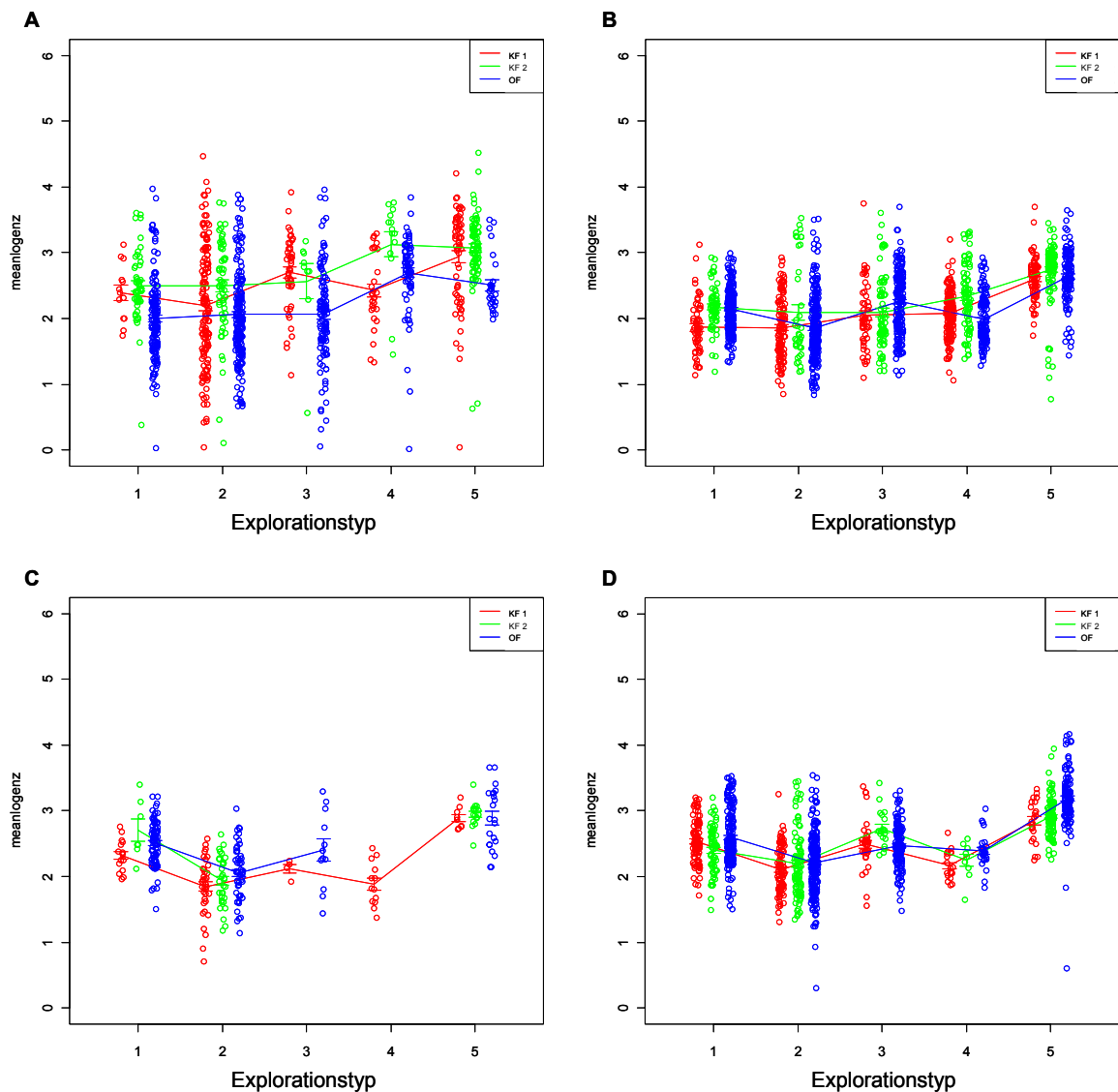


Abb. 3-14: Enzymaktivitäten von Ektomykorrhizen, dargestellt als mittlere transformierte Enzymwerte $[\ln(1 + p)]$, in Beziehung zum Explorationstyp (1: *Contact-* (kein Myzel), 2: *Short-Distance*, 3: *Medium-Distance smooth*, 4: *Medium-Distance fringe*, 5: *Long-Distance* Explorationstyp). Die Analysen erfolgten separat für die drei Versuchsflächen (KF 1, KF 2, OF) und die vier Probenahmezeitpunkte (A: Oktober 2007, B: Mai 2008, C: November 2008, D: April 2009) für die Enzymaktivitäten (Xyl, Glr, Cel, Nag, Glc, Pho).

Da ein Zusammenhang zwischen Enzymaktivitäten und Explorationstypen von Ektomykorrhizen (exkl. *Contact*-Explorationstyp) bestand, wurde mittels einer *two-way*-ANOVA ein Einfluss der beiden Faktoren Explorationstyp und Probenahmefläche untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass ein signifikanter Einfluss ($p < 0,0001$) durch den Explorationstyp sowie durch die Fläche bei den ersten drei Probenahmen vorlag (Tab. 5-26). Einzig im April 2009 wurde zwischen den Explorationstypen und den Flächen eine signifikante Interaktion der beiden Faktoren ($p < 0,0001$) ermittelt, weshalb bei dieser Probenahme kein Einfluss des Explorationstyps oder der Flächen nachgewiesen werden konnte.

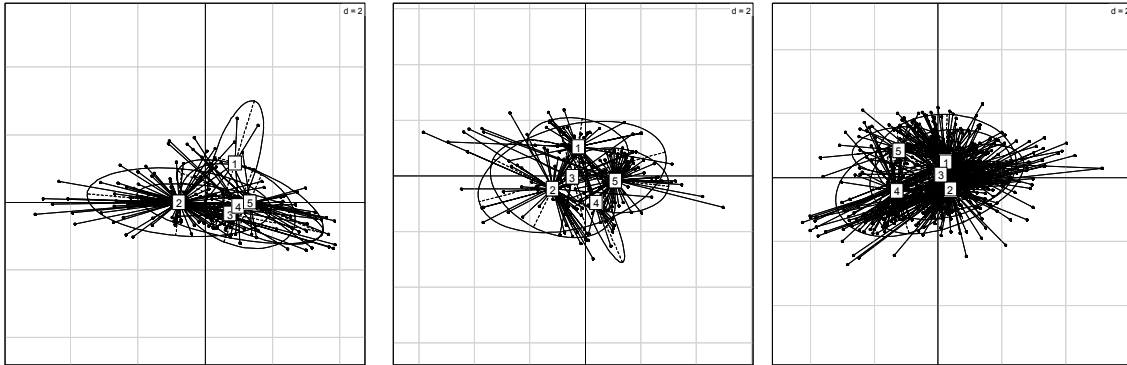
3.4.3 Clusterung nach Explorationstypen

Nachdem eine Korrelation von Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen von Ektomykorrhizen-Pilzen feststellbar war (s. Kap. 3.4.2), wurden die Enzymdaten hinsichtlich Gruppenmerkmalen (Clustern) auf Ebene der Explorationstypen mittels diagonaler linearer Diskriminanzanalyse (DLDA) untersucht. Für die Klassifikation der Daten wurden die verschiedenen Explorationstypen (*Contact*-, *Short-Distance*, *Medium-Distance smooth*, *Medium-Distance fringe* und *Long-Distance* Explorationstyp) der Ektomykorrhizen jeweils als eine eigene Gruppe betrachtet. Die Eigenschaften der einzelnen Explorationstypen wurden durch Zentroid-Cluster um die Datenpunkte eines Explorationstyps repräsentiert (schwarze Ellipse; 95 % Perzentile), wobei der Mittelpunkt eines Clusters der Zentroid (Schwerpunkt) war (Abb. 3-15). Außerhalb der Zentroid-Cluster befanden sich demnach 5 % der Datenpunkte der Verteilungen. Die Hauptachsen der Diskriminanzanalyse wurden für jedes Cluster als Strich-Strich-Linie dargestellt.

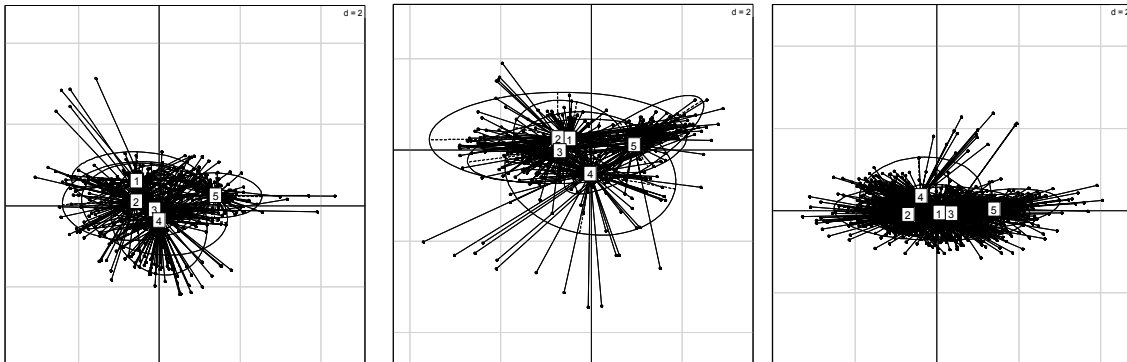
Der *Short-Distance* und *Long-Distance* Explorationstyp lagen sich grafisch betrachtet meist gegenüber und die drei weiteren Explorationstypen (*Contact*-, *Medium-Distance smooth*, *Medium-Distance fringe*) dazwischen (Abb. 3-15). Einzig im Oktober 2007 war bei der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen sowie den anderen Probenahmen die Lage des *Contact*- und *Long-Distance* Explorationstyp invertiert. Da sich die beiden Explorationstypen dennoch gegenüber befanden, war dieser grafische Unterschied jedoch irrelevant. Über die DLDA war schließlich eine klare Separierung der Enzymdaten nach dem Explorationstyp erkennbar. Die lineare Kovarianz zwischen den Enzymaktivitäten und den Explorationstypen vom *Short-Distance* zum *Long-Distance* Explorationstyp (exkl. *Contact*-Explorationstyp) ließ auf die Zunahme der Enzymaktivitäten mit steigendem Myzelanteil der Ektomykorrhizen schließen, was die Ergebnisse aus dem Kapitel 3.4.2 bestätigte. Die Verteilung der Gruppenmittelwerte der Enzymaktivitäten wurde mit Hilfe eines Permutationstests (Monte-Carlo Test) überprüft und war bei allen Probenahmen sowie den drei Versuchsflächen signifikant ($p < 0,001$).

Das Vorhandensein einer Gruppenstruktur auf Ebene der Explorationstypen zeigte, dass Ektomykorrhiza-Pilze, die zu einem bestimmten Explorationstyp gehörten, ähnliche Enzymaktivitäten aufwiesen. Unabhängig vom Einflussfaktor Ozon bestätigte sich auf allen Versuchsflächen und zu allen Probenahmezeitpunkten, dass die Myzelmenge einen direkten Einfluss auf die Höhe der Exoenzymaktivitäten hatte.

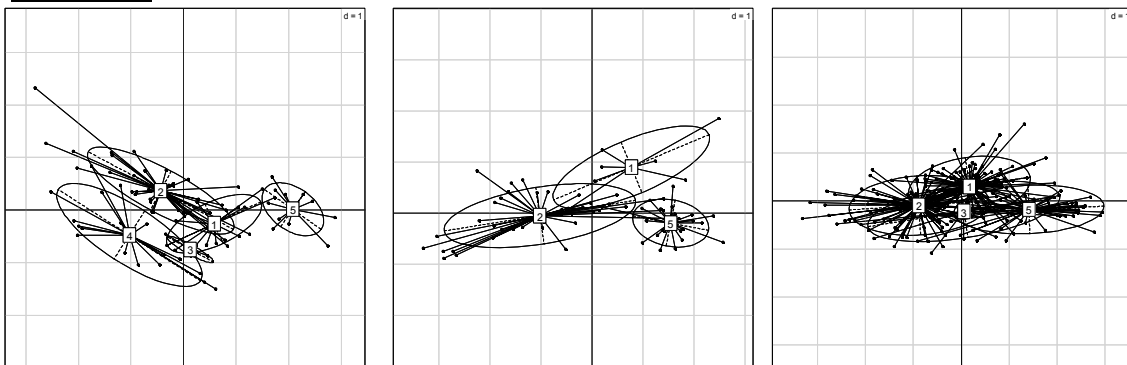
Oktober 2007



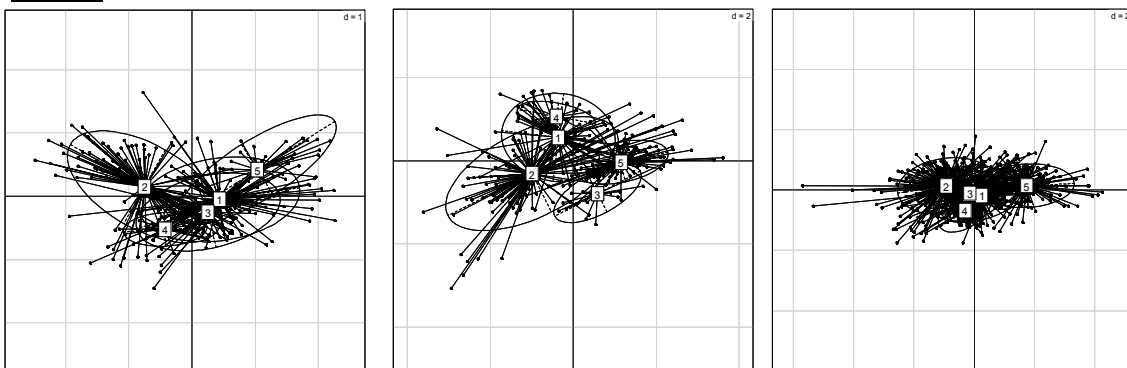
Mai 2008



November 2008



April 2009



KF 1

KF 2

OF

Abb. 3-15: Diskriminanzanalyse mit transformierten Enzymwerten (Xyl, Glr, Cel, Nag, Glc, Pho) $[\ln(1 + p)]$, wobei die Gruppenstruktur des Explorationstyps (1: *Contact*-, 2: *Short-Distance*, 3: *Medium-Distance smooth*, 4: *Medium-Distance fringe*, 5: *Long-Distance* Explorationstyp) der Ektomykorrhizen getrennt nach den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) sowie den drei Flächen (KF 1, KF 2, OF) untersucht wurde.

4 Diskussion

4.1 Anstieg der Biodiversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nach mehrjähriger Ozonbehandlung

Ektomykorrhiza-Pilze kommen räumlich und zeitlich sehr heterogen verteilt sowie in großer Anzahl in Waldböden vor (Erland & Taylor, 2002; Jones *et al.*, 2010; Kraigher *et al.*, 2007). Auch im Kranzberger Forst variierte die strukturelle Zusammensetzung der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften zwischen den vier Probenahmezeitpunkten und den drei Untersuchungsflächen sehr stark. Insgesamt wurden über den gesamten Untersuchungszeitraum und auf allen Versuchsfeldern 32 Arten in 96 Bodenproben identifiziert. Damit lag die Artenanzahl in einem vergleichbaren Bodenvolumen (pro dm³) rund 41 % unter den Ergebnissen von Agerer (2010), welcher im Rahmen des SFB 607 im Mai 2007 auf den gleichen Probenahmegebieten (KF 1, OF) insgesamt 47 Arten bzw. Anatomotypen in 132 Bodenproben fand. Bei Betrachtung der einzelnen Versuchsfeldern wurden auf der Ozonfläche 28 Arten und auf den zusammengefassten Kontrollflächen 27 Arten festgestellt, was in etwa den Resultaten des SFB 607 entsprach, in dem auf der Ozon-behandelten Fläche 33 Arten und auf der Kontrollfläche 29 Arten identifiziert wurden (Agerer, 2010). Auch auf kleinen Waldflächen von 0,1 ha wurden in einer Vielzahl von Studien mit 13 bis 35 Ektomykorrhiza-Arten eine hohe Diversität festgestellt (Bruns, 1995). In dieser Arbeit wurden 32 Arten auf einer Gesamtfläche von 0,084 ha über alle vier Probenahmezeitpunkte gefunden, wobei die Artenanzahl im Vergleich zu den Daten von Bruns (1995) mit etwa 38 Arten pro 0,1 ha sogar etwas höher war.

Da in Ökosystemen die Diversität tendenziell positiv mit der Stabilität korreliert ist (McCann, 2000), überraschte nach mehrjähriger Ozonbehandlung im Herbst 2007 jedoch die hohe Anzahl gefundener Arten auf der Ozonfläche ($n = 16$) im Vergleich zu den Kontrollflächen ($n = 12$). Eigentlich wäre auf den Kontrollflächen eine höhere Diversität zu erwarten gewesen, da für Ektomykorrhiza-Gemeinschaften unter chronischem Ozonstress eine geringere Stabilität als für unbeeinflusste Ektomykorrhiza-Gemeinschaften vermutet wurde. Auf Grund der vorliegenden Resultate musste der zweite Teil von *Hypothese I*, die nach langjährig, erhöhten Ozonkonzentrationen eine Abnahme der Diversität vermutete, verworfen werden. Bislang wurde auch davon ausgegangen, dass erhöhte troposphärische Ozonkonzentrationen die Kohlenstoff-Assimilation von Pflanzen negativ beeinflussen und somit negative Veränderungen hinsichtlich der Struktur und Funktion von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften hervorrufen (Andersen, 2003; Chung *et al.*, 2006; Matyssek *et al.*, 2010). Allerdings wurden im Gegensatz zu früheren Studien (Kraigher, 1999; Kraigher *et al.*, 2007) im Rahmen dieser Arbeit keine erniedrigten Diversitäts-

Indizes (Shannon-Wiener, Artenreichtum) festgestellt. Vielmehr konnte auf der Ozonfläche eine signifikant höhere Diversität auf Art- und Gattungsebene gegenüber den Kontrollflächen gefunden werden. Diese eindeutig Ozon-induzierten Veränderungen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nach mehrjähriger Ozonbegasung wurden bereits durch Chung *et al.* (2006) als Ozon-gesteuerte Veränderung in der pilzlichen Gemeinschaftsstruktur beschrieben. Eine generelle Zunahme der Artenanzahl seit Beginn der Ozonbegasung im Jahr 2000 bis zum Untersuchungsjahr 2007 war allerdings nicht nachweisbar, da die Diversität der Ektomykorrhizen vor der bzw. mit Beginn der Ozonbehandlung nicht erfasst wurde. Im Gegensatz zu den vorliegenden Resultaten dieser Arbeit fanden Grebenc & Kraigher (2007a) auf denselben Versuchsflächen im Kranzberger Forst an adulten Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) nach drei- bis vierjähriger Ozonbegasung tendenziell eine Abnahme der Diversität von Ektomykorrhizen. Außerdem konnte kein signifikanter Effekt bezüglich des Shannon-Wiener-Diversitätsindex (H_s) und des Anteils an Ektomykorrhiza-Typen nachgewiesen werden, während die Diversität in der vorliegenden Arbeit sogar noch 18 Monate nach Ende der Ozonbegasung auf der Ozonfläche höher war als auf den Kontrollflächen. Interessanterweise konnte auch in einem Durchforstungsexperiment, bei dem bis zu 705 Rotbuchen (*Fagus silvatica* Lin.) pro Hektar entfernt wurden und somit die Kohlenstoff-Allokation auf der betreffenden Fläche reduziert war, eine signifikant höhere Diversität der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft festgestellt werden (Buée *et al.*, 2005).

Bei Betrachtung der Diversität fiel auf, dass einzelne Arten der Gattung *Tylospora* auf der Ozonfläche (*Tylospora fibrillosa*) oder auf den Kontrollflächen (*Tylospora asterophora*) bevorzugt vorkamen. Grebenc & Kraigher (2007b) beschrieben, dass chronischer Ozonstress das Sukzessionsstadium des gesamten Baumbestandes zu verändern schien und dies eine Verschiebung einzelner Arten bewirkte. Im Vergleich dazu wurde auch in dieser Studie für einige Arten ein dominanteres Auftreten (z.B. *Clavulina coralloides*, *R. ochroleuca*) oder eine Abnahme in der Abundanz (z.B. *C. geophilum*, *Thelephora terrestris*, *T. felleus*) auf der Ozonfläche im Herbst 2007 beobachtet. Dennoch konnten in dieser Arbeit im Gegensatz zu Weigt *et al.* (2012) unter den langfristig erhöhten Ozonbedingungen keine signifikanten Verschiebungen von Arten und Gattungen innerhalb von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nachgewiesen werden. Jedoch kamen einige Ektomykorrhiza-Typen ausschließlich auf der Ozon-behandelten Fläche (*A. citrina*, *A. porphyria*, *A. excelsa*, *P. sphaerosporum*, *R. vesca*, *Amphinema* spp., *Elaphomyces* spp.) und andere nur auf den Kontrollflächen (*A. rubescens*, *C. ochrophyllus*, *I. napipes*, *P. olivaceum*) vor. Ein solch selektives Vorkommen von Arten wurde auch bei der Untersuchung des Einflusses von belasteten Waldböden (Stickstoff, Schwefel) auf Ektomykorrhiza-Pilze beobachtet (Kraigher *et al.*, 2007). Somit könnten Informationen

über das artspezifische Vorkommen von Ektomykorrhiza-Pilzen zukünftig als Bioindikatoren für verschiedene Stressfaktoren verwendet werden (Kraigher *et al.*, 2007). Weiterhin kamen auf den Kontrollflächen wenig dominante und viele seltenere Arten vor, wobei diese Verteilung von Ektomykorrhiza-Pilzen in Wäldern typisch ist (Allen *et al.*, 1995; Pena *et al.*, 2010). Auf der Ozonfläche wurde dagegen während der ersten Untersuchungsperiode unter bzw. kurz nach Ende der Ozonbegasung eine höhere Evenness (E_S) festgestellt, die durch die weniger ausgeprägte Verteilung dominanter Ektomykorrhiza-Arten und durch eine stärkere Präsenz von zuvor selteneren Arten bedingt war. Somit führten die erhöhten Ozonkonzentrationen auf der Ozonfläche zu einer erhöhten Anzahl von seltenen Arten, die sonst nur Nischen besetzen. Eine ausgeprägte Nischendifferenzierung wurde von Dickie *et al.* (2002) als wichtiger Beitrag zur Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften beschrieben. Außerdem verhindert die Nischendifferenzierung Konkurrenz zwischen verschiedenen Organismen oder funktionellen Gruppen, da dadurch funktionell ausgeprägte Nischen in einem Lebensraum besetzt und limitierte Ressourcen im Boden in einer sich gegenseitig ergänzenden Weise genutzt werden können (Bruns, 1995; Kahmen *et al.*, 2006). Unter erhöhtem Ozon schien eine höhere Evenness vorteilhaft zu sein, um den Nischenraum bestmöglich durch die darin überlappenden Arten zu nutzen, was möglicherweise zu einer Zunahme von spezifischen Funktionen führen kann. Bezüglich der relativen Dichte von Gattungen (Anzahl pro cm^3) konnte auch ein Effekt der mehrjährigen Ozonbegasung festgestellt werden, da diese auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen signifikant erhöht war. Die höhere Evenness und die erhöhte Anzahl von Gattungen auf der Ozonfläche im Vergleich zu den Kontrollflächen bestätigten somit den ersten Teil von *Hypothese I*, dass langfristig, erhöhte Ozonkonzentrationen eine veränderte Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften bewirken. Auch bei der Untersuchung des Einflusses von Ozon auf die Mykorrhizierung von Weihrauchkiefern (*Pinus taeda* L.) wurde bereits eine Verschiebung sowie eine Zunahme von individuellen Morphotypen beschrieben (Edwards & Kelly, 1992; Erland & Taylor, 2002; Qiu *et al.*, 1993), was die strukturellen Veränderungen durch Ozon auf Ektomykorrhiza-Gemeinschaften verdeutlichte.

Die relative Dichte von ECM-Spitzen (Anzahl pro cm^3) war zwar auf der Ozonfläche höher als auf den beiden Kontrollflächen, jedoch nicht signifikant verschieden. Dies könnte, wie bereits in mehreren Studien an Fichten und Rotbuchen des Kranzberger Forstes gezeigt (Grebenc & Kraigher, 2007a; Pritsch *et al.*, 2009), auf eine verstärkte Mykorrhizierung von Fichten unter der Ozonbehandlung gegenüber den Kontrollflächen zurückgeführt werden. Im Gegensatz dazu führte die Unterbrechung der Kohlenstoff-Allokation in ausgewachsenen Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) durch das ringförmige Entfernen der Rinde zu einer Abnahme der Wurzelbesiedlung durch Mykorrhiza-Pilze von über 60 %

(Kaiser *et al.*, 2010). In einem anderen Ringelungsversuch an adulten Rotbuchen bewirkte die massive Störung der Kohlenstoff-Allokation in den Wurzelraum ebenfalls eine Abnahme der Diversität, wobei der Hauptanteil an Arten innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft zwar bestehen blieb, jedoch seltenere Ektomykorrhizen verschwanden (Pena *et al.*, 2010). Bei dem Vergleich verschiedener Auswirkungen einer reduzierten Kohlenstoff-Allokation muss allerdings beachtet werden, dass es sich bei experimentell erhöhtem Ozon um einen moderaten Stresstyp und bei einem Ringelungsversuch um einen gravierenderen Stresstyp handelt. Darüberhinaus deuteten Untersuchungen von Ozoneinflüssen im Feinwurzelnwachstum bei Buchen und Fichten zusätzlich noch auf unterschiedliche Stressantworten in Abhängigkeit von der Baumart hin (Nikolova *et al.*, 2010). Da etwa die Hälfte aller Ektomykorrhizen (40 % - 61 %) an nur einer spezifischen Baumart vorkommen (Ishida *et al.*, 2007; Lang *et al.*, 2011; Newton & Haigh, 1998), sollten für ein vollständiges Bild über Ozon-induzierte Störungen in zukünftigen Versuchen Ektomykorrhiza-Gemeinschaften von verschiedenen Baumarten untersucht werden. Daneben wäre es auch wünschenswert, den Grad der Störung durch Ozon zu variieren, um den Toleranzbereich für diese Stresseinwirkung exakt bestimmen zu können. Außerdem besteht Forschungsbedarf bei der Analyse der Kohlenstoff-Allokation zu den Ektomykorrhiza-Pilzen, da dies bisher nur in einer Studie an mykorrhizierten, jungen Kiefern (*Pinus ponderosa* Laws.) gemessen und eine reduzierte Kohlenstoff-Allokation zu Mykorrhiza-Pilzen um 38 % bei Ozon-exponierten Jungpflanzen festgestellt wurde (Andersen & Rygielwicz, 1995).

Die Abundanz der Ektomykorrhiza-Pilze war in der vorliegenden Arbeit auf allen Versuchsflächen im Frühjahr höher als im Herbst, jedoch konnte kein signifikanter Einfluss der Jahreszeit auf die Anzahl von ECM-Spitzen und der relativen Häufigkeit von Gattungen festgestellt werden. Dagegen zeigten Ektomykorrhiza-Gemeinschaften an Buchen einen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Jahreszeit und der strukturellen Zusammensetzung (Buée *et al.*, 2005). Allerdings muss bezüglich der Biodiversität von Ektomykorrhizen neben dem Einfluss des Probenahmezeitpunktes sowie der Jahreszeit auch der Einflussfaktor Wirtsbaum berücksichtigt werden (Matussek *et al.*, 2005). Laubbäume unterscheiden sich physiologisch gerade im Frühjahr während des Laubaustriebs bzw. im Herbst während des Laubfalls deutlich gegenüber immergrünen Nadelbäumen (Nikolova *et al.*, 2010). Die oberirdische Nettoprimärproduktion ist in borealen Wäldern bei Laubbäumen zweimal größer als bei Nadelbäumen, wogegen die unterirdische Nettoprimärproduktion bei Nadelbäumen größer als bei Laubbäumen ist (Gower *et al.*, 2001). Auch die Kohlenstoff-Allokation unterscheidet sich deutlich zwischen Nadel- und Laubbäumen (Gower *et al.*, 1997). Während die Remobilisierung von Stickstoff bei Laubbäumen während des Laubfalls nicht beeinflusst wird, ist diese bei

Nadelbäumen um etwa die Hälfte reduziert (Millard *et al.*, 2001; Pestaña & Santolamazza-Carbone, 2011). Diese physiologischen Unterschiede bei Nadelbäumen könnten auch die geringere Abundanz von Ektomykorrhizen an Fichten im Herbst erklären.

Zusammenfassend wurden neben der erhöhten Diversität auf der Ozonfläche wie in anderen Studien (Andersen, 2003; Grebenc & Kraigher, 2007a; Grebenc & Kraigher, 2007b) starke Variationen der Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nach Einwirkung von Ozon beobachtet. Allerdings wurde auch bei den Kontrollflächen eine starke zeitlich-räumliche Variabilität im Vorkommen und im Anteil von Arten und Gattungen wie bei Courty *et al.* (2010b) festgestellt, was als Maß für die Adaptationsfähigkeit und Vielseitigkeit von Ektomykorrhiza-Pilzen angesehen werden kann. Der moderate, indirekte Einfluss von Ozon auf Ektomykorrhiza-Gemeinschaften führte zwar im Oktober 2007 und Mai 2008 zu einer höheren Evenness auf der Ozonfläche, diese war allerdings nicht signifikant. Dies stimmte mit den Ergebnissen eines Ringelungsversuchs an Rotbuchen überein, bei dem die Kohlenstoff-Allokation massiv gestört wurde (Pena *et al.*, 2010). Bei der Untersuchung von Basidiomyceten eines von Eukalyptus (*Eucalyptus pilularis* Sm.) dominierten Waldes, welcher alle zwei bis vier Jahren Feuern ausgesetzt war, wurde kein Einfluss auf den Artenreichtum, aber eine erhöhte Evenness festgestellt (Artz *et al.*, 2009; McMullan-Fisher *et al.*, 2010). Solche Störungen können sich positiv auf die Vielfalt des Habitats, die Sukzession sowie die Biodiversität auswirken und werden mit der *Intermediate Disturbance Hypothesis* (IDH) erklärt (Connell & Slatyer, 1977; Huston, 1979). Diese besagt, dass die Artenvielfalt bei einer zunehmenden Störung zunächst ansteigt, aber bei langanhaltenden oder zu extremen Störungen schließlich wieder abnimmt. Da Ozon ebenfalls ein Störfaktor für Ektomykorrhiza-Gemeinschaften darstellt, kann diese ökologische Theorie als Erklärung für eine erhöhte Biodiversität unter erhöhten Ozonkonzentrationen herangezogen werden. Die langsame Abnahme der Evenness auf der Ozonfläche nach Ende der Ozonbegasung unterstützt diese Hypothese zusätzlich. Weiterhin könnte dies auch bedeuten, dass sich die indirekte Störung durch Ozon nicht in vollem Maße auf die Ektomykorrhiza-Pilze ausgewirkt hat (Grebenc & Kraigher, 2007a), weil der Stress entweder nicht hoch genug war oder nicht lang genug auf das Baum-Pilz-System einwirken konnte. Die Diversität in Ektomykorrhiza-Gemeinschaften hängt außerdem wesentlich von der Versorgung mit Assimilaten des Baumes ab, wie Versuche von Pena *et al.* (2010) zeigten. Dies könnte auch die Arbeit von Johnson *et al.* (2005) bekräftigen, die eine mögliche Regulierung der strukturellen Zusammensetzung, der Artenvielfalt sowie der Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften durch die Pflanzen diskutierten.

4.2 Ozon beeinflusst die Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen

Über den gesamten Untersuchungszeitraum lag auf globaler Ebene ein signifikant, negativer Ozon-Effekt auf die Enzyme β -Glucuronidase und Leucin-Aminopeptidase vor, die zum einen in die Kohlenstoff- und zum anderen in die Stickstoffmobilisierung involviert sind (Courty *et al.*, 2007; Kuyper, 2012). Durch die Einzelbetrachtung der Probenahmezeitpunkte wurden im Oktober 2007 während der Ozonbehandlung auf Gemeinschaftsebene ebenfalls signifikant erniedrigte, hydrolytische Exoenzymaktivitäten (mit Ausnahme der β -Glucuronidase) nachgewiesen, die überwiegend positiv zueinander korreliert waren. Somit wurden diese Exoenzyme von Ektomykorrhiza-Pilzen, nachfolgend möglicherweise auch der Kohlenstoff-, der Stickstoff- und der Phosphatkreislauf, negativ durch die Ozonbegasung der Fichten beeinflusst. In wie weit sich dies auf weitere biochemische Prozesse und andere Bodenorganismen auswirkt, konnte durch diese Arbeit allerdings nicht abgeklärt werden. Allein die Laccase-Aktivität war im Oktober 2007 signifikant erhöht und deutete auf einen verstärkten Abbau von phenolischen Molekülen unter Ozoneinfluss hin, wodurch beispielsweise Stickstoff und Phosphor aus Huminstoffen mobilisiert werden können (Courty *et al.*, 2005; Criquet *et al.*, 1999; Thurston, 1994). Allerdings wies die erhöhte Laccase-Aktivität nach mehrjähriger Ozonbehandlung nicht nur auf einen verstärkten Ligninabbau aus pflanzlichen Zellwänden hin (Rineau & Garbaye, 2009), denn erhöhte Laccase-Aktivitäten einiger Ektomykorrhiza-Pilze (z.B. *Boletus*, *Tylophilus*) können auch auf Zersetzungsprozesse toter, pflanzlicher Zellwände zurückgeführt werden (Chen *et al.*, 2001). Insbesondere von Ektomykorrhiza-Bildnern der Basidiomyceten ist bekannt, dass sie auch saprotrophe Fähigkeiten während eines Kohlenstoffmangels oder einer hohen Kohlenstoffnachfrage nutzen können (Cullings & Courty, 2009; Hibbett *et al.*, 2000). Weiterhin war das oxidative Enzym Laccase, wie bereits durch Courty *et al.* (2010b) gezeigt, negativ bzw. nicht mit den untersuchten hydrolytischen Enzymen korreliert. Die Inhibierung der unterirdischen Kohlenstoff-Allokation durch Ozon, welche durch eine Vielzahl von Studien beschrieben wurde (Coleman *et al.*, 1995; Giardina *et al.*, 2005; Karnosky *et al.*, 2003; King *et al.*, 2001), führte somit ausschließlich zu einer Reduzierung hydrolytischer Exoenzymaktivitäten. Damit musste *Hypothese III*, wonach eine reduzierte Kohlenstoffversorgung zu den Ektomykorrhiza-Pilzen unter Ozoneinfluss der Fichten zu erhöhten Exoenzymaktivitäten der Ektomykorrhizen führt, für die hydrolytischen Exoenzymaktivitäten verworfen werden. Allein für die Laccase bestätigte sich *Hypothese III*, da dieses oxidative Enzym unter der Ozonbehandlung stimuliert wurde. Bislang wurde für Ektomykorrhizen, die einem begrenzten Kohlenstoffangebot durch die Wirtspflanzen unterlagen, jedoch höhere potentielle Enzymaktivitäten beschrieben, die zu einem verstärkten Abbau von Zellulose und Proteinen, der Oxidation von Phenolen und der Aufnahme von Phosphat führen

(Baldrian, 2009). Während dem Laubaustrieb von Eichen (*Quercus* spp.) wurden beispielsweise unter einem reduzierten Kohlenstoffangebot eine erhöhte Laccase-Aktivität und erhöhte hydrolytische Enzymaktivitäten (β -Glucosidase, Cellobiohydrolase, β -Glucuronidase) festgestellt (Courty *et al.*, 2007). Unter dem Einfluss erhöhter Ozonkonzentrationen zeigten Bodenenzyme der Mykorrhizosphäre juveniler Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) ebenfalls erhöhte Aktivitäten (z.B. saure Phosphatase, Chitinase, β -Glucosidase) (Pritsch *et al.*, 2005). Desweiteren wiesen ECM-Spitzen an Kiefern, denen 50 % ihrer Nadeln entfernt wurden, signifikant erhöhte Enzymaktivitäten (z.B. β -Glucosidase, Cellobiohydrolase, saure Phosphatase, Laccase) auf, was schließlich die Fähigkeit von Ektomykorrhizen zur Produktion von extrazellulären Enzymen unter verminderter Kohlenstoff-Allokation sowohl durch moderaten als auch durch massiven Stress belegte (Baldrian, 2009; Cullings *et al.*, 2008).

Der Vergleich der Gesamtaktivitäten während der Ozonbehandlung im Oktober 2007 zeigte, dass diese auf der Ozonfläche geringer als auf den Kontrollflächen waren. Insgesamt wiesen jedoch die hydrolytischen Enzyme saure Phosphatase, Chitinase und β -Glucosidase unabhängig von der Ozonbehandlung auf allen Versuchsflächen die höchsten Gesamtaktivitäten auf, was Pritsch *et al.* (2004) für verschiedene Ektomykorrhizen aus dem Kranzberger Forst bereits im Jahr 2003 feststellten. Die hohen Aktivitäten der sauren Phosphatase sind wahrscheinlich dadurch bedingt, dass organisches Phosphat neben Stickstoff in Waldböden natürlicherweise einen limitierenden Faktor darstellt (Attiwill & Leeper, 1987; Cairney, 2011). Die hohen Aktivitäten der sauren Phosphatase sprachen weiterhin für einen rascheren Streuabbau und organischem Phosphaterwerb unter erhöhten Ozonkonzentrationen (Kuyper, 2012). Die hohen Chitinase-Aktivitäten könnten als generelle Antwort auf Ozonstress wie bei der Tabak-Pflanze *Nicotiana tabacum* (Schraudner *et al.*, 1992; Kasprzewka, 2003) oder im Mykorrhizosphärenboden (Pritsch *et al.*, 2005) angesehen werden. Chitinasen hydrolysieren β -1,4-Bindungen von Chitin und werden bei Vorhandensein leicht metabolisierbarer Kohlenstoffquellen reprimiert (Duo-Chuan, 2006). Da die Fichten während der Ozonbegasung allerdings einer Kohlenstoffmangelsituation ausgesetzt waren, deuteten die erhöhten Chitinase-Aktivitäten darauf hin, dass die Ektomykorrhizen ihren Kohlenstoff-Bedarf auf Grund des reduzierten Kohlenstoffflusses von den Pflanzen selbst abdecken müssen. Die hohen β -Glucosidase-Aktivitäten zeigten ebenfalls die große Bedeutung für den Kohlenstoff-Kreislauf in Böden, da durch dieses Enzym β -1,4-Bindungen gespalten und so Glukose aus pflanzlichem Material frei wird, welches durch Bodenorganismen wie den Pilzen recycelt werden kann (Cañizares *et al.*, 2011). Desweiteren wies das oxidative Enzym Laccase sehr hohe Gesamtaktivitäten auf, die sich im Aktivitätsbereich der drei beschriebenen hydrolytischen Enzyme oder darüber

befanden. Die pilzliche Laccase kann zwar Lignin und andere Humusstoffe nicht direkt mineralisieren oder aufschließen, katalysiert aber die notwendigen Schlüsselreaktionen (Baldrian, 2009; Hatakka, 2001; Kaiser *et al.*, 2010) und weist phenoloxidierende Eigenschaften auf (Burke & Cairney, 2002; Thurston, 1994). Eine Laccase-Aktivität konnte bisher nur bei wenigen Gattungen (z.B. *Lactarius*, *Russula*, *Xerocomus*) nachgewiesen werden (Baldrian, 2006; Baldrian, 2009; Burke & Cairney, 2002; Luis *et al.*, 2005). In dieser Arbeit wurden allerdings bei allen Ektomykorrhizen mehr oder weniger hohe Laccase-Aktivitäten gefunden, wobei diese bei den Gattungen *Cenococcum*, *Cortinarius*, *Lactarius*, *Meliniomyces*, *Russula*, *Tylophilus* und *Tylospora* am höchsten waren.

Am Ende der siebten Vegetationsperiode nach langjähriger Ozonbehandlung der Fichten wurde im Oktober 2007 auf der Ozonfläche ausschließlich bei *C. geophilum* eine erhöhte Aktivität der Leucin-Aminopeptidase festgestellt. Einzig für diese Art/Gattung bestätigte sich somit *Hypothese III*, die auf Grund der reduzierten Kohlenstoffversorgung unter Ozoneinfluss der Fichten erhöhte Exoenzymaktivitäten der Ektomykorrhiza-Pilze vermutete. Auch Herzog *et al.* (2012) fanden sehr hohe Leucin-Aminopeptidase-Aktivitäten dieser Art, wenn sie Trockenheit ausgesetzt war. Die Leucin-Aminopeptidase wird jedoch wie die Laccase nicht von allen Ektomykorrhizen gebildet, was die besondere funktionelle Bedeutung dieser beiden Enzyme innerhalb von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften erklärt (Baldrian, 2006; Herzog *et al.*, 2012). Die erhöhten Leucin-Aminopeptidase-Aktivitäten von *C. geophilum* unter der Ozonbehandlung deuteten jedoch auf eine Zunahme der metabolischen Aktivität und einer verstärkten Mobilisierung von Stickstoff aus Proteinen hin (Herzog *et al.*, 2012). Ein signifikant erhöhter Einfluss von Ozon auf die Enzymaktivitäten von *C. geophilum* könnte möglicherweise auch auf eine Nährstoffverschlechterung bei der Mineralisierung von organischem Stickstoff nach siebeneinhalbjähriger Ozonbehandlung hinweisen (Herzog *et al.*, 2012). *C. geophilum* kam somit als generalistischer Ektomykorrhiza-Pilz mit funktionellen Veränderungen besser zurecht als ein spezialisierterer Ektomykorrhiza-Pilz wie *B. pruinatus* (Herzog *et al.*, 2012; Rineau & Garbaye, 2009). In der vorliegenden Arbeit wurde für die Gattung *Boletus* während der zweiten Untersuchungsperiode ebenfalls eine starke Leucin-Aminopeptidase-Aktivität festgestellt, was mit Ergebnissen von Rineau & Garbaye (2009) übereinstimmte. In der ersten Untersuchungsperiode fiel dagegen die Gattung *Tylophilus* mit einer hohen Leucin-Aminopeptidase-Aktivität auf. *Boletus* wie *Tylophilus* konnten damit unabhängig vom Ozoneinfluss, der Versuchsflächen oder dem Probenahmezeitpunkt als spezialisierte Ektomykorrhizen mit starken Leucin-Aminopeptidase-Aktivitäten betrachtet werden.

Im Rahmen dieser Arbeit fiel weiterhin auf, dass Exoenzymaktivitäten von ECM-Spitzen derselben Art zum Teil sehr stark variierten, obwohl sie in unmittelbarer Nähe voneinander gefunden wurden. So wies *C. geophilum* im Oktober 2007 auf der ersten Kontrollfläche im O_{f+h} -Horizont an drei Probenahmepunkten große Differenzen im Mittelwert der einzelnen Enzymaktivitäten auf. So schwankte die Aktivität der β -Xylosidase von 1,79 über 2,80 bis zu 3,14 $\text{pmol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$. Die β -Glucuronidase zeigte mit Aktivitäten von 2,45 bis zu 12,39 $\text{pmol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$ sogar noch größere Unterschiede auf, obwohl die getesteten ECM-Spitzen nur 1,25 m bis 2 m voneinander entfernt gefunden wurden. Trotz der großen intraspezifischen Heterogenität innerhalb einer Versuchsfläche erwies sich der experimentelle Ansatz dennoch als sinnvoll, da signifikante Unterschiede zwischen den Enzymaktivitäten gefunden und somit bewiesen wurde, dass die interspezifische Heterogenität zwischen den Versuchsflächen größer war. Interessanterweise wurden ähnlich starke Variationen der Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Pilzen auch durch Courty *et al.* (2005) beschrieben und zeigten unabhängig von der Versuchsfläche die hohe Variabilität und Spezifität von Enzymaktivitäten der Ektomykorrhizen (Courty *et al.*, 2010b). Die erhaltenden Resultate ließen außerdem auf vielschichtige, unterirdische Prozesse schließen, die von verschiedenen Faktoren wie der Baumart, der Physiologie des Baumes, spezifischen Bodenbedingungen, der Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften, einer artspezifischen Enzymexpression sowie der Art und dem Grad des Stresses abhängig sind (Buée *et al.*, 2005; Courty *et al.*, 2010b; Courty *et al.*, 2005; Read *et al.*, 2004; Read & Perez-Moreno, 2003; Železnik *et al.*, 2007).

Diese Arbeit belegte schließlich, dass die langjährige Ozonbehandlung von Fichten nicht nur die Biodiversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wie in verschiedenen weiteren Studien (Andersen, 2003; Weigt *et al.*, 2012) indirekt beeinflusste, sondern sich auch sehr verschiedenartig auf die Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auswirkte. Die Ebene der Betrachtung der Funktionen von Ektomykorrhiza-Pilzen (Gemeinschaft, Gattung, Art) spielte dabei eine ganz wesentliche Rolle. Deshalb ist sowohl eine Betrachtung der Exoenzymaktivitäten einzelner ECM-Spitzen (kleinste funktionelle Einheit) bis hin zur gesamten Ektomykorrhiza-Gemeinschaft (gesamte funktionelle Einheit) unabdingbar. Auch wenn signifikante Effekte auf die Biodiversität und die Exoenzymaktivitäten von Ektomykorrhiza-Pilzen in dieser und in weiteren Studien ermittelt wurden, muss dennoch berücksichtigt werden, dass die Ozonbehandlung in weiter entfernten Bereichen der ECM-Spitzen möglicherweise nicht die gleichen Effekte zur Folge haben muss (Cullings *et al.*, 2008). Eine reduzierte Kohlenstoffallokation könnte auch zu einer Verschiebung von Arten führen, die eher Enzyme zum Abbau von

organischem Material im Boden bilden können oder saprotrophe Aktivitäten besitzen (Buée *et al.*, 2007; Cullings & Courty, 2009; Kaiser *et al.*, 2010; Talbot *et al.*, 2008).

4.3 Erhöhung der funktionellen Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften unter steigenden Ozonbelastungen von Wäldern

Die funktionelle Diversität beschreibt den Beitrag einer taxonomischen Gruppe zu ökologischen Prozessen innerhalb einer Gemeinschaft (Courty *et al.*, 2010a). Obwohl die funktionelle Diversität als Schlüssel zum Verständnis von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften gilt, ist diese noch weitgehend unerforscht (Courty *et al.*, 2010a; Rudawska *et al.*, 2011). Die funktionelle Diversität kann außerdem erst seit wenigen Jahren durch Nutzung molekularbiologischer Methoden und deren Verknüpfung mit funktionellen Eigenschaften von Ektomykorrhizen untersucht werden (Courty *et al.*, 2010a; Grant *et al.*, 2006; Handelsman *et al.*, 1998). Rineau & Courty beschrieben erst 2011, dass vor ihnen niemand die funktionelle Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften berechnet hat. In ihrer Studie unternahmen sie erstmals den Versuch, die funktionelle Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften zu kalkulieren, der auf der Verschiedenheit von Ektomykorrhiza-Arten bezüglich ihrer Exoenzymaktivitäten basierte. Dabei orientierten sie sich an der Berechnung der funktionellen Diversität nach Petchey & Gaston (2002), die vorhergehend die funktionelle Diversität für fünf andere, natürliche Gemeinschaften (Vögel, arktische Vegetation, Wirbeltiere, Stauden, Fische) über die Astlänge eines funktionellen Dendrogramms bestimmten. Im Gegensatz dazu wurde in dieser Untersuchung ein anderer Ansatz zur Kalkulation der funktionellen Diversität verwendet. Die Grundlage für die Berechnung bildete dabei die Erkenntnis, dass zunächst der Beitrag von taxonomischen Gruppen zur gesamten Ektomykorrhiza-Gemeinschaft ermittelt werden muss, was erstmals von Buée *et al.* (2005) und Pritsch *et al.* (2004) angeregt wurde. Im Rahmen dieser Arbeit wurde auf Grundlage der beschriebenen Korrelation der funktionellen Diversität mit der Artenvielfalt (Bihn *et al.*, 2010) eine neue Formel entwickelt, die einen schnellen Vergleich der funktionellen Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften verschiedener Versuchsflächen erlaubte. Dafür wurde zunächst die Anzahl der Gattungen mit einer relativen Exoenzymaktivität von mindestens 80 % ermittelt, da diese hauptsächlich einen Beitrag zu enzymatischen Aktivitäten innerhalb einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft leisteten. Dieser Wert wurde nachfolgend durch den dazugehörigen Gesamtwert der Exoenzymaktivitäten ($EA_{rel} \geq 80\%$) dividiert und mit dem Faktor 100 multipliziert, woraus sich die funktionelle Diversität ergab.

Über diese neue und einfache Methode konnte gezeigt werden, dass die mehrjährige Ozonbehandlung im Oktober 2007 zu einer signifikanten Erhöhung der funktionellen

Diversität auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen führte. Einzig die Leucin-Aminopeptidase stellte eine Ausnahme dar, die wie die anderen untersuchten Enzyme zwar einen Trend, aber keine signifikant erhöhte funktionelle Diversität auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen aufwies. Mit Ausnahme der Leucin-Aminopeptidase wurde für alle Enzyme ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Ozonbehandlung und der funktionellen Diversität festgestellt. Vier Exoenzyme (β -Xylosidase, β -Glucuronidase, Cellobiohydrolase, Leucin-Aminopeptidase) wiesen außerdem einen signifikanten Einfluss auf die funktionelle Diversität durch den Probenahmezeitpunkt auf, was mit den Ergebnissen zum Einfluss der Jahreszeit auf die Aktivitäten der β -Glucuronidase und der Leucin-Aminopeptidase übereinstimmte.

Um die funktionelle Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften besser erklären zu können, wurde in dieser Arbeit auch das Verhältnis von relativer Abundanz und relativen Exoenzymaktivitäten untersucht. Dabei zeigte sich, dass häufig mehrere Arten bzw. Gattungen einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft ähnliche Funktionen übernahmen. Auf Grund dieser Redundanz ist anzunehmen, dass bei Wegfall einer Art eine andere Art deren Funktionen übernehmen kann. Trotz geringer Abundanz zeigten beispielsweise *Tylophilus* und *Boletus* teils beträchtliche, spezifische Leucin-Aminopeptidase-Aktivitäten. Diese Gattungen hatten innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften somit eine Schlüsselfunktion für die Stickstoff-Mobilisierung aus Boden und Streu (Baldrian, 2006; Herzog *et al.*, 2012), die sich jedoch als unabhängig von der Ozonbehandlung erwies. Für die Leucin-Aminopeptidase ist auch bei weiteren Ektomykorrhiza-Arten (*B. edulis*, *C. geophilum*, *Xerocomus dryophilus*) bekannt, dass diese trotz geringer Abundanz hohe Enzymaktivitäten zeigen (Diedhiou *et al.*, 2010; Herzog *et al.*, 2012). Da bei *C. geophilum* eine spezifische, negative Korrelation zwischen Abundanz und Enzymaktivitäten nachgewiesen wurde (Herzog *et al.*, 2012), könnten die in dieser Arbeit gefundenen Resultate auch auf eine Korrelation zwischen der Leucin-Aminopeptidase-Aktivität und *Tylophilus* hinweisen. Bei dieser Gattung stieg während der ersten Untersuchungsperiode die Leucin-Aminopeptidase-Aktivität um den Faktor vier im Vergleich zur Abundanz an. Die ausgeprägten Leucin-Aminopeptidase-Aktivitäten einiger Gattungen (*Boletus*, *Cortinarius*, *Tylophilus*) zeigten, dass einzelne Ektomykorrhizen entscheidend zu den Funktionen innerhalb einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft beitragen. Dies unterstützte nicht zuletzt die Annahme, dass eine Zunahme oder Abnahme in der Abundanz von hochproduktiven Ektomykorrhizen den funktionellen Beitrag zur gesamten Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wesentlich beeinflusst (Herzog *et al.*, 2012). Dies spiegelte sich auch in der funktionellen Diversität der untersuchten Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wider. Der überwiegende Anteil der Aktivitäten der Leucin-Aminopeptidase an der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde beispielsweise nur durch eine oder sehr wenige

Gattungen erbracht, weshalb die funktionelle Diversität diesen Enzyms im Gegensatz zu den anderen Enzymen oftmals am geringsten war.

Schließlich bewirkte die Ozonbegasung der Fichten eine Verschiebung der funktionellen Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften, da auf der Ozonfläche wesentlich mehr Gattungen einen funktionellen Beitrag innerhalb einer Ektomykorrhiza-Gemeinschaft im Vergleich zu den Kontrollflächen leisteten. Die untersuchten Ektomykorrhiza-Gemeinschaften reagierten demzufolge auf den Einflussfaktor Ozon empfindlich. Da 18 Monate nach Ende der Ozonbegasung jedoch ein Angleichen der funktionellen Diversität zwischen der Ozon-behandelten und den unbehandelten Kontrollflächen festzustellen war, wies dies auf eine Resilienz bezüglich der funktionellen Diversität hin. Eine Untersuchung der funktionellen Diversität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften in zwei verschiedenen Waldbeständen zeigte, dass diese stark mit der taxonomischen Diversität korreliert war (Rineau & Courty, 2011), was die Herangehensweise zur Berechnung der funktionellen Diversität in dieser Arbeit bekräftigte.

4.4 Korrelation zwischen Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen

Wie bei Weigt *et al.* (2012) wurde bei einem Vergleich von unbeeinflussten und Ozon-beeinflussten Ektomykorrhizen eine deutlich veränderte Zusammensetzung der Gemeinschaft hinsichtlich der Explorationstypen festgestellt. Dabei war der Anteil des *Long-Distance* Explorationstyps an Fichten unter erhöhten Ozonbelastungen gegenüber Ektomykorrhizen mit vergleichsweise geringeren Kosten für die Myzelbildung (*Contact*-, *Short-Distance* und *Medium-Distance* Explorationstyp) signifikant erniedrigt, wodurch *Hypothese II* bestätigt wurde. Um die Kosten für die Myzelbildung beider Untersuchungen vergleichen zu können, wurden die spezifischen Myzelbiomassen von Explorationstypen nach Weigt *et al.* (2012) genutzt und mit der Anzahl der in dieser Arbeit auf den Untersuchungsflächen gefundenen ECM-Spitzen verrechnet. Weigt *et al.* (2012) kalkulierten auf zweidimensionaler Ebene Myzelbiomassen für die verschiedenen Explorationstypen, wobei der *Long-Distance* Explorationstyp ($48,67 \pm 17,62 \mu\text{g cm}^{-1} \text{ECM}^{-1}$) mit Abstand die höchsten Werte gegenüber dem *Contact*-, *Short-Distance* und *Medium-Distance* Explorationstyp ($0,00$; $3,24 \pm 1,03$; $6,02 \pm 0,47 \mu\text{g cm}^{-1} \text{ECM}^{-1}$) aufwies. Die Myzelbiomasse, die während der Ozonbehandlung im Oktober 2007 für die gesamte Ektomykorrhiza-Gemeinschaft investiert werden musste, war auf der Ozonfläche im Vergleich zur investierten Myzelbiomasse auf den Kontrollflächen um 66,5 % geringer. Dieses Resultat stimmte mit Ergebnissen von Weigt *et al.* (2012) überein, die einen noch drastischeren Rückgang der Investitionen in die Myzelbiomasse um 77,1 % unter der

Ozonbehandlung auf der Ozonfläche gegenüber der Kontrollfläche feststellten. Da Ektomykorrhizen in borealen Wäldern bis zu 30 % der mikrobiellen Biomasse bilden können (Högberg & Högberg, 2002), wirkt sich eine Abnahme der Myzelbiomasse von rund zwei Dritteln unter einer Ozonbehandlung nicht nur auf die Zusammensetzung und die Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften aus, sondern verändert auch Nährstoffkreisläufe in Waldökosystemen (Cullings *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2010; Talbot *et al.*, 2008). Ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung war die Myzelbiomasse im November 2008 auf der Ozonfläche um 46,6 % im Vergleich zu den Kontrollflächen reduziert. Dagegen wiesen die Ektomykorrhiza-Gemeinschaften auf der Ozonfläche in beiden Frühjahren in etwa gleich hohe oder höhere Myzelbiomassen als auf den Kontrollflächen auf (Mai 2008: 94,4 %, April 2009: 131,4 %). Da über den gesamten Untersuchungszeitraum auf allen Versuchsflächen eine signifikant heterogene Verteilung von Explorationstypen vorlag, konnte jedoch keine signifikante Verschiebung von Explorationstypen nachgewiesen werden.

Neben der signifikant reduzierten Myzelbiomasse wurde von Weigt *et al.* (2012) auch eine signifikante Abnahme der potentiellen Raumbesetzung um 23,1 % unter $2xO_3$ beschrieben. Dieser indirekte Effekt wurde einem reduzierten Phloemtransport von Assimilaten des Baumes in den Wurzelraum zugeschrieben, wodurch beispielsweise Weihrauchkiefer-Setzlinge (*Pinus taeda L.*) bereits nach einem Versuchszeitraum von 12 Wochen unter erhöhten Ozonkonzentrationen etwa 11 % weniger Kohlenstoff für ihr Wachstum und die Myzelbildung erhielten (Andersen, 2003; Andersen & Rygielwicz, 1995; Spence *et al.*, 1990; Weigt *et al.*, 2012). Für den Vergleich der Raumbesetzung durch die verschiedenen Ektomykorrhiza-Gemeinschaften wurden Werte von Weigt *et al.* (2012) herangezogen, wobei nach mehrjähriger Ozonbehandlung im Oktober 2007 auf der Ozonfläche eine drastisch reduzierte, potentielle Raumbesetzung um 86,9 % im Vergleich zu den Kontrollflächen festgestellt wurde. Auch die im vorliegenden Experiment beobachtete, stark reduzierte Raumbesetzung um 76,9 % unter erhöhten Ozonkonzentrationen stimmte tendenziell mit den Ergebnissen von Weigt *et al.* (2012) überein, fiel jedoch geringer aus. Nach Ende der Ozonbegasung nahm die Raumbesetzung auf der Ozonfläche zwar allmählich zu, allerdings war diese selbst im April 2009 um 61,4 % gegenüber den Kontrollflächen reduziert. Dies deutete zwar auf eine Resilienz bezüglich der Raumbesetzung hin, jedoch können bei einer länger andauernden Reduzierung der Raumbesetzung sowie der Myzelbiomasse von Ektomykorrhizen dauerhaft negative Folgen für die Nährstoffversorgung der Fichten nicht ausgeschlossen werden (Agerer, 2010).

Der unter der Ozonbehandlung stark erhöhte Anteil des *Contact*-Explorationstyps im Oktober 2007 und der gleichzeitig stark erniedrigte Anteil des *Long-Distance*

Explorationstypen auf der Ozonfläche belegten einen Einfluss von Ozon auf die Verteilung von Explorationstypen innerhalb von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften. Da sich der Anteil des *Long-Distance* Explorationstyps im Vergleich zum Anteil der restlichen Explorationstypen jedoch von Oktober 2007 zu April 2009 allmählich anglich, deutete diese Verschiebung nach Ende der mehrjährigen Ozonbegasung auf eine Resilienz bezüglich der Explorationstypen hin. Somit belegten diese Untersuchungen die enorme Plastizität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften, wodurch diese schnell auf veränderte Bedingungen in ihrer Umwelt reagieren können (Pritsch & Garbaye, 2011).

In dieser Arbeit konnte außerdem erstmals ein Zusammenhang zwischen extrazellulären Enzymaktivitäten und Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen festgestellt werden, der unabhängig von der Ozonbehandlung war. So stiegen mit zunehmendem Myzelanteil die Exoenzymaktivitäten linear an. Überraschenderweise galt diese Korrelation nicht für den *Contact*-Explorationstyp, da die Exoenzymaktivitäten des *Contact*-Explorationstyps stets höher waren als die des *Short-Distance* Explorationstyps. Dies verwunderte insofern, als dass der *Contact*-Explorationstyp keine Myzelbiomasse ($0,00 \mu\text{g cm}^{-1} \text{ECM}^{-1}$) verglichen zum *Short-Distance* Explorationstyp ($3,24 \pm 1,03 \mu\text{g cm}^{-1} \text{ECM}^{-1}$) besitzt (Weigt *et al.*, 2012), die die Kontaktfläche mit dem Boden erhöht (Agerer, 2001; Smith & Read, 2008). Obwohl die Kontaktfläche des *Contact*-Explorationstyps mit dem Boden zwar geringer als die des *Short-Distance* Explorationstyps ist (Smith & Read, 2008), wurden über die sehr konzentrierten Hyphen im Mantel (Agerer, 2001), die über eine Vielzahl an der Oberfläche lokalisierten Enzyme sowie einem engen, direkten Kontakt mit dem Bodensubstrat, höhere Exoenzymaktivitäten erzielt (Agerer, 2001; Pritsch & Garbaye, 2011; Read, 1992). In Smith & Read (2008) wurde genau dies hinterfragt: Spiegeln sich architektonische Aspekte von Explorationsstrategien in ihrer Funktionalität wider? Diese Arbeit belegte, dass mit Ausnahme des *Contact*-Explorationstyp die Architektur des Pilzmyzels in Abhängigkeit vom Explorationstyp die Exoenzymaktivitäten determiniert. Bestätigt wurde dies auch durch die in dieser Arbeit gefundene, lineare Kovarianz zwischen den Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen von Ektomykorrhiza-Pilzen sowie einer signifikanten Gruppenstruktur auf Ebene der Explorationstypen. Über die *diagonale lineare Diskriminanzanalyse* (DLDA) ließen sich die Ektomykorrhizen vom *Short-Distance* bis zum *Long-Distance* Explorationstyp einzeln differenzieren. Die Höhe der Exoenzymaktivitäten hing dabei unmittelbar mit dem Vorhandensein bzw. der Menge an Myzel zusammen. Ektomykorrhiza-Pilze eines Explorationstyps wiesen auch ähnlichere Enzymaktivitätsprofile auf als Ektomykorrhiza-Pilze mit verschiedenen Explorationstypen. Die unterschiedliche Effektivität von Ektomykorrhiza-Pilzen diverse Nährstoffe im Boden zu erschließen (Buée *et al.*, 2005), spiegelte sich somit nicht zuletzt über den artspezifischen Explorationstyp wider.

4.5 Resilienz und Plastizität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften

Die Resilienz bezieht sich auf die Fähigkeit, (anthropogene) Belastungen abzufedern, die auf ein dynamisches System in der natürlichen Umwelt einwirken können, ohne dass dieses in seiner Struktur oder seinen Funktionen verändert wird (Carpenter *et al.*, 2001; Gunderson, 2000; Haeussler, 2005; Luks, 2001). Die ökologische Resilienz von Ektomykorrhiza-Pilzen wurde nach Einfluss von Störungen bislang nur selten untersucht (Elmqvist *et al.*, 2003; Folke *et al.*, 2004; Rineau & Courty, 2011). Auf Grund global steigender troposphärischer Ozonkonzentrationen stellte sich in dieser Arbeit die Frage, ob doppelt ambiente Ozonbelastungen zu einem Überschreiten eines kritischen Schwellenwertes führen (*Threshold*-Effekt), welche einen Verlust der Resilienz und Selbstorganisationsfähigkeit von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften bewirken könnte (Luks, 2001; Perrings & Pearce, 1994). Dies war allerdings in der vorliegenden Arbeit nicht feststellbar, da die Ozon-beeinflusste Fläche sowohl während der ersten Untersuchungsperiode (unter sowie kurz nach Ende der Ozonbehandlung) als auch der zweiten Untersuchungsperiode (mindestens ein Jahr nach Ende der Ozonbehandlung) artenreicher als die Kontrollflächen war und sich die Verteilung der Explorationstypen nach Ende der Ozonbegasung zwischen den Versuchsflächen annäherte. Nach der Definition von Ellenberg (1996) kehrten die Ektomykorrhiza-Pilze über eine gewisse Sukzession nach Ende der Ozonbegasung und der dadurch bewirkten Artenverschiebung in das ursprüngliche Artengefüge allmählich zurück, was auf deren Resilienz hinwies. Die Artenzusammensetzung der Ektomykorrhiza-Gemeinschaften variierte jedoch zwischen den Versuchsflächen und den Probenahmezeitpunkten sehr stark, weshalb dies lediglich für eine Resilienz bezüglich der Anzahl von Arten, aber nicht für eine Resilienz bezüglich der strukturellen Zusammensetzung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften sprach. Auch Kipfer *et al.* (2011) fanden bei einigen Ektomykorrhiza-Arten (z.B. *Rhizopogon roseolus*, *C. geophilum*) an Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) Hinweise auf eine Resistenz gegenüber Feuer und auf Grund der raschen Besiedlung nach dem Ersetzen von Baumbeständen nach Waldbränden eine Resilienz bezogen auf die Artenanzahl. Außerdem glich sich in jenem Fall die strukturelle Zusammensetzung erst nach einem längeren Zeitraum von über 18 Jahren allmählich an, was auf eine sehr langsame Angleichung hinsichtlich der Artenzusammensetzung hindeutete (Kipfer *et al.*, 2011; Kremer *et al.*, 2011). Auch in einer anderen Untersuchung zeigte sich, dass an Pappeln (*Populus canadensis* var. *eugenei*)-assoziierte Ektomykorrhiza-Systeme gegenüber einer Stickstoff-Düngung oder Entblätterung belastbarer und resistenter waren (Kosola *et al.*, 2004). Die Erhöhung des Anteils von Mykorrhizen des *Long-Distance* Explorationstyps nach Ende der Ozonbehandlung unterstrich nicht nur die Resilienz, sondern auch die hohe Plastizität von Ektomykorrhiza-Pilzen innerhalb einer Gemeinschaft gegenüber Umwelteinflüssen. Die

Resilienz von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften basierte auf einer gewissen Elastizität, die neben einer hohen Störungstoleranz in engen Zusammenhang aus einer hohen Vielzahl von taxonomischen Gruppen resultierte (Lekberg *et al.*, 2012).

Die Plastizität, d.h. die Formbarkeit, zwischen verschiedenen Arten kann denselben Effekt wie die Komplementarität zwischen verschiedenen Arten haben (Bruehlheide & Luginbühl, 2009; Lavorel *et al.*, 1999; Valladares *et al.*, 2000). Plastische Ektomykorrhizen in großen Nischen können entsprechend die gleichen Ressourcen erschließen wie starre Ektomykorrhizen in kleinen Nischen (Bruehlheide & Luginbühl, 2009). Allerdings sind starre Ektomykorrhiza-Pilze auch eher von Veränderungen der Umwelt betroffen, die bis zu deren Verschwinden führen können (Bruehlheide & Luginbühl, 2009), was in dieser Arbeit jedoch nicht beobachtet wurde. Die hohe Plastizität von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften zeichnete sich durch kleinste Veränderungen auf struktureller und funktioneller Ebene während sowie nach Ende der Ozonbegasung aus. In mehreren Studien wurde bereits auf funktioneller Ebene das Vorhandensein einer physiologischen Plastizität von Ektomykorrhiza-Pilzen diskutiert, die bedeutend für die ökologische Resilienz nach verschiedenen Störungen ist (Buée *et al.*, 2007; Courty *et al.*, 2010a; Courty *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2010). Außerdem garantiert die funktionelle Komplementarität der Ektomykorrhizen die Flexibilität und Resilienz der Wälder gegenüber sich verändernden oder nachteiligen Bedingungen (Courty *et al.*, 2010a). Zu jedem Probenahmezeitpunkt wurden unterschiedliche Veränderungen einzelner Exoenzymaktivitäten innerhalb der Ektomykorrhiza-Gemeinschaft festgestellt, wobei die Beeinflussung durch Ozon nach Beendigung der Begasung mit der Zeit abnahm. Die während der Ozonbegasung im Oktober 2007 meist erniedrigten, hydrolytischen Exoenzymaktivitäten waren in ihren Aktivitäten bereits ein Jahr nach Ende der Ozonbegasung auf der Ozonfläche gegenüber den Kontrollflächen erhöht oder wiesen keinen signifikanten Unterschied mehr zwischen den Versuchsflächen auf. Diese allmähliche Veränderung sowie Verschiebung von Exoenzymaktivitäten deutete ebenfalls auf eine Resilienz bezüglich der Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nach einer Stressphase hin. Die funktionelle Diversität war während und nach der externen Beeinflussung durch Ozon auf der Ozonfläche zwar höher, glich sich mit der Zeit aber an die Kontrollflächen an. Dies deutete auf eine Resilienz hinsichtlich der funktionellen Diversität hin, was durch die Betrachtung der Stabilität und Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften nach Ende der Ozonbehandlung unterstützt wurde (Courty *et al.*, 2010a). Insgesamt schienen die Veränderungen auf struktureller Ebene nicht so groß zu sein wie auf funktioneller Ebene, weshalb basierend auf den elastischen und plastischen Fähigkeiten der untersuchten Ektomykorrhizen diese als resilient betrachtet werden können. Auch andere Autoren beschrieben für Ektomykorrhiza-Pilze eine hohe funktionelle Plastizität auf Artebene,

wodurch zum einen ihre großflächige Verbreitung und zum anderen ihre Fähigkeit zur Adaptation nach Störungen (z.B. *C. geophilum*, *T. sublilacina*) erklärt werden kann (Rineau & Courty, 2011; Tedersoo *et al.*, 2010).

Die gefundenen Resultate entsprachen damit der gegenwärtigen Vorstellung, dass Ektomykorrhiza-Pilze für die Resilienz, aber auch für die Resistenz von Waldökosystemen gegenüber abiotischen und biotischen Störfaktoren bedeutend sind (Kremer *et al.*, 2011; Tommerup & Bougher, 2000). Eine Veränderung der Biodiversität und der Funktionen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften durch einen erhöhten Ozongehalt in der Troposphäre ist zukünftig sehr wahrscheinlich, jedoch scheinen Ektomykorrhiza-Pilze - basierend auf den Ergebnissen dieser Arbeit - in der Lage zu sein, mit einem moderaten Ozonstress umgehen zu können. Die steigenden Ozonkonzentrationen werden wahrscheinlich zu einer erhöhten Anzahl von Arten, einer erhöhten Evenness und einem reduzierten Vorkommen von Ektomykorrhizen mit höheren Kosten für die Myzelbildung führen. Die strukturellen Veränderungen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften werden deutliche Veränderungen in den Funktionen von Mykorrhizen nach sich ziehen, wobei hydrolytische Enzymaktivitäten erniedrigt und oxidative Enzymaktivitäten erhöht sein können.

4.6 Schlussfolgerungen

In der vorliegenden Arbeit konnten Ektomykorrhiza-Gemeinschaften erstmals in dieser Komplexität über einen Zeitraum von 18 Monaten während und nach einer mehrjährigen Ozonbegasung experimentell untersucht werden. Dabei zeigte sich, dass die Artenzusammensetzung zwischen allen Versuchsflächen während beider Untersuchungsperioden sehr stark variierte, die Artenanzahl auf der Ozonfläche jedoch stets höher war als auf den Kontrollflächen. Weiterhin führte die mehrjährige Ozonbegasung von Fichten zu einer Veränderung der Funktionen assoziierter Ektomykorrhiza-Gemeinschaften. So waren während der Ozonbegasung die Aktivitäten der hydrolytischen Enzyme (β -Xylosidase, Chitinase, Cellobiohydrolase, β -Glucosidase, saure Phosphatase, Leucin-Amino-peptidase) erniedrigt, glichen sich aber nach Ende der Ozonbegasung an die Kontrollflächen an bzw. wiesen höhere Aktivitäten als auf den Kontrollflächen auf. Als einziges Enzym zeigte die Laccase während der Ozonbehandlung eine erhöhte Aktivität, die sich jedoch nach Einstellung der Ozonbegasung den Kontrollflächen angeglichen bzw. erniedrigt war. Auch die Evenness, die funktionelle Diversität und die Verteilung der Explorationstypen glichen sich von der ersten zur zweiten Untersuchungsperiode nach Ende der Ozonbegasung an, was die Resilienz von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften unterstrich. An Hand der Datenlage kann allerdings eine potentielle Gefährdung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften durch Ozon, auch im Zusammenspiel mit weiteren Stressfaktoren, nicht ausgeschlossen werden. Dafür sind

nachfolgende Untersuchungen notwendig, für die eine weitere Optimierung der Enzymtests wünschenswert wäre, die eine Bearbeitung eines größeren Probenumfangs bei geringerem zeitlichem Aufwand ermöglicht. Allerdings werden wohl auch zukünftige Untersuchungen durch die sehr heterogene Verteilung und die sehr hohe Anzahl von Ektomykorrhiza-Pilzen in Waldböden kaum eine repräsentative Beprobung von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften erlauben (Erland & Taylor, 2002; Jones *et al.*, 2010; Kraigher *et al.*, 2007). Verbesserte oder neue Methoden zur Untersuchung der funktionellen Diversität von Ektomykorrhiza-Pilzen müssen ebenfalls gefunden werden, da diese in vorhergehenden Experimenten nur unzureichend erforscht wurde (Courty *et al.*, 2010a; Courty *et al.*, 2010b; Pritsch *et al.*, 2011; Pritsch *et al.*, 2004). Eine Korrelation von Exoenzymaktivitäten und Explorationstypen wurde in dieser Arbeit erstmals analysiert und bedarf somit auch in Zukunft weiterer Untersuchungen, die möglichst vielseitig und realitätsnah gestaltet werden sollten. Dazu eignen sich besonders internationale Forschungsprojekte, in denen verschiedene Ektomykorrhiza-Gemeinschaften typischer Waldgebiete an möglichst vielen Standorten unter Einhaltung einheitlicher Versuchstandards (z.B. gleiche Enzymtests, molekularbiologische Untersuchungen, etc.) erforscht werden. Der Grad des Ozonstresses sollte dabei variiert werden, um zu klären, ab welchen Ozonkonzentrationen es zu massiven Schädigungen von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften kommt. Die Dauer von Experimenten sollte dabei idealerweise nicht nur wenige Jahre, sondern mehrere Jahrzehnte betragen, da bereits Reich *et al.* (2012) beschrieben, dass die Länge der Stresseinwirkung in bisherigen, kurzen Untersuchungszeiträumen von mehreren Jahren hinsichtlich der Diversität unterschätzt sein könnte. Somit muss trotz der in dieser Arbeit gefunden Hinweise einer hohen Plastizität und Resilienz von Ektomykorrhiza-Gemeinschaften gegenüber langjährigem, moderatem Ozoneinfluss von einer potentiellen Bedrohung der Wälder durch multiplen Stress ausgegangen werden.

5 Anhang

Waldklimastation Freising (1971-2000)

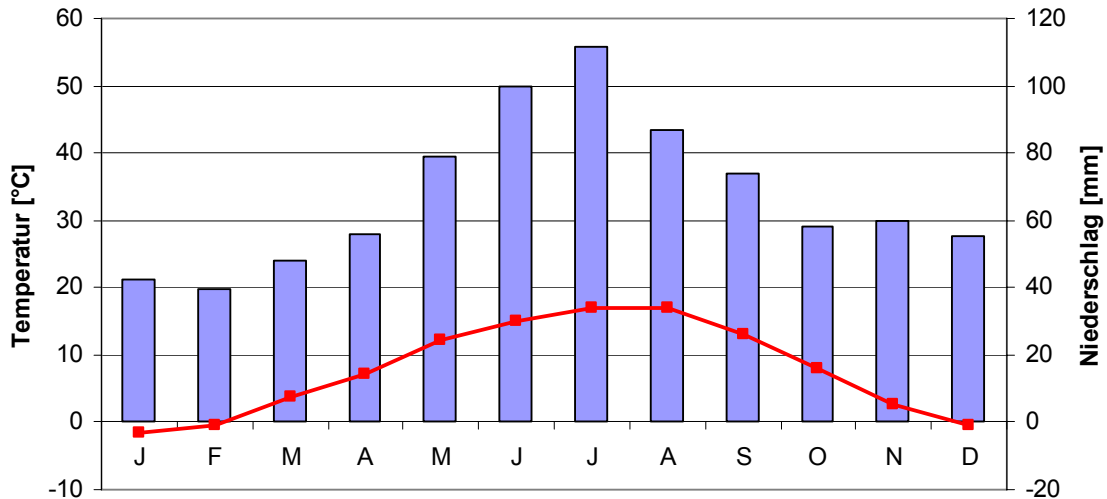


Abb. 5-1: Klimadiagramm der Waldklimastation Freising (508 m) aus den Jahren 1971-2000. Das Jahresmittel der Lufttemperatur betrug 7,8 °C, der durchschnittliche Jahresniederschlag lag bei 810 mm. Die durchschnittliche monatliche Lufttemperatur [°C] ist als rote Linie, die durchschnittlichen monatlichen Niederschlagsmengen [mm] sind als blaue Balken dargestellt. Die Messwerte wurden von Herrn Dr. Raspe (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft) zur Verfügung gestellt.

Waldklimastation Freising (2007)

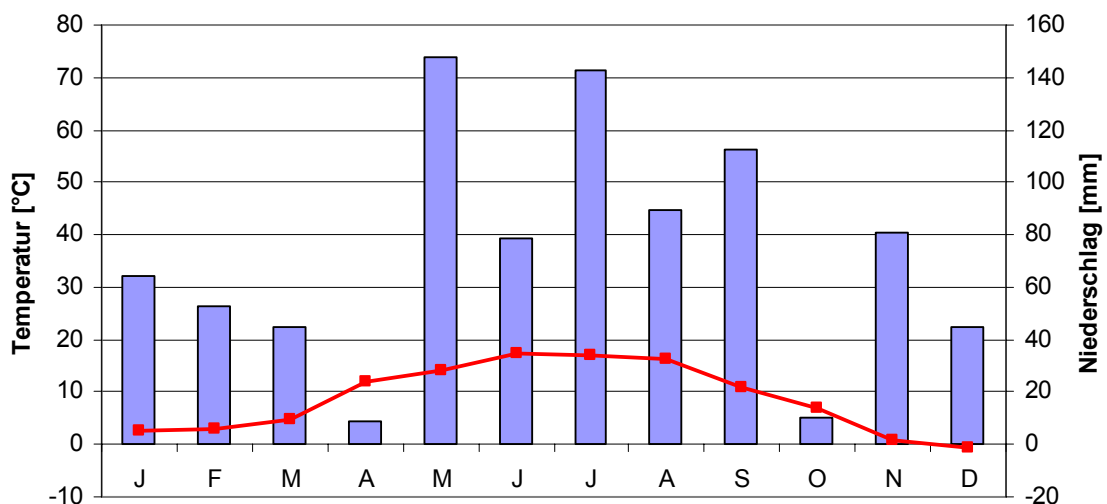


Abb. 5-2: Klimadiagramm der Waldklimastation Freising (508 m) aus dem Jahr 2007. Das Jahresmittel der Lufttemperatur betrug 8,8 °C, der durchschnittliche Jahresniederschlag lag bei 876 mm. Die durchschnittliche monatliche Lufttemperatur [°C] ist als rote Linie, die durchschnittlichen monatlichen Niederschlagsmengen [mm] sind als blaue Balken dargestellt. Die Messwerte wurden von Herrn Dr. Raspe (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft) zur Verfügung gestellt.

Waldklimastation Freising (2008)

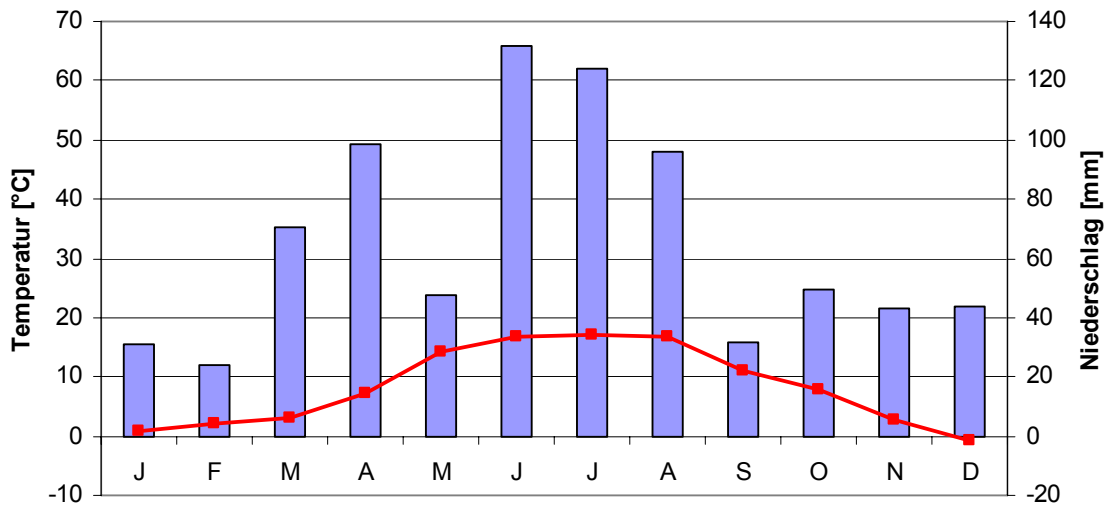


Abb. 5-3: Klimadiagramm der Waldklimastation Freising (508 m) aus dem Jahr 2008. Das Jahresmittel der Lufttemperatur betrug 8,2 °C, der durchschnittliche Jahresniederschlag lag bei 792 mm. Die durchschnittliche monatliche Lufttemperatur [°C] ist als rote Linie, die durchschnittlichen monatlichen Niederschlagsmengen [mm] sind als blaue Balken dargestellt. Die Messwerte wurden von Herrn Dr. Raspe (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft) zur Verfügung gestellt.

Waldklimastation Freising (2009)

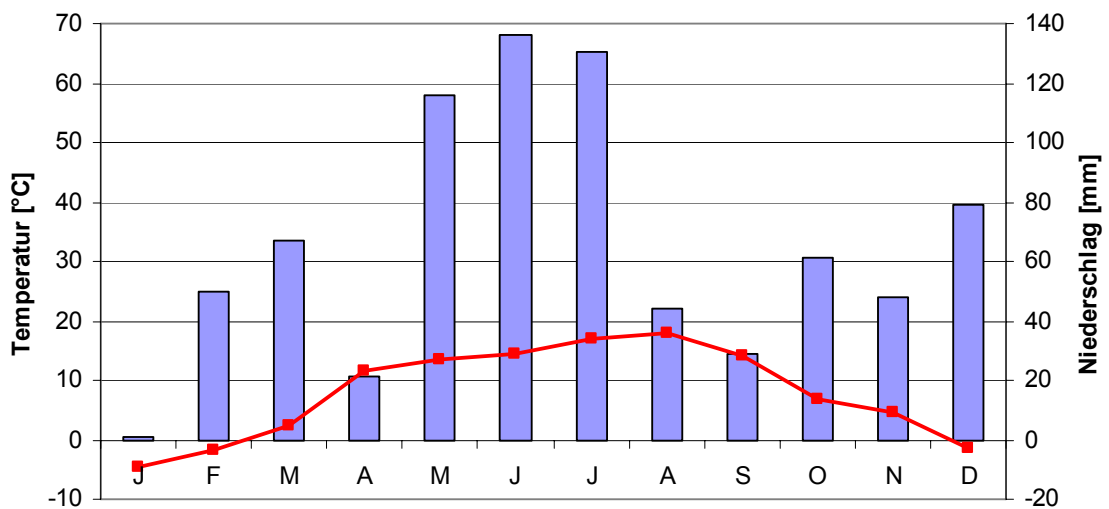


Abb. 5-4: Klimadiagramm der Waldklimastation Freising (508 m) aus dem Jahr 2009. Das Jahresmittel der Lufttemperatur betrug 7,9 °C, der durchschnittliche Jahresniederschlag lag bei 784 mm. Die durchschnittliche monatliche Lufttemperatur [°C] ist als rote Linie, die durchschnittlichen monatlichen Niederschlagsmengen [mm] sind als blaue Balken dargestellt. Die Messwerte wurden von Herrn Dr. Raspe (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft) zur Verfügung gestellt.

Tab. 5-1: F - und p -Werte nach *one-way*-ANOVA mit den transformierten Werten der einzelnen Bodenparameter $[\ln(1 + p)]$ für den Faktor der Fläche (KF 1, KF 2, OF) im Kranzberger Forst (Oktober 2007). Das Signifikanzlevel lag bei: $p < 0,05 = *$

Parameter	Fläche		
	Df	F-Wert	p-Wert
C _{org}	2	0,1	0,9135
N _{total}	2	0,1	0,9157
C/N	2	2,0	0,2512
Organisches Material	2	0,1	0,9086
pH (H ₂ O)	2	30,1	0,0039*
pH (KCl)	2	15,2	0,0135*
P ₂ O ₅ ¹	2	2,5	0,2012
P ₂ O ₅ ²	2	1,7	0,2999
P ₂ O ₅ ³	2	2,2	0,2238
KAK _{pot} ⁴	2	1,7	0,2921
Protonen (H ⁺) ⁵	2	5,9	0,0635
Ca ⁶	2	0,5	0,6363
Mg ⁶	2	1,1	0,4100
Na ⁶	2	6,5	0,0554
K ⁶	2	1,5	0,3247
Fe ⁶	2	0,8	0,5212
Mn ⁶	2	1,3	0,3740
Al ⁶	2	2,2	0,2254
Zn ⁷	2	2,9	0,1686

Methode: ¹⁾ Duchaufour; ²⁾ Olsen; ³⁾ HF_{total} (spektrocolorimetrisch); ⁴⁾ Cobalthexamin (spektrocolorimetrisch);

⁵⁾ Cobalthexamin (titrimetrisch); ⁶⁾ Cobalthexamin (ICP-AES); ⁷⁾ HF_{total} (ICP-AES)

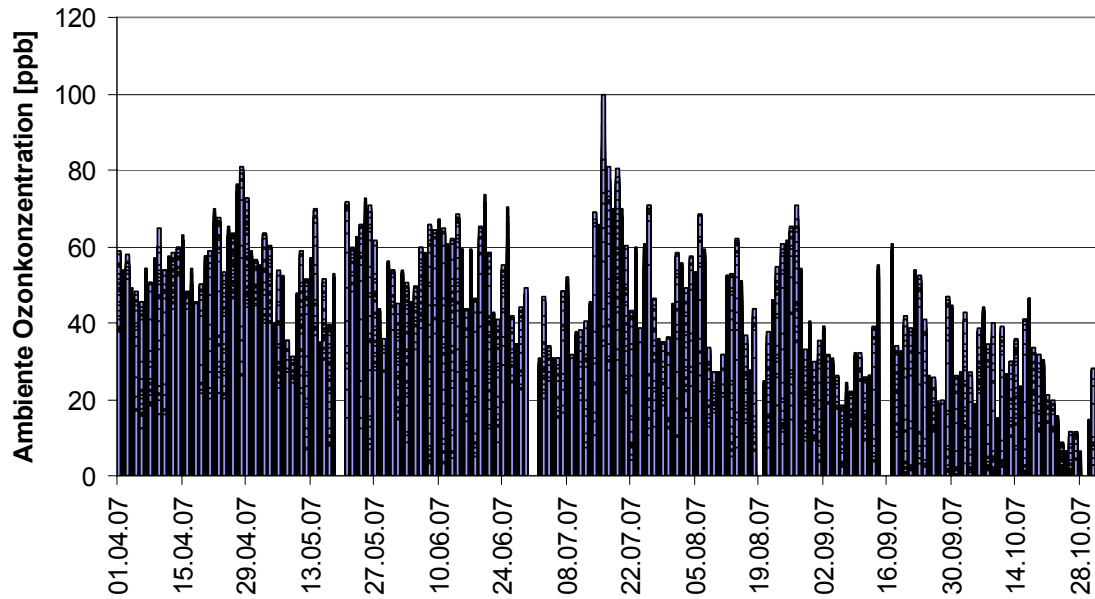


Abb. 5-5: Verlauf der täglichen Ozonkonzentrationen [ppb] von April bis Oktober 2007. Bei den erhobenen Ozonkonzentrationen handelt es sich um 10-minütige Messwerte, welche über den gesamten Tagesverlauf an der Messstation in Freising erfasst und durch Herrn Dr. Leuchner (TU München, Fachgebiet für Ökostatistik) zur Verfügung gestellt wurden.

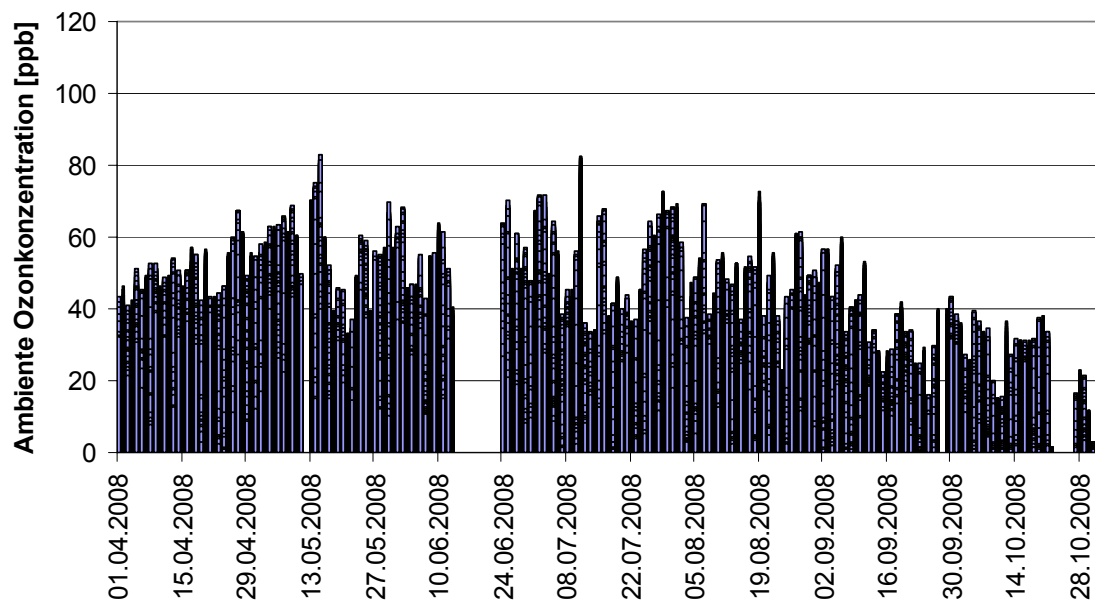


Abb. 5-6: Verlauf der täglichen Ozonkonzentrationen [ppb] von April bis Oktober 2008. Bei den erhobenen Ozonkonzentrationen handelt es sich um 10-minütige Messwerte, welche über den gesamten Tagesverlauf an der Messstation in Freising erfasst und durch Herrn Dr. Leuchner (TU München, Fachgebiet für Ökostatistik) zur Verfügung gestellt wurden.

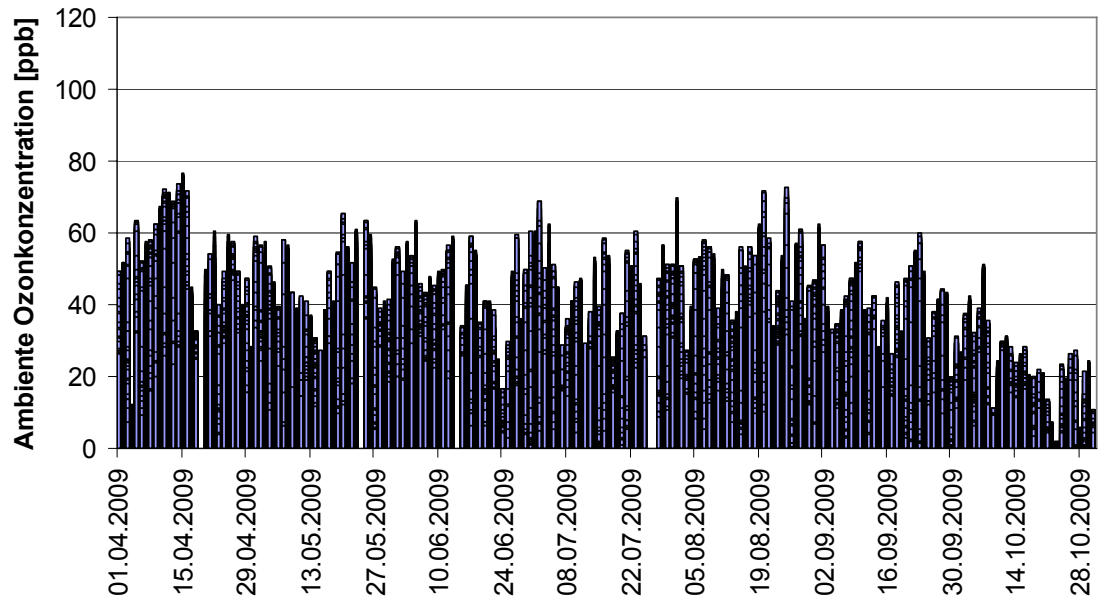


Abb. 5-7: Verlauf der täglichen Ozonkonzentrationen [ppb] von April bis Oktober 2009. Bei den erhobenen Ozonkonzentrationen handelt es sich um 10-minütige Messwerte, welche über den gesamten Tagesverlauf an der Messstation in Freising erfasst und durch Herrn Dr. Leuchner (TU München, Fachgebiet für Ökologiklimatologie) zur Verfügung gestellt wurden.

Tab. 5-2: Anzahl untersuchter ECM-Spitzen der Arten und Gattungen sowie nicht identifizierter (n.id.) ECM-Spitzen auf den drei Flächen (KF 1, KF 2, OF) im Kranzberger Forst bei den vier Probenahmezeitpunkten im Oktober 2007, Mai 2008, November 2008 und April 2009.

Gattung / Art	Oktober 2007			Mai 2008			November 2008			April 2009		
	KF 1	KF 2	OF	KF 1	KF 2	OF	KF 1	KF 2	OF	KF 1	KF 2	OF
Acephala									47	1		1
<i>A. applanata</i>									47	1		1
Amanita	6		54			626			126	1	8	329
n.id. <i>Amanita</i> ECM											8	207
<i>A. citrina</i>			4			50			47			
<i>A. porphyria</i>												25
<i>A. rubescens</i>	6									1		
<i>A. excelsa</i>			50			576			79			97
Amphinema						715						
Boletus			2	73	62	701	136	208	186	133	237	882
n.id. <i>Boletus</i> ECM								24	126	44	237	454
<i>B. badius</i>				69	54	607	136	184	60	89		14
<i>B. pruinatus</i>			2	4	8	94						414
Cenococcum	838	67	743	385	8	360	202	26	344	78	6	606
<i>C. geophilum</i>	838	67	743	385	8	360	202	26	344	78	6	606
Clavulina	192	102	396				35					31
<i>C. coralloides</i>	192	102	396				35					31
Cortinarius				1821	662	513	130					
n.id. <i>Cortinarius</i>				338	257	315						
<i>C. laetus</i>				580	405	140						
<i>C. obtusus</i>				902		58	130					
<i>C. ochrophyllus</i>				1								
Elaphomyces						29						90
Hygrophorus			92	88		35						11
<i>H. olivaceoalbus</i>			92	88		35						11
Inocybe	8											
<i>I. narpipes</i>	8											
Lactarius	45	16	611		63	273				258	20	205
n.id. <i>Lactarius</i> ECM	45	5	493			266				186	20	161
<i>L. turpis</i>			118		63	7						43
<i>L. tabidus</i>		11								72		1
Meliniomyces							241	547	207	98	94	152
<i>M. variabilis</i>							241	547	207	98	94	152
Paxillus				26	21	2						
<i>P. involutus</i>				26	21	2						
Piloderma				102						106	55	128
<i>P. olivaceum</i>				102						106	55	
<i>P. sphaerosporum</i>												128
Pezoloma	67	20	62			116						12
<i>P. ericae</i>	67	20	62			116						12
Russula	37	333	711	89	120	1109	281	31	559	617	394	1144
n.id. <i>Russula</i> ECM		69							12	195	37	252
<i>R. aeruginea</i>				23		203						
<i>R. ochroleuca</i>	35	264	710	66	118	906	281	31	504	422	357	767
<i>R. puellaris</i>	2		1		2							125
<i>R. vesca</i>									43			
Thelephora	405	14	303	312	569	391	26					277
<i>T. terrestris</i>	405	14	303	312	569	391	26					277
Tomentella			981	385	139	1951			89		14	367
n.id. <i>Tomentella</i>			968								14	
<i>T. badia</i>			9		1	93						14
<i>T. stiposa</i>			4	375	128	1369			89			353
<i>T. subliilacina</i>				10	10	489						
Tylophilus	686	753	247	391	508	293		64	6		402	6
<i>T. felleus</i>	686	753	247	391	508	293		64	6		402	6
Tylospora	812	542	674	520	153	1444			183	326	492	1338
n.id. <i>Tylospora</i> ECM	764	542	222	37	106	1094				99	276	948
<i>T. asterophora</i>	2		35	482	44	137					177	77
<i>T. fibrillosa</i>	46		417	1	3	213			183	227	39	313
n.id. ECM-Spitzen	1				1			12	30	4	27	177

Tab. 5-3: Relative Abundanz [%] der Arten und Gattungen sowie nicht identifizierter (n.id.) ECM-Spitzen auf den beiden Kontrollflächen und der Ozonfläche im Kranzberger Forst zu den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009).

Gattung / Art	Oktober 2007		Mai 2008		November 2008		April 2009	
	KF	OF	KF	OF	KF	OF	KF	OF
Acephala						2,64	0,03	0,02
<i>A. applanata</i>						2,64	0,03	0,02
Amanita	0,12	1,11		7,31		7,09	0,27	5,72
n.id. <i>Amanita</i> ECM							0,24	3,60
<i>A. citrina</i>		0,08		0,58		2,64		
<i>A. porphyria</i>								0,43
<i>A. rubescens</i>	0,12						0,03	
<i>A. excelsa</i>		1,03		6,73		4,45		1,69
Amphinema				8,35				
Boletus		0,04	2,08	8,19	17,74	10,47	10,98	15,32
n.id. <i>Boletus</i> ECM					1,24	7,09	8,34	7,89
<i>B. badius</i>			1,89	7,09	16,50	3,38	2,64	0,24
<i>B. pruinatus</i>		0,04	0,18	1,10				7,19
Cenococcum	18,31	15,24	6,05	4,21	11,76	19,36	2,49	10,53
<i>C. geophilum</i>	18,31	15,24	6,05	4,21	11,76	19,36	2,49	10,53
Clavulina	5,95	8,12			1,81			0,54
<i>C. coralloides</i>	5,95	8,12			1,81			0,54
Cortinarius			38,21	5,99	6,70			
n.id. <i>Cortinarius</i>			9,16	3,68				
<i>C. laetus</i>			15,16	1,64				
<i>C. obtusus</i>			13,88	0,68	6,70			
<i>C. ochrophyllus</i>			0,02					
Elaphomyces				0,34				1,56
Hygrophorus		1,89	1,35	0,41				0,19
<i>H. olivaceoalbus</i>		1,89	1,35	0,41				0,19
Inocybe	0,16							
<i>I. narpipes</i>	0,16							
Lactarius	1,23	12,53	0,97	3,19			8,25	3,56
n.id. <i>Lactarius</i> ECM	1,01	10,11		3,11			6,11	2,80
<i>L. turpis</i>		2,42	0,97	0,08				0,75
<i>L. tabidus</i>	0,22						2,14	0,02
Meliniomyces					40,64	11,65	5,70	2,64
<i>M. variabilis</i>					40,64	11,65	5,70	2,64
Paxillus			0,72	0,02				
<i>P. involutus</i>			0,72	0,02				
Piloderma			1,57				4,78	2,22
<i>P. olivaceum</i>			1,57				4,78	
<i>P. sphaerosporum</i>								2,22
Pezoloma	1,76	1,27		1,36				0,21
<i>P. ericae</i>	1,76	1,27		1,36				0,21
Russula	7,48	14,58	3,22	12,96	16,09	31,46	29,99	19,87
n.id. <i>Russula</i> ECM	1,40					0,68	6,88	4,38
<i>R. aeruginea</i>			0,35	2,37				
<i>R. ochroleuca</i>	6,05	14,56	2,83	10,59	16,09	28,36	23,11	13,33
<i>R. puellaris</i>	0,04	0,02	0,03					2,17
<i>R. vesca</i>						2,42		
Thelephora	8,47	6,21	13,56	4,57	1,34			4,81
<i>T. terrestris</i>	8,47	6,21	13,56	4,57	1,34			4,81
Tomentella		20,12	8,06	22,80		5,01	0,42	6,38
n.id. <i>Tomentella</i>		19,85					0,42	
<i>T. badia</i>		0,18	0,02	1,09				0,24
<i>T. stiposa</i>		0,08	7,74	16,00		5,01		6,13
<i>T. sublilacina</i>			0,31	5,71				
Tylophilus	29,11	5,07	13,84	3,42	3,30	0,34	11,93	0,10
<i>T. felleus</i>	29,11	5,07	13,84	3,42	3,30	0,34	11,93	0,10
Tylospora	27,39	13,82	10,36	16,87		10,30	24,27	23,25
n.id. <i>Tylospora</i> ECM	26,42	4,55	2,20	12,78			11,12	16,47
<i>T. asterophora</i>	0,04	0,72	8,09	1,60			5,25	1,34
<i>T. fibrillosa</i>	0,93	8,55	0,06	2,49		10,30	7,89	5,44
n.id. ECM-Spitzen	0,02		0,02		0,62	1,69	0,92	3,08

Acephala Grünig & T.N. Sieber
Acephala applanata Grünig & T.N. Sieber [S]

Amanita Dill. ex Boehm.
Amanita citrina var. *citrina* (Schaeff.) Pers. [Ms]
Amanita porphyria Alb. & Schwein. [Ms]
Amanita rubescens var. *rubescens* Pers. [Ms]
Amanita excelsa var. *spissa* (Fr.) Neville & Poumarat [Ms]

Amphinema P. Karst. [Mf]

Boletus L.
Boletus badius (Fr.) Fr. [L]
Boletus pruinatus Fr. & Hök [L]

Cenococcum Moug. & Fr.
Cenococcum geophilum Fr. [S]

Clavulina J. Schröt.
Clavulina coralloides (L.) J. Schröt. [Mf]

Cortinarius (Pers.) Gray
Cortinarius laetus M.M. Moser [Mf]
Cortinarius obtusus (Fr.) Fr. [Mf]
Cortinarius ochrophyllus Fr. [Mf]

Elaphomyces Nees [S]

Hygrophorus Fr.
Hygrophorus olivaceoalbus (Fr.) Fr. [S]

Inocybe (Fr.) Fr.
Inocybe napipes J.E. Lange [S]

Lactarius Pers.
Lactarius turpis (Fr.) Fr. [C]
Lactarius tabidus Fr. [C]

Meliniomyces Hambl. & Sigler
Meliniomyces variabilis Hambl. & Sigler [S]

Paxillus Fr.
Paxillus involutus (Batsch) Fr. [L]

Piloderma Jülich
Piloderma olivaceum (Parmasto) Hjortstam [Mf]
Piloderma sphaerosporum Jülich [Mf]

Pezoloma Clem.
Pezoloma ericae (D.J. Read) Baral [S]

Russula (Pers.) Fr.
Russula aeruginea Fr. [Ms]
Russula ochroleuca (Pers.) Fr. [C]
Russula puellaris Fr. [Ms]
Russula vesca Fr. [Ms]

Thelephora Ehrh. ex Willd.
Thelephora terrestris Ehrh. [Ms]

Tomentella Pers. ex Pat.
Tomentella badia (Link) Stalpers [Ms]
Tomentella stuposa (Link) Stalpers [C]
Tomentella sublilacina (Ellis & Holw.) Wakef. [Ms]

Tylopilus P. Karst.
Tylopilus felleus (Bull.) P. Karst. [L]

Tylospora Donk
Tylospora asterophora (Bonord.) Donk [S]
Tylospora fibrillosa (Burt) Donk [S]

Abb. 5-8: Auflistung der Gattungen (**fett**) und Arten sowie des Autors von identifizierten Ektomykorrhizen im Kranzberger Forst bei den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009). Zusätzlich ist in eckiger Klammer der zugehörige Explorationstyp der Ektomykorrhizen aufgelistet (C: *Contact*; S: *Short-Distance*; Ms: *Medium-Distance smooth*; Mf: *Medium-Distance fringe*; L: *Long-Distance*).

Tab. 5-4: Abundanz der ECM-Spitzen pro cm³ im jeweiligen Horizont (O_{f+h} , A_h) der Kontrollflächen und der Ozonfläche bei den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009).

PN-Zeitpunkt	KF		OF	
	O_{f+h}	A_h	O_{f+h}	A_h
Oktober 2007	5,0	4,5	7,6	3,6
Mai 2008	6,1	2,8	11,5	4,0
November 2008	2,2	1,6	3,9	1,9
April 2009	2,9	2,2	4,9	4,9

Tab. 5-5: Abundanz der Gattungen pro cm³ im jeweiligen Horizont (O_{f+h} , A_h) der Kontrollflächen und der Ozonfläche bei den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009).

PN-Zeitpunkt	KF		OF	
	O_{f+h}	A_h	O_{f+h}	A_h
Oktober 2007	0,070	0,138	0,131	0,138
Mai 2008	0,072	0,088	0,140	0,099
November 2008	0,037	0,053	0,076	0,077
April 2009	0,053	0,078	0,097	0,108

Tab. 5-6: F - und p -Werte für den Shannon-Index (H_s), der maximal möglichen Diversität (H_{max}) und der Evenness (E_s) auf Ebene der Art sowie der Gattung nach einer *one-way*-ANOVA mit einem gemischten Modell, wobei die Kontrollflächen und die Ozonfläche den fixen und die Probenahmezeitpunkte (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) den zufälligen Effekt darstellten.

Taxonomische Ebene:	H_s		H_{max}		E_s	
	F -Wert	p -Wert	F -Wert	p -Wert	F -Wert	p -Wert
Arten	85,1	0,0027	5,4	0,1031	1,7	0,287
Gattungen	132,8	0,0014	5,2	0,1071	1,6	0,302

Tab. 5-7: Anzahl von Gattungen, die auf den Kontrollflächen und der Ozonfläche zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) gefunden sowie nach *rarefaction*-Methode erwartet wurden. Standardisierte Probengrößen: $n = 1000$ (hypothetische Anzahl an ECM-Spitzen), $n = 1777$ (kleinste ermittelte Anzahl an ECM-Spitzen auf den Kontrollflächen, November 2008).

PN-Zeitpunkt	Flächen	Anzahl gefundener Gattungen	Anzahl der zu erwartenden Gattungen ($n = 1000$)	Anzahl der zu erwartenden Gattungen ($n = 1777$)
Oktober 2007	KF	10	9,6	9,9
	OF	12	11,4	11,6
Mai 2008	KF	12	12,0	12,0
	OF	15	14,2	14,4
November 2008	KF	8	8,0	8,0
	OF	9	9,0	9,0
April 2009	KF	11	10,3	10,5
	OF	16	14,7	15,2

Tab. 5-8: F - und p -Werte nach einer *two-way*-ANOVA der transformierten Enzymwerte $[\ln(1 + p)]$ für die Interaktionen der Faktoren der Ozonbehandlung mit dem Probenahmezeitpunkt (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009) bzw. der Ozonbehandlung mit der Jahreszeit (Frühjahr, Herbst).

Enzym	Ozon x PN-Zeitpunkt		Ozon x Jahreszeit	
	F -Wert	p -Wert	F -Wert	p -Wert
Xyl	43,01	0,0000	25,25	0,0000
Glr	5,15	0,0015	0,23	0,6316
Nag	44,28	0,0000	45,19	0,0000
Cel	28,89	0,0000	40,57	0,0000
Gls	42,29	0,0000	50,16	0,0000
Pho	20,97	0,0000	14,13	0,0002
Leu	5,69	0,0007	1,95	0,1622
Lac	20,64	0,0000	22,85	0,0000

Tab. 5-9: F- und p-Werte nach einer two-way-ANOVA der transformierten Enzymwerte $[\ln(1 + p)]$ zu den vier Probenahmezeitpunkten (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009). Untersucht wurden die Faktoren Ozon, Horizont (O_{f+h} , A_h) sowie die Ozon x Horizont-Interaktion.

PN-Zeitpunkt	Enzym	Ozon		Horizont		Ozon x Horizont	
		F-Wert	p-Wert	F-Wert	p-Wert	F-Wert	p-Wert
Oktober 2007	Xyl	47,0	0,0000	1,6	0,2123	0,1	0,7378
	Glr	3,1	0,0806	0,2	0,6735	15,2	0,0001
	Nag	102,4	0,0000	0,6	0,4387	0,0	0,8817
	Cel	44,8	0,0000	0,8	0,3660	2,0	0,1542
	Gls	39,8	0,0000	0,2	0,6747	1,6	0,2018
	Pho	35,7	0,0000	1,8	0,1790	1,1	0,2997
	Leu	38,3	0,0000	5,5	0,0197	1,6	0,2013
	Lac	37,2	0,0000	13,9	0,0002	0,5	0,4820
Mai 2008	Xyl	24,2	0,0000	0,1	0,7257	0,1	0,8079
	Glr	0,6	0,4420	13,6	0,0002	6,6	0,0104
	Nag	11,1	0,0009	10,6	0,0012	0,7	0,4081
	Cel	0,0	0,9442	0,8	0,3790	0,0	0,9872
	Gls	19,8	0,0000	0,9	0,3405	1,6	0,2107
	Pho	12,9	0,0003	6,8	0,0091	0,0	0,8763
	Leu	60,2	0,0000	0,1	0,7242	1,6	0,2112
	Lac	0,4	0,5485	103,1	0,0000	0,2	0,6636
November 2008	Xyl	4,9	0,0281	0,9	0,3362	0,0	0,8747
	Glr	5,2	0,0240	0,0	0,8467	0,2	0,6507
	Nag	5,0	0,0266	2,0	0,1563	1,6	0,2015
	Cel	1,0	0,3090	0,9	0,3485	3,3	0,0717
	Gls	4,0	0,0455	3,0	0,0867	2,7	0,1007
	Pho	12,3	0,0005	0,0	0,9790	1,9	0,1729
	Leu	0,3	0,5675	0,1	0,8158	0,0	0,9188
	Lac	0,4	0,5329	2,4	0,1236	4,6	0,0325
April 2009	Xyl	23,2	0,0000	19,4	0,0000	5,1	0,0243
	Glr	61,2	0,0000	14,2	0,0002	1,1	0,2877
	Nag	8,6	0,0034	8,2	0,0043	8,2	0,0042
	Cel	36,1	0,0000	0,9	0,3411	2,0	0,1608
	Gls	39,1	0,0000	16,7	0,0000	1,4	0,2424
	Pho	7,8	0,0053	0,2	0,6822	7,2	0,0075
	Leu	0,7	0,4098	19,1	0,0000	9,7	0,0019
	Lac	3,1	0,0770	42,0	0,0000	11,9	0,0006

Tab. 5-10: β -Xylosidase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Xyl}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Xyl}	$\pm SE$	n	EA_{Xyl}	$\pm SE$	n	EA_{Xyl}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							2,5	0,4	6
	4	0,7		1				2,2		1
<i>Amanita</i>	1	6,3	2,6	3				4,2	0,6	12
	2							3,0	0,1	47
	3							2,4	0,3	12
	4	2,6		1	2,9	0,9	3	2,8	0,1	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							1,9	0,1	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1							6,4	1,3	2
	2	4,8	0,5	19	6,2	0,8	28	3,2	0,3	73
	3	10,4	0,5	9	4,1	0,6	7	6,6	1,1	21
	4	5,4	0,6	24	4,3	0,3	36	5,5	0,3	127
<i>Cenococcum</i>	1	3,2	0,3	62	3,9	0,6	15	4,0	0,3	82
	2	0,9	0,1	29	0,9	0,1	2	1,1	0,1	66
	3	1,1	0,2	15				1,6	0,3	13
	4	1,5	0,2	17	2,1	0,5	2	2,0	0,1	92
<i>Clavulina</i>	1	4,8	0,5	29	8,3	1,0	14	4,9	0,4	69
	2									
	3	0,7	0,3	3						
	4							1,5	0,3	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	2,3	0,1	158	3,1	0,2	81	2,5	0,1	90
	3	1,3	0,2	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							1,7	0,3	5
	3									
	4							1,7	0,2	12
<i>Hygrophorus</i>	1							3,8	1,7	14
	2	2,0	0,2	16				3,3	1,6	7
	3									
	4							2,1	0,3	5
<i>Inocybe</i>	1	8,6	3,8	2						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-10: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Xyl}	± SE	n	EA _{Xyl}	± SE	n	EA _{Xyl}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	1,4	0,3	4	3,5	0,9	5	3,3	0,2	83
	2				2,2	0,2	14	4,2	0,5	37
	3									
	4	2,8	0,3	44	1,4	0,9	6	4,2	0,3	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	1,8	0,2	20	1,3	0,1	33	2,0	0,3	12
	4	1,2	0,1	18	0,5	0,1	18	2,2	0,2	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	3,5	0,7	7	6,1	0,6	10	5,0	3,9	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	6,8	2,7	6	10,2	4,1	3	7,3	1,4	11
	2							1,7	0,2	21
	3									
	4							3,3	0,9	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	1,7	0,1	12						
	3									
	4	1,3	0,1	20	0,9	0,1	9	2,3	0,2	19
<i>Russula</i>	1	3,0	0,5	8	3,5	0,3	52	3,0	0,3	62
	2	3,3	1,2	16	1,5	0,2	30	2,5	0,1	91
	3	1,6	0,2	15	2,8	0,5	7	3,6	0,4	73
	4	2,1	0,1	87	1,5	0,2	66	2,5	0,1	182
<i>Thelephora</i>	1	6,7	1,1	26	6,1	0,8	3	4,2	1,5	30
	2	1,7	0,2	38	2,2	0,2	69	2,3	0,2	56
	3	1,3	0,2	4						
	4							1,5	0,1	31
<i>Tomentella</i>	1							3,2	0,3	74
	2	2,3	0,3	51	2,6	0,5	24	2,2	0,1	190
	3							1,9	0,2	11
	4				4,1	0,5	7	3,7	0,7	24
<i>Tylopilus</i>	1	4,9	0,6	31	8,4	0,6	76	2,5	0,2	25
	2	4,0	0,4	46	6,1	0,2	86	5,4	0,4	32
	3				4,5	0,3	10	23,4		1
	4				5,5	0,3	58	8,2	1,1	6
<i>Tylospora</i>	1	6,1	0,9	45	8,2	0,9	41	5,0	0,4	90
	2	2,0	0,2	70	4,0	0,8	38	2,2	0,2	152
	3							2,8	0,2	20
	4	1,9	0,1	57	1,7	0,2	74	2,5	0,1	175

Tab. 5-11: β -Glucuronidase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Glr}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Glr}	$\pm SE$	n	EA_{Glr}	$\pm SE$	n	EA_{Glr}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1							14,0	7,3	12
	2									
	3							2,1	0,6	6
	4	0,0		1				2,47		1
<i>Amanita</i>	1									
	2							1,4	0,1	47
	3							2,0	0,2	12
	4	1,3		1	1,6	0,4	3	1,7	0,1	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							1,4	0,1	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1							38,5	2,7	2
	2	2,1	0,4	19	2,9	0,2	28	1,6	0,1	73
	3	4,5	0,5	9	3,8	0,3	7	3,8	0,5	21
	4	1,8	0,3	24	1,6	0,1	36	2,2	0,1	127
<i>Cenococcum</i>	1	4,1	0,5	61	9,9	1,7	15	7,3	0,6	82
	2	0,7	0,1	29	1,1	0,2	2	0,8	0,0	66
	3	1,3	0,3	15				1,5	0,4	13
	4	1,6	0,2	17	1,8	0,1	2	2,2	0,2	92
<i>Clavulina</i>	1	14,1	1,5	29	33,8	5,0	14	20,2	1,4	66
	2									
	3	1,8	0,2	3						
	4							1,2	0,3	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	1,0	0,1	158	2,0	0,1	81	1,3	0,1	90
	3	0,8	0,1	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							0,7	0,2	5
	3									
	4							0,9	0,1	12
<i>Hygrophorus</i>	1							0,8	0,3	14
	2	2,1	0,3	16				0,9	0,2	7
	3									
	4							1,0	0,2	5
<i>Inocybe</i>	1	24,1	13,2	2						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-11: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Gr}	± SE	n	EA _{Gr}	± SE	n	EA _{Gr}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	0,6		1	0,2	0,1	5	11,3	1,5	83
	2				1,3	0,1	14	1,8	0,1	37
	3									
	4	1,8	0,1	44	0,9	0,2	6	2,4	0,1	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	1,9	0,2	20	1,7	0,1	33	1,6	0,2	12
	4	0,4	0,2	18	1,6	0,3	18	1,6	0,2	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	1,4	0,3	7	2,8	0,2	10	2,1	1,5	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	24,1	13,7	6	47,2	21,3	3	26,4	7,7	11
	2							1,5	0,2	21
	3									
	4							3,7	1,5	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	1,2	0,1	12						
	3									
	4	0,8	0,1	20	0,8	0,1	9	2,0	0,3	19
<i>Russula</i>	1	9,6	5,1	3	8,4	1,3	52	4,8	0,8	60
	2	1,6	0,4	16	1,0	0,1	30	1,5	0,1	91
	3	2,4	0,3	15	4,2	0,6	7	3,2	0,3	73
	4	0,9	0,1	87	1,6	0,1	66	1,7	0,1	182
<i>Thelephora</i>	1	18,6	7,1	5	17,3	11,8	3	5,8	2,4	22
	2	1,0	0,1	38	1,2	0,1	69	1,5	0,1	56
	3	0,9	0,2	4						
	4							1,2	0,1	31
<i>Tomentella</i>	1							8,3	1,0	58
	2	1,4	0,1	51	1,8	0,2	24	1,4	0,1	190
	3							1,7	0,3	11
	4				4,1	0,6	7	2,5	0,5	24
<i>Tylopilus</i>	1	18,9	2,8	31	19,3	2,6	76	10,2	1,5	23
	2	1,4	0,1	46	2,4	0,0	86	2,2	0,1	32
	3				3,4	0,2	10	12,4		1
	4				2,3	0,1	58	4,3	0,6	6
<i>Tylospora</i>	1	10,9	3,1	29	18,4	2,8	41	22,0	2,0	87
	2	1,0	0,1	70	1,7	0,2	38	1,5	0,1	152
	3							2,9	0,2	20
	4	1,2	0,1	57	1,3	0,1	74	1,5	0,1	175

Tab. 5-12: Chitinase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Nag}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Nag}	$\pm SE$	n	EA_{Nag}	$\pm SE$	n	EA_{Nag}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							32,9	7,0	6
	4	52,1		1				30,8		1
<i>Amanita</i>	1	91,4	24,8	3				46,2	10,6	12
	2							24,3	1,6	47
	3							25,1	6,6	12
	4	40,1		1	19,7	9,4	3	24,9	1,8	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							7,0	0,6	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1							167,5	28,2	2
	2	32,6	2,7	19	32,2	4,0	28	43,8	4,5	73
	3	40,1	5,9	9	50,1	6,3	7	43,4	6,8	21
	4	52,1	4,2	24	51,1	2,9	36	81,3	4,3	127
<i>Cenococcum</i>	1	11,2	1,7	62	20,4	4,8	15	8,6	0,6	82
	2	11,1	1,3	29	5,5	0,3	2	11,3	1,3	66
	3	8,7	1,4	15				11,9	3,2	13
	4	12,9	1,3	17	7,1	1,6	2	18,2	2,0	92
<i>Clavulina</i>	1	31,5	6,6	29	36,3	4,4	14	25,8	2,9	66
	2									
	3	5,0	1,0	3						
	4							21,8	4,0	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	19,3	1,2	158	28,4	2,4	81	18,1	1,7	90
	3	19,1	2,2	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							8,0	2,9	5
	3									
	4							10,4	1,9	12
<i>Hygrophorus</i>	1							21,2	5,8	14
	2	13,9	0,8	16				15,3	4,8	7
	3									
	4							10,2	2,6	5
<i>Inocybe</i>	1	98,4	17,4	2						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-12: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Nag}	± SE	n	EA _{Nag}	± SE	n	EA _{Nag}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	51,0	9,6	5	132,0	20,8	5	10,9	1,6	83
	2				41,8	4,9	14	13,7	1,4	37
	3									
	4	47,1	4,6	44	48,2	9,4	6	72,2	6,5	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	16,7	3,1	20	18,9	2,8	33	10,6	1,8	12
	4	28,1	2,5	18	19,4	2,6	18	27,7	3,1	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	85,9	24,2	7	49,0	4,8	10	15,2	10,4	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	28,1	11,7	8	22,3	10,3	3	19,5	4,6	11
	2							8,3	0,8	21
	3									
	4							15,2	3,9	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	12,9	1,3	12						
	3									
	4	14,3	1,6	20	21,7	3,1	9	20,7	2,9	19
<i>Russula</i>	1	50,6	14,5	6	64,2	5,2	52	50,7	3,8	60
	2	21,7	6,8	16	40,8	4,0	30	40,7	2,0	91
	3	27,4	1,9	15	45,6	7,0	7	40,5	2,4	73
	4	31,3	2,2	87	35,2	2,6	66	35,3	1,6	182
<i>Thelephora</i>	1	43,4	5,7	37	52,6	32,6	3	22,5	6,2	22
	2	16,3	2,3	38	21,2	2,8	69	35,7	4,3	56
	3	34,9	5,4	4						
	4							26,6	1,9	31
<i>Tomentella</i>	1							11,6	1,2	58
	2	23,2	2,4	51	20,7	3,0	24	14,8	1,0	190
	3							19,5	3,1	11
	4				39,3	14,8	7	26,6	3,9	24
<i>Tylopilus</i>	1	44,1	3,0	66	61,0	5,2	76	45,2	5,5	23
	2	45,3	1,5	46	40,7	1,1	86	58,9	7,0	32
	3				43,4	2,9	10	92,4		1
	4				47,0	3,2	58	147,4	30,5	6
<i>Tylospora</i>	1	36,6	4,3	73	34,0	4,5	41	14,7	1,8	87
	2	25,9	2,4	70	25,6	4,6	38	16,0	1,7	152
	3							15,1	1,9	20
	4	11,8	0,8	57	26,8	4,2	74	16,7	1,3	175

Tab. 5-13: Cellobiohydrolase-Aktivitäten [$\text{pmol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Cel}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Cel}	$\pm SE$	n	EA_{Cel}	$\pm SE$	n	EA_{Cel}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							7,4	2,3	6
	4	2,1		1				5,7		1
<i>Amanita</i>	1	15,5	6,3	3				14,2	2,8	12
	2							10,9	0,6	47
	3							11,5	2,3	12
	4	14,3		1	9,0	2,5	3	7,8	0,6	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							1,8	0,1	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1							21,9	3,9	2
	2	5,4	0,5	19	9,0	1,1	28	11,1	0,6	73
	3	6,6	0,5	9	10,5	1,1	7	10,7	0,9	21
	4	7,8	1,0	24	9,4	0,5	36	15,2	0,6	127
<i>Cenococcum</i>	1	2,7	0,4	62	3,2	0,4	15	2,5	0,2	82
	2	1,3	0,2	29	2,0	0,1	2	2,0	0,2	66
	3	1,7	0,4	15				2,3	0,4	13
	4	2,6	0,3	17	2,3	0,2	2	4,3	0,4	92
<i>Clavulina</i>	1	5,3	0,5	29	13,4	2,0	14	10,1	0,5	66
	2									
	3	1,5	0,0	3						
	4							2,5	0,7	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	3,6	0,2	158	9,0	0,7	81	4,4	0,4	90
	3	1,2	0,1	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							6,8	1,3	5
	3									
	4							7,1	1,2	12
<i>Hygrophorus</i>	1							5,1	2,7	14
	2	5,2	1,0	16				5,4	3,4	7
	3							4,6	0,8	5
	4									
<i>Inocybe</i>	1	10,2	6,4	2						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-13: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Cel}	± SE	n	EA _{Cel}	± SE	n	EA _{Cel}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	3,6	1,6	5	6,2	1,3	5	4,2	0,7	83
	2				6,5	1,9	14	10,5	1,3	37
	3									
	4	7,5	0,6	44	5,4	1,3	6	14,7	1,3	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	3,1	0,2	20	3,0	0,3	33	1,9	0,4	12
	4	3,1	0,4	18	2,9	0,5	18	6,8	0,9	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	17,5	4,6	7	15,7	1,3	10	5,1	4,1	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	10,4	3,7	8	17,5	8,5	3	10,3	2,8	11
	2							2,8	0,4	21
	3									
	4							10,1	3,5	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	3,6	0,4	12						
	3									
	4	3,4	0,3	20	1,8	0,3	9	3,4	0,6	19
<i>Russula</i>	1	3,7	0,8	9	4,3	0,7	52	3,1	0,3	60
	2	5,0	1,4	16	3,0	0,8	30	4,7	0,5	91
	3	4,6	0,8	15	25,8	17,0	7	5,4	0,4	73
	4	5,8	0,4	87	4,7	0,5	66	5,7	0,4	182
<i>Thelephora</i>	1	7,3	0,7	41	11,4	2,4	3	5,8	1,6	22
	2	2,4	0,3	38	5,2	0,5	69	5,0	0,6	56
	3	1,6	0,1	4						
	4							3,3	0,2	31
<i>Tomentella</i>	1							5,6	0,7	58
	2	3,1	0,4	51	6,7	0,9	24	4,4	0,3	190
	3							4,7	0,9	11
	4				12,8	2,3	7	9,0	1,6	24
<i>Tylopilus</i>	1	12,6	1,1	66	12,7	1,0	76	5,9	1,0	23
	2	7,9	0,2	46	8,9	0,2	86	9,1	0,5	32
	3				8,5	0,7	10	16,7		1
	4				8,7	0,5	58	28,2	6,8	6
<i>Tylospora</i>	1	10,4	1,1	73	9,0	1,0	41	6,1	0,7	87
	2	2,4	0,2	70	5,8	1,1	38	4,6	0,4	152
	3							4,2	0,4	20
	4	3,8	0,3	57	5,3	0,5	74	4,1	0,3	175

Tab. 5-14: β -Glucosidase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Gls}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Gls}	$\pm SE$	n	EA_{Gls}	$\pm SE$	n	EA_{Gls}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							25,1	5,1	6
	4	23,9		1				27,0		1
<i>Amanita</i>	1	44,0	28,6	3				32,2	4,6	12
	2							27,7	1,2	47
	3							25,3	5,7	12
	4	26,3		1	31,4	3,5	3	29,9	2,0	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							7,9	0,2	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1							5,7	0,4	2
	2	24,3	1,9	19	28,0	3,5	28	29,9	1,5	73
	3	29,7	1,7	9	42,0	4,7	7	30,8	2,7	21
	4	33,5	3,1	24	41,8	2,0	36	51,8	2,2	127
<i>Cenococcum</i>	1	4,7	0,8	62	12,9	2,1	15	4,6	0,4	82
	2	8,4	0,7	29	8,6	0,1	2	8,8	0,6	66
	3	9,0	1,3	15				9,1	1,3	13
	4	12,9	1,4	17	12,4	3,0	2	22,0	1,7	92
<i>Clavulina</i>	1	10,2	1,6	29	34,2	6,7	14	16,8	1,9	66
	2									
	3	4,4	1,8	3						
	4							25,2	4,6	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	15,6	0,8	156	30,1	1,9	81	15,9	1,1	90
	3	13,6	2,0	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							15,2	1,7	5
	3									
	4							21,4	3,0	12
<i>Hygrophorus</i>	1							12,8	4,4	14
	2	18,8	2,3	16				17,0	7,1	7
	3									
	4							17,3	3,3	5
<i>Inocybe</i>	1	26,5	13,2	2						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-14: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Gls}	± SE	n	EA _{Gls}	± SE	n	EA _{Gls}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	4,0	1,8	5	20,5	3,0	5	6,1	1,3	83
	2				24,6	3,8	14	26,7	2,3	37
	3									
	4	23,0	1,5	44	23,3	3,0	6	47,7	3,1	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	14,5	1,4	20	14,5	1,4	33	9,2	1,7	12
	4	19,2	2,1	18	14,8	1,6	18	28,4	2,8	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	61,0	15,4	7	48,8	3,4	10	21,6	15,8	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	19,9	11,4	8	42,3	17,9	3	25,4	8,0	11
	2							10,9	1,0	21
	3									
	4							26,3	7,6	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	15,8	1,4	12						
	3									
	4	16,6	1,1	20	21,0	2,7	9	25,6	2,2	19
<i>Russula</i>	1	11,0	4,5	9	13,0	1,9	52	7,0	0,9	60
	2	21,6	5,0	16	15,3	1,7	30	20,9	1,3	91
	3	21,4	1,7	15	38,3	5,5	7	27,8	1,4	73
	4	23,2	1,0	87	24,6	1,9	66	27,6	1,2	182
<i>Thelephora</i>	1	12,3	2,6	34	33,5	27,5	3	14,4	4,7	22
	2	14,6	1,1	38	18,3	1,6	69	22,0	1,7	56
	3	17,9	2,3	4						
	4							14,0	0,8	31
<i>Tomentella</i>	1							9,2	1,3	58
	2	15,4	1,7	51	26,0	2,6	24	17,2	0,7	190
	3							16,8	2,0	11
	4				38,9	9,2	7	36,6	3,8	24
<i>Tylopilus</i>	1	12,1	1,8	66	42,3	6,1	76	7,9	3,0	23
	2	31,4	1,0	46	36,2	0,7	86	27,0	1,4	32
	3				40,7	1,8	10	58,0		1
	4				41,0	2,6	58	94,8	20,5	6
<i>Tylospora</i>	1	16,7	2,4	73	24,6	3,4	41	10,7	1,5	87
	2	14,2	1,2	65	22,6	3,6	38	17,8	0,9	152
	3							15,5	1,3	20
	4	18,4	1,0	57	22,3	1,7	74	20,4	0,9	175

Tab. 5-15: Phosphatase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Pho}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Pho}	$\pm SE$	n	EA_{Pho}	$\pm SE$	n	EA_{Pho}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							50,0	8,3	6
	4	53,0		1				90,1		1
<i>Amanita</i>	1	49,4	11,2	3				131,7	27,8	12
	2							44,0	1,6	47
	3							72,3	14,6	12
	4	65,5		1	72,3	22,0	3	99,8	6,0	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							23,4	1,5	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1							168,6	28,2	2
	2	53,1	3,4	19	52,9	11,5	27	71,7	4,9	73
	3	65,1	7,4	9	104,4	26,4	7	99,2	11,4	21
	4	91,5	7,2	24	139,2	10,7	36	223,6	14,1	126
<i>Cenococcum</i>	1	14,5	2,8	62	20,2	5,7	15	21,5	2,9	82
	2	13,1	1,3	29	14,5	1,3	2	13,5	0,7	66
	3	15,9	2,8	15				33,5	5,5	13
	4	28,8	6,6	17	21,2	4,0	2	44,6	5,6	91
<i>Clavulina</i>	1	41,4	3,7	29	85,5	5,0	14	68,3	6,2	66
	2									
	3	25,9	5,4	3						
	4							166,9	13,1	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	70,7	5,2	158	33,6	3,0	81	62,2	7,4	90
	3	84,5	12,7	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							23,2	4,8	5
	3									
	4							28,2	3,3	12
<i>Hygrophorus</i>	1							33,4	7,4	14
	2	16,4	1,0	16				25,2	7,0	7
	3									
	4							22,3	2,9	4
<i>Inocybe</i>	1	40,8	4,2	2						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-15: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Pho}	± SE	n	EA _{Pho}	± SE	n	EA _{Pho}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	60,8	21,0	5	216,6	29,1	5	31,5	3,9	83
	2				50,0	5,3	14	21,7	2,3	37
	3									
	4	110,1	9,0	44	87,4	19,8	6	147,8	14,6	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	42,5	3,3	20	29,1	2,5	33	27,2	2,1	12
	4	76,5	6,7	18	67,8	10,3	18	92,8	8,2	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	89,6	20,3	7	79,5	10,7	10	57,2	35,5	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	41,3	8,8	8	32,9	5,3	3	26,6	3,7	11
	2							20,4	1,0	21
	3									
	4							31,9	3,0	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	55,0	4,1	12						
	3									
	4	95,7	5,4	20	197,3	13,1	9	115,8	8,3	19
<i>Russula</i>	1	64,1	16,4	9	62,8	8,4	52	58,0	4,6	62
	2	33,3	11,7	16	40,8	2,1	30	62,6	2,9	91
	3	48,3	3,2	15	32,9	5,5	7	82,6	4,5	73
	4	94,8	4,0	87	102,2	6,5	66	113,8	3,8	180
<i>Thelephora</i>	1	48,2	5,2	41	48,0	42,4	3	35,3	5,6	30
	2	31,5	3,0	38	39,6	2,8	69	50,4	4,5	56
	3	46,6	3,0	4						
	4							69,9	4,1	31
<i>Tomentella</i>	1							26,1	3,0	74
	2	47,0	11,5	51	34,8	8,4	24	30,5	3,2	190
	3							31,9	2,8	11
	4				92,1	21,1	7	80,7	5,5	23
<i>Tylopilus</i>	1	88,8	7,4	66	186,1	21,6	76	80,8	13,7	25
	2	50,1	3,2	46	69,0	2,2	86	74,1	6,9	32
	3				124,9	10,0	10	109,6		1
	4				160,9	11,9	58	418,8	70,4	6
<i>Tylospora</i>	1	37,5	4,2	73	31,3	4,9	41	36,1	4,2	90
	2	47,9	3,2	70	54,7	6,7	38	31,6	1,8	152
	3							48,7	5,0	20
	4	61,8	6,5	57	86,3	12,7	74	65,9	3,5	175

Tab. 5-16: Leucin-Aminopeptidase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Leu}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Leu}	$\pm SE$	n	EA_{Leu}	$\pm SE$	n	EA_{Leu}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							0,0	0,0	6
	4	0,0		1				0,4		1
<i>Amanita</i>	1							5,7	3,6	8
	2							5,6	1,2	47
	3							0,2	0,1	12
	4	1,4		1	0,1	0,1	3	2,0	0,9	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							1,3	0,2	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1									
	2	32,8	5,7	19	21,2	4,9	28	10,6	2,2	73
	3	18,7	1,5	9	1,4	0,6	7	8,5	2,2	21
	4	29,9	4,3	24	27,3	2,3	36	32,0	3,3	127
<i>Cenococcum</i>	1	0,2	0,1	61	0,0	0,0	15	1,0	0,5	83
	2	1,3	0,2	29	0,2	0,0	2	0,7	0,1	66
	3	0,2	0,2	15				0,1	0,1	13
	4	0,7	0,4	16	0,0	0,0	2	1,1	0,5	92
<i>Clavulina</i>	1	1,5	0,7	30	11,4	3,5	13	4,7	1,3	70
	2									
	3	0,0	0,0	3						
	4							0,9	0,2	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	12,1	1,2	158	3,4	1,0	81	8,6	1,6	90
	3	0,2	0,1	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							0,8	0,1	5
	3									
	4							0,1	0,1	12
<i>Hygrophorus</i>	1							1,5	0,4	13
	2	1,0	0,4	16				1,7	0,1	7
	3									
	4							1,1	0,2	5
<i>Inocybe</i>	1	0,7		1						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-16: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Leu}	± SE	n	EA _{Leu}	± SE	n	EA _{Leu}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	1,3	0,4	2	2,1	0,4	5	1,1	0,2	82
	2				2,8	0,6	14	1,9	0,3	37
	3									
	4	8,2	2,6	44	5,8	4,9	6	2,6	0,6	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	0,4	0,4	20	0,0	0,0	33	0,1	0,1	12
	4	0,3	0,2	18	0,2	0,1	18	0,9	0,2	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	8,3	2,3	7	7,3	2,3	10	17,5	16,1	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	0,0	0,0	4	0,3	0,3	2	0,4	0,2	9
	2							1,1	0,1	21
	3									
	4							1,2	0,4	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	5,4	0,6	12						
	3									
	4	0,8	0,2	20	2,0	0,6	9	0,4	0,1	19
<i>Russula</i>	1	0,0	0,0	2	0,2	0,1	52	0,8	0,1	60
	2	16,7	12,5	16	1,4	0,1	30	1,8	0,2	91
	3	0,1	0,0	15	0,0	0,0	7	0,1	0,0	73
	4	1,0	0,4	82	1,0	0,4	66	2,0	0,5	182
<i>Thelephora</i>	1	0,0	0,0	4	0,0	0,0	3	1,3	0,5	22
	2	2,8	0,4	38	3,4	0,6	69	1,8	0,1	56
	3	0,8	0,6	4						
	4							0,3	0,1	31
<i>Tomentella</i>	1							1,6	0,3	58
	2	11,1	3,0	51	2,9	2,0	24	4,0	0,6	190
	3							0,0	0,0	11
	4				5,3	1,6	7	3,8	0,5	24
<i>Tylopilus</i>	1	14,0	2,9	33	28,5	3,9	77	20,9	2,4	25
	2	19,3	2,9	46	20,9	0,9	86	27,4	3,2	32
	3				1,7	0,4	10	27,2		1
	4				32,1	2,5	58	29,2	8,5	6
<i>Tylospora</i>	1	1,8	0,5	29	5,5	1,6	43	1,8	0,3	88
	2	7,6	1,7	70	16,7	5,0	38	3,8	0,7	152
	3							0,0	0,0	20
	4	2,0	0,3	57	0,7	0,1	74	1,4	0,1	175

Tab. 5-17: Laccase-Aktivitäten [$\mu\text{mol mm}^{-2} \text{min}^{-1}$]. Mittelwert (EA_{Lac}), Standardfehler ($\pm SE$) und Anzahl (n) von getesteten ECM-Spitzen verschiedener Gattungen auf den drei Probenahme­flächen (KF 1, KF 2, OF) zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009).

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA_{Lac}	$\pm SE$	n	EA_{Lac}	$\pm SE$	n	EA_{Lac}	$\pm SE$	n
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3							2,1	1,4	6
	4	4,6		1				29,8		1
<i>Amanita</i>	1	102,1	94,0	2				25,0	11,4	9
	2							82,4	7,2	47
	3							11,7	4,6	12
	4	58,7		1	175,8	83,9	3	98,4	12,0	55
<i>Amphinema</i>	1									
	2							26,0	1,7	35
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1									
	2	49,6	12,8	19	14,7	3,5	28	55,1	3,8	73
	3	6,9	2,4	9	3,6	0,9	7	45,1	13,6	21
	4	35,1	10,5	24	2,7	0,7	36	24,5	3,8	127
<i>Cenococcum</i>	1	64,4	12,5	62	20,2	4,4	15	41,2	4,1	84
	2	25,4	3,2	29	53,7	21,7	2	43,6	4,8	66
	3	20,2	3,8	15				6,9	3,5	13
	4	42,7	6,1	17	25,3	4,7	2	38,9	2,9	92
<i>Clavulina</i>	1	27,4	6,5	30	6,4	4,0	13	112,7	11,4	73
	2	4,6	1,3	3						
	3									
	4							40,7	13,4	6
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	101,5	5,7	158	55,9	9,0	81	110,5	7,8	90
	3	20,4	6,8	10						
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2							91,0	18,3	5
	3									
	4							149,6	22,1	12
<i>Hygrophorus</i>	1							179,1	35,4	13
	2	83,6	13,0	16				106,2	26,1	7
	3									
	4							46,7	24,1	5
<i>Inocybe</i>	1	2,3		1						
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-17: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	KF 1			KF 2			OF		
		EA _{Lac}	± SE	n	EA _{Lac}	± SE	n	EA _{Lac}	± SE	n
<i>Lactarius</i>	1	70,7	35,5	6	328,8	240,9	5	176,3	14,5	82
	2				38,1	12,5	14	71,6	9,0	37
	3									
	4	39,8	8,5	44	69,5	44,6	6	97,1	11,0	30
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	42,0	7,8	20	27,6	6,8	33	80,4	58,4	12
	4	27,2	8,2	18	69,6	28,5	18	91,6	19,2	19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	198,5	68,5	7	18,1	3,2	10	47,9	39,3	2
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	48,8	33,1	7	137,2	14,9	2	123,1	43,6	9
	2							28,3	3,3	21
	3									
	4							21,1	1,7	3
<i>Piloderma</i>	1									
	2	79,6	7,6	12						
	3									
	4	66,1	17,7	20	18,2	2,8	9	2,3	1,2	19
<i>Russula</i>	1	71,5	40,7	8	33,8	9,1	52	27,5	6,1	62
	2	103,0	11,4	16	42,8	9,6	30	49,9	6,6	91
	3	3,1	0,6	15	1,6	0,7	7	36,5	12,0	73
	4	96,2	10,7	87	40,8	10,5	66	56,6	5,1	182
<i>Thelephora</i>	1	11,0	7,0	41	77,0	44,2	3	99,2	26,7	30
	2	39,4	7,5	38	102,1	11,1	69	76,7	8,9	56
	3	0,0	0,0	4						
	4							26,2	4,8	31
<i>Tomentella</i>	1							6,9	3,5	74
	2	40,9	11,2	51	31,3	9,3	24	61,8	4,7	190
	3							3,5	2,2	11
	4				0,0	0,0	7	17,6	9,6	24
<i>Tylopilus</i>	1	45,3	10,7	68	19,0	2,7	77	34,5	11,6	27
	2	91,3	14,7	46	11,7	1,0	86	25,2	3,3	32
	3				1,3	0,8	10	10,6		1
	4				5,4	0,9	58	14,8	7,5	6
<i>Tylospora</i>	1	85,1	28,9	74	10,3	4,5	43	153,0	12,7	92
	2	71,1	9,0	70	46,0	8,0	38	85,9	4,8	152
	3							17,0	4,5	20
	4	107,1	9,2	57	125,2	9,2	74	73,5	4,5	175

Tab. 5-18: ANOVA-Tabelle logarithmierter Enzymwerte (Xyl, Glr, Nag, Cel, Glc, Pho, Leu, Lac) von acht Gattungen, die auf allen drei Flächen (1: KF 1, 2: KF 2, 3: OF) im Oktober 2007 vorkamen. Die Versuchsflächen wurden mittels einer *one-way*-ANOVA auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$: **fett** dargestellt) bei jeder Gattung und jedem Enzym untersucht. Ansteigende / abnehmende Enzymaktivitäten als Folge eines Ozon-Effekts (KF 1 x KF 2: $p > 0,05$; KF 1 x OF, KF 2 x OF: $p < 0,05$) sind Gelb / Grün unterlegt.

Gattung	Flächen	Xyl	Glr	Nag	Cel	Glc	Pho	Leu	Lac
<i>Cenococcum</i>	1↔2	0,141	0,001	0,001	0,080	0,000	0,259	0,271	0,001
	1↔3	0,018	0,000	0,352	0,721	0,142	0,005	0,050	0,013
	2↔3	0,931	0,301	0,000	0,114	0,000	0,582	0,022	0,039
<i>Clavulina</i>	1↔2	0,020	0,017	0,060	0,000	0,015	0,001	0,001	0,035
	1↔3	0,966	0,218	0,996	0,000	0,563	0,033	0,069	0,000
	2↔3	0,009	0,084	0,038	0,513	0,023	0,027	0,016	0,000
<i>Lactarius</i>	1↔2	0,085		0,072	0,238	0,002	0,024	0,477	0,852
	1↔3	0,037		0,000	0,901	0,875	0,052	0,498	0,070
	2↔3	0,857	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,021	0,154
<i>Pezoloma</i>	1↔2	0,258	0,113	0,907	0,265	0,070	0,777	0,436	0,149
	1↔3	0,467	0,287	0,700	0,707	0,142	0,123	0,236	0,262
	2↔3	0,499	0,351	0,693	0,368	0,377	0,404	0,948	0,431
<i>Russula</i>	1↔2	0,648	0,763	0,613	0,876	0,277	0,893	0,591	0,329
	1↔3	0,907	0,232	0,907	0,390	0,639	0,849	0,108	0,547
	2↔3	0,249	0,006	0,375	0,186	0,004	0,918	0,000	0,443
<i>Thelephora</i>	1↔2	0,711	0,657	0,732	0,232	0,304	0,058	1,000	0,002
	1↔3	0,014	0,020	0,004	0,022	0,751	0,092	0,131	0,000
	2↔3	0,141	0,157	0,107	0,033	0,252	0,224	0,181	0,350
<i>Tylopilus</i>	1↔2	0,000	0,050	0,006	0,601	0,000	0,000	0,103	0,071
	1↔3	0,002	0,347	0,486	0,001	0,021	0,789	0,012	0,321
	2↔3	0,000	0,497	0,203	0,000	0,000	0,000	0,146	0,735
<i>Tylospora</i>	1↔2	0,028	0,171	0,727	0,656	0,028	0,318	0,045	0,011
	1↔3	0,430	0,003	0,000	0,002	0,004	0,319	0,329	0,000
	2↔3	0,001	0,088	0,000	0,030	0,000	0,843	0,140	0,000

Tab. 5-19: ANOVA-Tabelle logarithmierter Enzymwerte (Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu, Lac) von neun Gattungen, die auf allen drei Flächen (1: KF 1, 2: KF 2, 3: OF) im Mai 2008 vorkamen. Die Versuchsflächen wurden mittels einer *one-way*-ANOVA auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$: **fett** dargestellt) bei jeder Gattung und jedem Enzym untersucht. Ansteigende / abnehmende Enzymaktivitäten als Folge eines Ozon-Effekts (KF 1 x KF 2: $p > 0,05$; KF 1 x OF, KF 2 x OF: $p < 0,05$) sind Gelb / Grün unterlegt.

Gattung	Flächen	Xyl	Glr	Nag	Cel	GlS	Pho	Leu	Lac
<i>Boletus</i>	1↔2	0,467	0,005	0,462	0,057	0,252	0,002	0,003	0,000
	1↔3	0,013	0,058	0,871	0,000	0,274	0,539	0,000	0,166
	2↔3	0,000	0,000	0,243	0,008	0,006	0,000	0,380	0,000
<i>Cortinarius</i>	1↔2	0,004	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1↔3	0,255	0,008	0,021	0,051	0,635	0,354	0,008	0,912
	2↔3	0,115	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Russula</i>	1↔2	0,003	0,046	0,000	0,047	0,213	0,000	0,000	0,003
	1↔3	0,725	0,549	0,000	0,539	0,409	0,000	0,000	0,000
	2↔3	0,000	0,000	0,333	0,000	0,004	0,000	0,474	0,453
<i>Thelephora</i>	1↔2	0,101	0,338	0,979	0,000	0,306	0,043	0,420	0,074
	1↔3	0,012	0,000	0,011	0,000	0,005	0,003	0,091	0,014
	2↔3	0,261	0,000	0,003	0,629	0,034	0,219	0,004	0,379
<i>Tomentella</i>	1↔2	0,280	0,007	0,896	0,000	0,000	0,243	0,004	0,210
	1↔3	0,630	0,635	0,000	0,001	0,038	0,286	0,373	0,001
	2↔3	0,376	0,006	0,006	0,001	0,000	0,576	0,007	0,306
<i>Tylopilus</i>	1↔2	0,000	0,000	0,063	0,007	0,000	0,000	0,015	0,000
	1↔3	0,000	0,000	0,123	0,042	0,002	0,000	0,006	0,000
	2↔3	0,064	0,229	0,001	0,899	0,000	0,774	0,361	0,000
<i>Tylospora</i>	1↔2	0,086	0,001	0,271	0,029	0,072	0,981	0,194	0,762
	1↔3	0,482	0,000	0,000	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000
	2↔3	0,177	0,610	0,060	0,414	0,960	0,000	0,057	0,006

Tab. 5-20: ANOVA-Tabelle logarithmierter Enzymwerte (Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu, Lac) von drei Gattungen, die auf allen drei Flächen (1: KF 1, 2: KF 2, 3: OF) im November 2008 vorkamen. Die Versuchsf lächen wurden mittels einer *one-way*-ANOVA auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$: **fett** dargestellt) bei jeder Gattung und jedem Enzyms untersucht. Ansteigende / abnehmende Enzymaktivitäten als Folge eines Ozon-Effekts (KF 1 x KF 2: $p > 0,05$; KF 1 x OF, KF 2 x OF: $p < 0,05$) traten nicht auf.

Gattung	Flächen	Xyl	Glr	Nag	Cel	GlS	Pho	Leu	Lac
<i>Boletus</i>	1↔2	0,172	0,889	0,682	0,015	0,115	0,013	0,034	0,939
	1↔3	0,051	0,194	0,299	0,003	0,444	0,001	0,010	0,417
	2↔3	0,788	0,142	0,595	0,983	0,230	0,647	0,961	0,365
<i>Meliniomyces</i>	1↔2	0,074	0,593	0,468	0,835	0,887	0,009	0,041	0,489
	1↔3	0,123	0,644	0,679	0,293	0,265	0,946	0,313	0,460
	2↔3	0,000	0,276	0,756	0,336	0,269	0,007	0,281	0,927
<i>Russula</i>	1↔2	0,012	0,003	0,026	0,000	0,003	0,017	0,315	0,502
	1↔3	0,000	0,531	0,060	0,359	0,103	0,000	0,634	0,528
	2↔3	0,876	0,003	0,215	0,000	0,022	0,000	0,411	0,220

Tab. 5-21: ANOVA-Tabelle logarithmierter Enzymwerte (Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu, Lac) von sieben Gattungen, die auf allen drei Flächen (1: KF 1, 2: KF 2, 3: OF) im April 2009 vorkamen. Die Versuchsf lächen wurden mittels einer *one-way*-ANOVA auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$: **fett** dargestellt) bei jeder Gattung und jedem Enzyms untersucht. Ansteigende / abnehmende Enzymaktivitäten als Folge eines Ozon-Effekts (KF 1 x KF 2: $p > 0,05$; KF 1 x OF, KF 2 x OF: $p < 0,05$) sind Gelb / Grün unterlegt.

Gattung	Flächen	Xyl	Glr	Nag	Cel	GlS	Pho	Leu	Lac
<i>Boletus</i>	1↔2	0,340	0,747	0,963	0,021	0,023	0,027	0,349	0,000
	1↔3	0,536	0,003	0,002	0,000	0,000	0,000	0,881	0,235
	2↔3	0,041	0,003	0,000	0,001	0,131	0,000	0,141	0,000
<i>Lactarius</i>	1↔2	0,003	0,005	0,612	0,392	0,686	0,388	0,680	0,458
	1↔3	0,001	0,003	0,007	0,000	0,000	0,101	0,773	0,000
	2↔3	0,000	0,000	0,331	0,003	0,003	0,089	0,804	0,143
<i>Meliniomyces</i>	1↔2	0,000	0,000	0,013	0,595	0,110	0,120	0,839	0,339
	1↔3	0,000	0,000	0,822	0,000	0,020	0,427	0,001	0,007
	2↔3	0,000	0,562	0,021	0,000	0,000	0,020	0,001	0,074
<i>Piloderma</i>	1↔2	0,066	0,913	0,030	0,002	0,257	0,000	0,012	0,173
	1↔3	0,000	0,000	0,042	0,537	0,001	0,048	0,264	0,000
	2↔3	0,000	0,000	0,578	0,009	0,094	0,000	0,001	0,000
<i>Russula</i>	1↔2	0,000	0,000	0,427	0,057	0,516	0,875	0,743	0,000
	1↔3	0,038	0,000	0,271	0,720	0,062	0,038	0,002	0,506
	2↔3	0,000	0,140	0,924	0,066	0,015	0,088	0,014	0,000
<i>Tylospora</i>	1↔2	0,013	0,453	0,093	0,113	0,393	0,692	0,000	0,388
	1↔3	0,049	0,001	0,110	0,829	0,159	0,283	0,517	0,039
	2↔3	0,000	0,009	0,758	0,089	0,621	0,098	0,000	0,001

Tab. 5-22: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten [%] von Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu und Lac der verschiedenen Gattungen auf der ersten Kontrollfläche zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009). Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus: $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

Gattung	PN-Zeitpunkt	Ab	Xyl	Glr	Nag	Cel	GlS	Pho	Leu	Lac
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3									
	4	0,06	0,02		0,11	0,02	0,07	0,04		0,00
<i>Amanita</i>	1	0,19	0,25		0,55	0,38	0,75	0,21		0,35
	2									
	3									
	4	0,06	0,07	0,07	0,08	0,16	0,07	0,05	0,02	0,05
<i>Boletus</i>	1									
	2	1,74	3,69	3,30	2,54	2,55	2,53	1,74	5,44	1,10
	3	12,94	49,62	28,99	26,44	26,93	24,71	17,86	93,01	4,67
	4	8,22	19,25	12,77	14,56	12,05	12,60	8,74	52,75	3,81
<i>Cenococcum</i>	1	27,07	17,46	9,18	9,35	9,11	11,15	8,73	1,76	31,07
	2	9,18	3,73	5,62	4,54	3,30	4,58	2,27	1,12	2,97
	3	19,22	9,59	12,95	7,75	10,03	10,21	7,90	1,12	21,18
	4	4,82	3,23	6,47	2,11	2,36	2,84	1,61	0,71	2,72
<i>Clavulina</i>	1	6,20	5,99	7,19	6,03	4,17	5,57	5,70	2,55	3,03
	2									
	3	3,33	0,97	2,81	0,79	1,44	0,84	1,91		0,93
	4									
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	43,44	42,79	40,14	37,58	42,34	40,45	57,88	50,19	56,22
	3	12,37	4,67	3,65	8,22	3,17	7,44	19,14	0,51	10,43
	4									
<i>Hygrophorus</i>	1									
	2	2,10	1,83	3,88	1,30	2,98	2,35	0,65	0,21	2,24
	3									
	4									
<i>Inocybe</i>	1	0,26	0,45	0,51	0,78	0,33	0,60	0,23	0,05	0,01
	2									
	3									
	4									

Tab. 5-22: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	Ab	Xyl	Glr	Nag	Cel	Gls	Pho	Leu	Lac
<i>Lactarius</i>	1	1,45	0,42	0,07	2,29	0,66	0,51	1,96	0,50	1,83
	2									
	3									
	4	15,95	19,52	24,37	25,55	22,23	16,74	20,41	27,98	8,39
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	22,93	16,52	20,68	18,26	22,76	21,07	22,02	3,57	57,82
	4	6,06	3,09	2,26	5,79	3,51	5,30	5,38	0,44	2,18
<i>Paxillus</i>	1									
	2	0,62	0,95	0,80	2,38	2,94	2,25	1,05	0,49	1,57
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	2,16	2,98	4,28	1,87	2,84	3,79	1,99		1,88
	2									
	3									
	4									
<i>Piloderma</i>	1									
	2	2,43	1,82	2,66	1,41	2,35	2,29	2,52	1,26	2,47
	3									
	4	6,55	3,60	4,41	3,19	4,21	4,97	7,29	1,13	5,73
<i>Russula</i>	1	1,20	0,72	0,94	1,86	0,56	1,15	1,70		1,52
	2	2,12	3,02	3,01	2,06	2,89	2,73	1,33	3,37	2,79
	3	26,74	17,40	29,89	34,47	34,54	33,17	28,63	0,96	4,98
	4	38,13	34,40	29,25	40,55	41,34	40,44	42,02	8,47	48,55
<i>Thelephora</i>	1	13,08	17,72	20,01	17,53	12,05	14,19	13,98		2,57
	2	7,44	5,55	6,55	5,41	4,78	6,48	4,42	2,01	3,74
	3	2,47	1,24	1,04	4,06	1,11	2,57	2,55	0,83	
	4									
<i>Tomentella</i>	1									
	2	9,18	9,36	11,43	9,53	7,84	8,41	8,14	9,73	4,79
	3									
	4									
<i>Tylopilus</i>	1	22,16	21,82	34,30	30,15	35,37	23,66	43,68	82,79	17,92
	2	9,33	16,31	11,72	18,90	19,93	17,45	8,80	17,16	10,86
	3									
	4									
<i>Tylospora</i>	1	26,23	32,20	23,52	29,59	34,53	38,63	21,83	12,36	39,80
	2	12,40	10,95	10,88	14,36	8,11	10,48	11,20	9,02	11,25
	3									
	4	20,15	16,80	20,40	8,05	14,12	16,96	14,47	8,51	28,56

Tab. 5-23: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten [%] von Xyl, Glr, Nag, Cel, Glc, Pho, Leu und Lac der verschiedenen Gattungen auf der zweiten Kontrollfläche zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009). Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus: $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

Gattung	PN-Zeitpunkt	Ab	Xyl	Glr	Nag	Cel	Glc	Pho	Leu	Lac
<i>Amanita</i>	1									
	2									
	3									
	4	0,46	0,47	0,45	0,25	0,66	0,49	0,29	0,00	1,55
<i>Boletus</i>	1									
	2	2,69	4,67	4,28	2,90	3,31	2,80	3,09	6,72	0,75
	3	23,74	55,94	42,42	38,16	40,21	39,33	42,08	93,25	5,85
	4	13,76	21,15	13,15	19,27	20,47	19,45	16,38	31,66	0,70
<i>Cenococcum</i>	1	3,63	1,97	2,03	1,45	1,19	1,56	0,70	0,01	3,21
	2	0,35	0,09	0,22	0,06	0,09	0,11	0,11	0,01	0,35
	3	2,97	0,65	0,51	0,33	0,25	0,37	0,93		6,82
	4	0,35	0,26	0,37	0,07	0,13	0,15	0,06		0,17
<i>Clavulina</i>	1	5,52	6,28	10,57	3,93	7,55	6,29	4,52	4,52	1,55
	2									
	3									
	4									
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	28,72	24,67	31,55	27,25	35,02	32,15	20,93	11,64	30,40
	3									
	4									

Tab. 5-23: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	Ab	Xyl	Glr	Nag	Cel	Gls	Pho	Leu	Lac
<i>Lactarius</i>	1	0,87	0,42	0,01	2,24	0,55	0,59	1,80	0,13	12,45
	2	2,73	1,70	1,90	3,82	2,41	2,50	2,97	0,89	1,97
	3									
	4	1,16	0,59	0,62	1,54	0,99	0,92	0,87	0,57	1,53
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	62,44	29,82	42,63	45,15	36,52	43,25	38,69	0,08	86,63
	4	5,46	0,88	5,18	2,91	2,49	2,74	3,16	0,11	7,19
<i>Paxillus</i>	1									
	2	0,91	1,57	1,42	1,49	1,94	1,65	1,57	0,78	0,31
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	1,08	1,52	2,89	0,47	1,94	1,52	0,34	0,03	6,49
	2									
	3									
	4									
<i>Piloderma</i>	1									
	2									
	3									
	4	3,19	1,05	1,49	1,90	0,88	2,26	5,39	0,54	1,10
<i>Russula</i>	1	18,03	8,65	8,56	22,70	8,01	7,82	10,84	0,30	26,61
	2	5,21	2,21	2,91	7,10	2,16	2,96	4,61	0,87	4,23
	3	3,54	3,19	5,34	5,52	13,68	5,34	2,07		0,25
	4	22,88	12,10	22,02	22,11	16,98	19,02	20,00	1,95	17,68
<i>Thelephora</i>	1	0,76	0,63	0,74	0,78	0,88	0,84	0,35		2,55
	2	24,69	15,32	15,84	17,48	17,63	16,77	21,24	9,79	47,74
	3									
	4									
<i>Tomentella</i>	1									
	2	6,03	4,42	6,17	4,18	5,52	5,84	4,55	2,08	3,57
	3									
	4	0,81	1,18	2,00	0,88	1,64	1,07	0,64	0,36	
<i>Tylopilus</i>	1	40,77	47,24	44,64	48,83	52,98	57,34	72,65	83,44	33,93
	2	22,04	37,96	29,35	30,01	26,70	29,64	33,03	54,18	4,88
	3	7,31	10,40	9,10	10,84	9,34	11,71	16,22	6,67	0,45
	4	23,34	45,18	32,34	30,11	31,90	32,35	32,11	63,14	2,39
<i>Tylospora</i>	1	29,34	33,28	30,56	19,58	26,90	24,04	8,80	11,57	13,21
	2	6,64	7,39	6,37	5,69	5,21	5,58	7,89	13,03	5,79
	3									
	4	28,57	17,15	22,37	20,97	23,87	21,56	21,10	1,65	67,69

Tab. 5-24: Relative Abundanz (Ab) und relative Enzymaktivitäten [%] von Xyl, Glr, Nag, Cel, GlS, Pho, Leu und Lac der verschiedenen Gattungen auf der Ozonfläche zu den jeweiligen Probenahmezeitpunkten (1: Oktober 2007, 2: Mai 2008, 3: November 2008, 4: April 2009). Die totale Enzymaktivität der jeweiligen Ektomykorrhiza-Gemeinschaft wurde wie folgt berechnet: $\sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$. Die EA_{rel} wurde berechnet aus: $(\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}} / \sum (\text{Abundanz} \times \text{Enzymaktivität})_{\text{Gattung}}$.

Gattung	PN-Zeitpunkt	Ab	Xyl	Glr	Nag	Cel	GlS	Pho	Leu	Lac
<i>Acephala</i>	1									
	2									
	3	2,69	2,02	2,36	2,61	3,00	2,79	1,98	0,03	0,15
	4	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02	0,02	0,00	0,01
<i>Amanita</i>	1	1,11	1,23	1,42	2,38	3,03	3,79	3,62	2,43	0,36
	2	7,31	8,82	7,20	7,67	14,33	10,58	7,71	8,51	9,42
	3	7,21	5,27	5,33	6,05	13,78	8,17	8,05	1,25	3,12
	4	5,90	5,49	5,53	4,20	6,40	5,91	5,52	1,82	10,65
<i>Amphinema</i>	1									
	2	8,35	6,29	8,11	2,54	2,68	3,43	4,68	2,29	3,39
	3									
	4									
<i>Boletus</i>	1	0,04	0,07	0,14	0,32	0,17	0,02	0,17		
	2	8,19	10,58	8,80	15,51	16,34	12,79	14,07	17,88	7,05
	3	10,65	23,74	16,58	22,02	22,57	18,52	17,28	84,63	11,43
	4	15,81	28,91	18,39	36,75	33,20	27,48	33,17	78,04	7,11
<i>Cenococcum</i>	1	15,24	15,88	10,15	6,12	7,22	7,51	8,14	5,65	8,13
	2	4,21	1,86	2,34	2,05	1,52	1,93	1,37	0,59	2,86
	3	19,69	12,36	13,92	9,88	12,33	11,34	12,13	1,65	10,09
	4	10,86	7,32	13,13	5,65	6,42	8,02	4,54	1,85	7,75
<i>Clavulina</i>	1	8,12	10,56	14,92	9,78	15,71	14,53	13,77	14,63	11,86
	2									
	3									
	4	0,56	0,28	0,35	0,35	0,19	0,47	0,87	0,08	0,42
<i>Cortinarius</i>	1									
	2	5,99	6,02	5,22	4,70	4,78	4,96	8,93	10,67	10,35
	3									
	4									
<i>Elaphomyces</i>	1									
	2	0,34	0,23	0,17	0,12	0,41	0,27	0,19	0,06	0,48
	3									
	4	1,61	0,90	0,82	0,48	1,59	1,16	0,43	0,03	4,43
<i>Hygrophorus</i>	1	1,89	1,86	0,14	1,87	1,86	2,58	1,57	1,07	4,38
	2	0,41	0,54	0,24	0,27	0,40	0,36	0,25	0,14	0,68
	3									
	4	0,20	0,14	0,10	0,06	0,13	0,11	0,04	0,03	0,17

Tab. 5-24: Fortsetzung.

Gattung	PN-Zeitpunkt	Ab	Xyl	Glr	Nag	Cel	Gls	Pho	Leu	Lac
<i>Lactarius</i>	1	12,53	10,96	12,86	6,38	10,16	8,08	9,80	5,11	28,61
	2	3,19	5,32	3,84	1,88	5,99	4,45	1,66	1,23	3,57
	3									
	4	3,67	5,15	4,74	7,58	7,46	5,88	5,10	1,50	6,54
<i>Meliniomyces</i>	1									
	2									
	3	11,85	7,92	9,14	6,80	6,17	7,25	8,21	0,91	18,84
	4	2,72	2,01	2,29	2,16	2,56	2,59	2,37	0,38	4,58
<i>Paxillus</i>	1									
	2	0,02	0,05	0,03	0,02	0,02	0,03	0,03	0,08	0,02
	3									
	4									
<i>Pezoloma</i>	1	1,27	2,44	3,06	1,15	2,53	3,45	0,84	0,22	2,03
	2	1,36	0,92	1,43	0,49	0,68	0,77	0,66	0,31	0,60
	3									
	4	0,22	0,23	0,43	0,09	0,30	0,19	0,06	0,04	0,08
<i>Piloderma</i>	1									
	2									
	3									
	4	2,29	1,76	2,42	1,36	1,07	1,97	2,49	0,13	0,10
<i>Russula</i>	1	14,58	11,44	6,41	34,46	8,56	10,85	21,00	4,65	5,20
	2	12,96	12,81	13,18	22,78	10,95	14,17	19,44	4,72	10,10
	3	32,00	34,29	36,70	42,98	29,82	39,92	41,40	2,31	49,03
	4	20,51	16,96	19,31	20,67	16,20	19,02	21,89	6,48	21,28
<i>Thelephora</i>	1	6,21	6,90	3,28	6,52	6,95	9,54	5,45	3,19	7,98
	2	4,57	4,16	4,79	7,05	4,13	5,25	5,52	1,73	5,48
	3									
	4	4,97	2,46	3,29	3,77	2,29	2,33	3,26	0,24	2,39
<i>Tomentella</i>	1	20,12	17,08	15,22	10,88	21,80	19,66	13,06	12,69	1,81
	2	22,80	20,02	22,13	14,53	18,16	20,46	16,63	19,04	22,00
	3	5,09	3,00	3,18	3,32	4,01	3,84	2,51		0,66
	4	6,58	8,09	8,88	5,00	8,22	8,08	4,98	3,84	2,13
<i>Tylopilus</i>	1	5,07	3,27	4,70	10,68	5,75	4,25	10,17	40,68	2,26
	2	3,42	7,32	5,27	8,71	5,62	4,83	6,08	19,37	1,35
	3	0,34	2,46	1,58	1,06	0,95	0,89	0,58	8,85	0,13
	4	0,11	0,29	0,25	0,45	0,42	0,34	0,42	0,49	0,03
<i>Tylospora</i>	1	13,82	18,32	27,70	9,45	16,25	15,74	12,40	9,69	27,39
	2	16,87	15,06	17,23	11,69	13,99	15,71	12,79	13,39	22,66
	3	10,48	8,93	11,20	5,29	7,38	7,28	7,86	0,37	6,55
	4	23,98	19,98	20,05	11,42	13,54	16,43	14,83	5,05	32,33

Tab. 5-25: *F*- und *p*-Werte nach einer *two-way*-ANOVA für die Werte der funktionellen Diversität unter Berücksichtigung der Faktoren der Ozonbehandlung und des Probenahmezeitpunktes (Oktober 2007, Mai 2008, November 2008, April 2009).

Enzym	Ozon		PN-Zeitpunkt	
	<i>F</i> -Wert	<i>p</i> -Wert	<i>F</i> -Wert	<i>p</i> -Wert
Xyl	35,5	0,0006	5,2	0,0337
Glr	31,6	0,0008	5,8	0,0257
Nag	21,2	0,0025	2,5	0,1455
Cel	62,8	< 0,0001	5,2	0,0324
Gls	26,0	0,0014	2,1	0,1831
Pho	21,1	0,0025	1,4	0,3196
Leu	5,2	0,0564	5,9	0,0254
Lac	23,9	0,0018	2,9	0,1115

Tab. 5-26: *F*- und *p*-Werte nach einer *two-way*-ANOVA der transformierten Enzymwerte [$\ln(1 + p)$] für die Faktoren der Flächen (KF 1, KF 2, OF), der Explorationstypen (*Short-Distance*, *Medium-Distance smooth*, *Medium-Distance fringe*, *Long-Distance* Explorationstyp) sowie der Flächen x Explorationstypen-Interaktion.

PN-Zeitpunkt	Explorationstypen		Flächen		Explorationstypen x Flächen	
	<i>F</i> -Wert	<i>p</i> -Wert	<i>F</i> -Wert	<i>p</i> -Wert	<i>F</i> -Wert	<i>p</i> -Wert
Oktober 2007	149,5	< 0,0001	22,7	< 0,0001	0,2	0,8366
Mai 2008	392,1	< 0,0001	17,3	< 0,0001	1,8	0,1661
November 2008	153,0	< 0,0001	9,4	0,0001	1,3	0,2679
April 2009	661,7	< 0,0001	11,1	< 0,0001	9,6	< 0,0001

Literaturverzeichnis

Agerer R (1987-1998) *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Eichhorn-Verlag Eduard Dietenberger GmbH, Schwäbisch Gmünd.

Agerer R (1991) Characterization of ectomycorrhizae. In: *Methods in microbiology. Techniques for the study of mycorrhiza*. Norris JR, Read DJ & Varma AK (Hrsg.). Academic Press Limited, London, S. 25-73.

Agerer R (2001) Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* **11**: 107-114.

Agerer R (2006) Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress* **5**: 67-107.

Agerer R (2007) *Diversität der Ektomykorrhizen im unter- und oberirdischen Vergleich: die Explorationstypen*. Zeitschrift für Mykologie.

Agerer R (2010) Veränderung von Raumbesetzung und Raumausbeutung durch Mykorrhizen und deren Mycelien unter Stress und die Folgen für die Nährstoffversorgung der Pflanzen. In: *Wachstum und Parasitenabwehr - Wettbewerb um Ressourcen in Nutzpflanzen aus Land- und Forstwirtschaft. Abschlussbericht (1998-2010) des Sonderforschungsbereich 607*. Technische Universität München, Ludwig-Maximilians-Universität München, Helmholtz-Zentrum München (Hrsg.).

Agerer R & Raidl S (2004) Distance-related semi-quantitative estimation of the extramatrical ectomycorrhizal mycelia of *Cortinarius obtusus* and *Tylospora asterophora*. *Mycological Progress* **3**: 57-64.

Agerer R & Rambold G (2004-2007 [first posted on 2004-06-01; most recent update: 2007-02-15]) *DEEMY - an information system for characterization and determination of ectomycorrhizae*. www.deemy.de.

Allen EB, Allen MF, Helm DJ, Trappe JM, Molina R & Rincon E (1995) Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* **170**: 47-62.

Altschul SF, Gish W, Miller W, Meyers EW & Lipman DJ (1990) Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* **215**: 403-410.

Amtsblatt der Europäischen Union (2008) *Richtlinie 2008/50/EG des Europäischen Parlaments und des Rates über Luftqualität und saubere Luft für Europa*. Das Europäische Parlament und der Rat der Europäischen Union (Hrsg.).

Andersen CP (2003) Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytologist* **157**: 213-228.

Andersen CP & Rygielwicz PT (1995) Allocation of carbon in mycorrhizal *Pinus ponderosa* seedlings exposed to ozone. *New Phytologist* **131**: 471-480.

Artz RRE, Reid E, Anderson IC, Campbell CD & Cairney JWG (2009) Long term repeated prescribed burning increases evenness in the basidiomycete laccase gene pool in forest soils. *FEMS Microbiology Ecology* **67**: 397-410.

Attiwill PM & Leeper GW (1987) *Forest soils and nutrient cycles*. Melbourne University Press, Victoria.

- Baldrian P (2006) Fungal laccases - occurrence and properties. *FEMS Microbiology Reviews* **30**: 215-242.
- Baldrian P (2009) Ectomycorrhizal fungi and their enzymes in soils: is there enough evidence for their role as facultative soil saprotrophs? *Oecologia* **161**: 657-660.
- Barker SJ, Tagu D & Delp G (1998) Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology* **116**: 1201-1207.
- Baumgarten M, Huber C, Dietrich HP & Matyssek R (2010) Beurteilung des Ozonrisikos für die Waldregionen Bayerns am Beispiel des Jahres 2002 und des Extremtrockenjahres 2003 auf der Basis der externen Ozonexposition und der internen Ozonaufnahme. *Umweltwissenschaften und Schadstoff-Forschung* **22**: 579-595.
- Bayerisches Landesamt für Umweltschutz (1995) *Ozon - Wirkung auf Mensch und Umwelt*. Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen (Hrsg.).
- Bihn JH, Gebauer G. & Brandl R (2010) Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* **91**: 782-792.
- Briefert C (1994) *Umweltchemie*. VCH Verlagsgesellschaft mbH, Weinheim.
- Bruelheide H & Luginbühl U (2009) Peeking at ecosystem stability: making use of a natural disturbance experiment to analyze resistance and resilience. *Ecology* **90**: 1314-1325.
- Brundrett MC (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* **320**: 37-77.
- Bruns TD (1995) Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **170**: 63-73.
- Buée M, Courty P-E, Mignot D & Garbaye J (2007) Soil niche effect on species diversity and catabolic activities in an ectomycorrhizal fungal community. *Soil Biology and Biochemistry* **39**: 1947-1955.
- Buée M, Vairelles D & Garbaye J (2005) Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community in a beech (*Fagus sylvatica*) forest subjected to two thinning regimes. *Mycorrhiza* **15**: 235-245.
- Bundesgesetzblatt (2010) Neununddreißigste Verordnung zur Durchführung des Bundes-Immissionsschutzgesetzes (Verordnung über Luftqualitätsstandards und Emissionshöchstmengen - 39. BImSchV) *Bundesanzeiger Verlag* **40**: 1065-1104.
- Burke RM & Cairney JWG (2002) Laccases and other polyphenol oxidases in ecto- and ericoid mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **12**: 105-116.
- Buscot F, Munch JC, Charcosset JY, Gardes M, Nehls U & Hampp R (2000) Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews* **24**: 601-614.
- Cairney JWG (2011) Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil* **344**: 51-71.

Cairney JWG & Burke RM (1994) Fungal enzymes degrading plant cell walls: their possible significance in the ectomycorrhizal symbiosis. *Mycological Research* **98**: 1345-1356.

Cairney JWG & Meharg AA (2002) Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: implications for decomposition of organic matter in soils and degrading of organic pollutants in the rhizosphere. *Canadian Journal of Botany* **80**: 803-809.

Cañizares R, Benitez E & Ogunseitan OA (2011) Molecular analyses of β -glucosidase diversity and function in soil. *European Journal of Soil Biology* **47**: 1-8.

Carlile MJ & Watkinson SC (1994) *The fungi*. Academic Press Limited, London.

Carpenter S, Walker B, Anderies JM & Abel N (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* **4**: 765-781.

Chen DM, Taylor AFS, Burke RM & Cairney JWG (2001) Identification of genes for lignin peroxidases and manganese peroxidases in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* **152**: 151-158.

Chung H, Zak DR & Lilleskov EA (2006) Fungal community composition and metabolism under elevated CO₂ and O₃. *Oecologia* **147**: 143-154.

Coleman MD, Dickson RE, Isebrands JG & Karnosky DF (1995) Carbon allocation and partitioning in aspen clones varying in sensitivity to tropospheric ozone. *Tree Physiology* **15**: 593-604.

Connell JH & Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**: 1119-1144.

Coulston JW, Smith GC & Smith WD (2003) Regional assessment of ozone sensitive tree species using bioindicator plants. *Environmental Monitoring and Assessment* **83**: 113-127.

Courty P-E, Bréda N & Garbaye J (2007) Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break. *Soil Biology & Biochemistry* **39**: 1655-1663.

Courty P-E, Buée M, Diedhiou AG, Frey-Klett P, Le Tacon F, Rineau F, Turpault M-P, Uroz S & Garbaye J (2010a) The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry* **42**: 679-698.

Courty P-E, Franc A & Garbaye J (2010b) Temporal and functional pattern of secreted enzyme activities in an ectomycorrhizal community. *Soil Biology and Biochemistry* **42**: 2022-2025.

Courty P-E, Pritsch K, Schlöter M, Hartmann A & Garbaye J (2005) Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. *New Phytologist* **167**: 309-319.

Criquet S, Tagger S, Vogt G, Iacazio G & Le Petit J (1999) Laccase activity of forest litter. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1239-1244.

Cudlin P, Kieliszewska-Rokicka B, Rudawska M, Grebenc T, Alberton O, Lehto T, Bakker MR, Børja I, Konôpka B, Leski T, et al. (2007) Fine roots and ectomycorrhizas as

- indicators of environmental change. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **141**: 406-425.
- Cullings K & Courty P-E (2009) Saprotrophic capabilities as functional traits to study functional diversity and resilience of ectomycorrhizal community. *Oecologia* **161**: 661-664.
- Cullings K, Ishkhanova G & Henson J (2008) Defoliation effects on enzyme activities of the ectomycorrhizal fungus *Suillus granulatus* in a *Pinus contorta* (lodgepole pine) stand in Yellowstone National Park. *Oecologia* **158**: 77-83.
- de Bary A (1879) Die Erscheinung Symbiose. In: *Vortrag auf der Versammlung der Naturforscher und Artze zu Cassel*. Trubner KJ (Hrsg.). Strassburg, S. 1-30.
- Dickie IA, Xu B & Koide RT (2002) Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist* **156**: 527-535.
- Diedhiou AG, Dupouey JL, Buée M, Dambrine E, Laüt L & Garbaye J (2010) The functional structure of ectomycorrhizal communities in an oak forest in central France witness ancient Gallo-Roman farming practices. *Soil Biology and Biochemistry* **42**: 860-862.
- Dix NJ & Webster J (1994) *Fungal ecology*. Chapman & Hall, London.
- Dray S, Dufour AB & Chessel D (2007) The ade4 package - II: two-table and K-table methods. *R News* **7**: 47-52.
- Duo-Chuan L (2006) Review of fungal chitinases. *Mycopathologia* **161**: 345-360.
- Edwards GS & Kelly JM (1992) Ectomycorrhizal colonization of loblolly pine seedlings during three growing seasons in response to ozone, acidic precipitation, and soil Mg status. *Environmental Pollution* **76**: 71-77.
- Ellenberg H (1996) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: In ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B & Norberg J (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 488-494.
- Erland S & Taylor AFS (2002) Diversity of ecto-mycorrhizal fungal communities in relation to the abiotic environment. In: *Mycorrhizal ecology (Ecological studies 157)*. van der Heijden MGA & Sanders IR (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 163-200.
- Farage PK, Long SP, Lechner EG & Baker NR (1991) The sequence of change within the photosynthetic apparatus of wheat following short-term exposure to ozone. *Plant Physiology* **95**: 529-535.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L & Holling CS (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 557-581.
- Folke C, Carpenter SR, Walker B, Scheffer M, Chapin T & Rockström J (2010) Resilience thinking: integrating resilience, adaptability and transformability. *Ecology and Society* **15**: 20.

Fowler D, Amann M, Anderson R, Ashmore M, Cox P, Depledge M, Derwent D, Grennfelt P, Hewitt N, Hov O *et al.* (2008) *Ground-level ozone in the 21st century: future trends, impacts and policy implications*. The Royal Society (Hrsg.).

Frank AB (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **3**: 128-145.

Gardes M & Bruns TD (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* **2**: 113-118.

Gianinazzi-Pearson V (1984) Host-fungus specificity, recognition and compatibility in mycorrhizae. In: *Genes involved in microbe-plant interactions*. Verma DPS & Hohn T (Hrsg.). Springer-Verlag, Wien, S. 225-254.

Giardina CP, Coleman MD, Hancock JE, King JS, Lilleskov EA, Loya WM, Pregitzer KS, Ryan MG & Trettin CC (2005) The response of belowground carbon allocation in forests to global change. In: *Tree species effects on soils: implications for global change*. Binkley D & Menyailo O (Hrsg.). NATO Science Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, S. 119-154.

Gigon A, Marti R & Scheiwiller T (2004) *Kurzpraktikum terrestrische Ökologie*. vdf Hochschulverlag AG, Zürich.

Gisi U, Schenker R, Schulin R, Stadelmann FX & Sticher H (1997) *Bodenökologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Gower ST, Krankina O, Olson RJ, Apps M, Linder S & Wang C (2001) Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications* **11**: 1395-1411.

Gower ST, Vogel JG, Norman JM, Kucharik CJ, Steele SJ & Stow TK (1997) Carbon distribution and aboveground net primary production in aspen, jack pine, and black spruce stands in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Journal of Geophysical Research* **102**: 29029-29041.

Grant S, Grant WD, Cowan DA, Jones BE, Ma Y, Ventosa A & Heaphy S (2006) Identification of eukaryotic open reading frames in metagenomic cDNA libraries made from environmental samples. *Applied and Environmental Microbiology* **72**: 135-143.

Grebenc T & Kraigher H (2007a) Changes in the community of ectomycorrhizal fungi and increased fine root number under adult beech trees chronically fumigated with double ambient ozone concentration. *Plant Biology* **9**: 279-287.

Grebenc T & Kraigher H (2007b) Types of ectomycorrhiza of mature beech and spruce at ozone-fumigated and control forest plots. *Environmental Monitoring and Assessment* **128**: 47-59.

Grünhage L, Bender J, Jäger H-J, Matyssek R & Weigel H-J (2011) Beurteilungswerte für Ozon zum Schutz der Vegetation. *Gefahrstoffe - Reinhaltung der Luft* **71**: 79-89.

Gunderson LH (2000) Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 425-439.

Haeussler S (2005) Disturbance, diversity, and resilience of forest communities and ecosystems. Popular summary. Forest and natural resources in the 22nd century: science forum proceedings, August 31-September 1, 2005, Journal of Ecosystems and Management.

Handelsman J, Rondon MR, Brady SF, Clardy J & Goodman RM (1998) Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products. *Chemistry & Biology* **5**: 245-249.

Harley JL & Smith SE (1983) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press Inc. (London) Ltd, London.

Hatakka A (2001) Biodegradation of lignin. In: *Lignin, humic substances and coal*. Hofrichter M & Steinbüchel A (Hrsg.). Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim, S. 130-167.

Heggestad HE & Middleton JT (1959) Ozone in high concentrations as cause of tobacco leaf injury. *Science* **129**: 208-210.

Hertig M, Taliaferro W & Schwartz B (1937) The terms symbiosis, symbiont and symbiote. *Journal of Parasitology* **23**: 326-329.

Herzog C, Peter M, Pritsch K, Günthardt-Goerg MS & Egli S (2012) Drought and air warming affects abundance and exoenzyme profiles of *Cenococcum geophilum* associated with *Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*. *Plant Biology*, DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00614.x.

Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Kirk PM, Lücking R, et al. (2007) A higher-level phylogenetic classification of the fungi. *Mycological Research* **111**: 509-547.

Hibbett DS, Gilbert LB & Donoghue MJ (2000) Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbiosis in basidiomycetes. *Nature* **407**: 506-508.

Hobbie EA (2006) Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology* **87**: 563-569.

Högberg MN & Högberg P (2002) Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist* **154**: 791-795.

Högberg P, Plamboeck AH, Taylor AFS & Fransson PMA (1999) Natural ¹³C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **96**: 8534-8539.

Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* **6**: 65-70.

Hoppe H-G (1983) Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. *Marine Ecology Progress Series* **11**: 299-308.

Horton TR & Bruns TD (2001) The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology* **10**: 1855-1871.

Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* **113**: 81-101.

Ishida TA, Nara K & Hogetsu T (2007) Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist* **174**: 430-440.

James TY, Kauff F, Schoch CL, Matheny PB, Hofstetter V, Cox CJ, Celio G, Gueidan C, Fraker E, Miadlikowska J, et al. (2006) Reconstructing the early evolution of fungi using a six-gene phylogeny. *Nature* **443**: 818-822.

Javelle A, Morel M, Rodríguez-Pastrana B-R, Botton B, André B, Marini A-M, Brun A & Chalot M (2003) Molecular characterization, function and regulation of ammonium transporters (Amt) and ammonium-metabolizing enzymes (GS, NADP-GDH) in the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Molecular Microbiology* **47**: 411-430.

Jentschke G, Brandes B, Kuhn AJ, Schröder WH & Godbold DL (2001) Interdependence of phosphorus, nitrogen, potassium and magnesium translocation by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *New Phytologist* **149**: 327-337.

Johnson D, Ijdo M, Genney DR, Anderson IC & Alexander IJ (2005) How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany* **56**: 1751-1760.

Jones MD, Brooks DD, Courty P-E, Garbaye J, Grierson PF & Pritsch K (2011) Enzyme activities of root tips and in situ profiles of soils and rhizospheres. In: *Methods of soil enzymology*. Dick RP (Hrsg.). Soil Science Society of America, Madison, WI, S. 275-310.

Jones MD, Twieg BD, Ward V, Barker J, Durall DM & Simard SW (2010) Functional complementarity of Douglas-fir ectomycorrhizas for extracellular enzyme activity after wildfire or clearcut logging. *Functional Ecology* **24**: 1139-1151.

Kahmen A, Renker C, Unsicker SB & Buchmann N (2006) Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology* **87**: 1244-1255.

Kaiser C, Koranda M, Kitzler B, Fuchslueger L, Schnecker J, Schweiger PF, Rasche F, Zechmeister-Boltenstern S, Sessitsch A & Richter A (2010) Belowground carbon allocation by trees drives seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community composition in a beech forest soil. *New Phytologist* **187**: 843-858.

Karnosky DF, Pregitzer KS, Zak DR, Kubiske ME, Hendrey GR, Weinstein D, Nosal M & Percy KE (2005) Scaling ozone responses of forest trees to the ecosystem level in a changing climate. *Plant, Cell & Environment* **28**: 965-981.

Karnosky DF, Skelly JM, Percy KE & Chappelka AH (2007) Perspectives regarding 50 years of research on effects of tropospheric ozone air pollution on US forests. *Environmental Pollution* **147**: 489-506.

Karnosky DF, Zak DR, Pregitzer KS, Awmack CS, Bockheim JG, Dickson RE, Hendrey GR, Host GE, King JS, Kopper BJ, et al. (2003) Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology* **17**: 289-304.

Kasprzewka A (2003) Plant chitinases – regulation and function. *Cellular & Molecular Biology Letters* **8**: 809-824.

King JS, Pregitzer KS, Zak DR, Sober J, Isebrands JG, Dickson RE, Hendrey GR & Karnosky DF (2001) Fine-root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃. *Oecologia* **128**: 237-250.

Kipfer T, Moser B, Egli S, Wohlgemuth T & Ghazoul J (2011) Ectomycorrhiza succession patterns in *Pinus sylvestris* forests after stand-replacing fire in Central Alps. *Oecologia* **167**: 219-228.

Köljalg U, Larsson K-H, Abarenkov K, Nilsson RH, Alexander IJ, Eberhardt U, Erland S, Høiland K, Kjøller R, Larsson E, et al. (2005) UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* **166**: 1063-1068.

Kommission Reinhaltung der Luft im VDI und DIN - Normenausschluss KRdL (2008) VDI 2310 Blatt 6 (Entwurf): Maximale Immissions-Werte zum Schutz der Vegetation. Maximal zulässige Immissions-Konzentrationsbereiche für Ozon. *Beuth Verlag GmbH*, Berlin.

Kosola KR, Durall DM, Robertson GP, Dickmann DI, Parry D, Russell CA & Paul EA (2004) Resilience of mycorrhizal fungi on defoliated and fertilized hybrid poplars. *Canadian Journal of Botany* **82**: 671-680.

Kraigher H (1999) Diversity of types of ectomycorrhizae on Norway spruce in Slovenia. *Phyton (Austria). Special issue: "Plant physiology"* **39**: 199-202.

Kraigher H, Al Sayegh-Petkovšek S, Grebenc T & Simončič P (2007) Types of ectomycorrhiza as pollution stress indicators: case studies in Slovenia. *Environmental Monitoring and Assessment* **128**: 31-45.

Kraigher H, Grebenc T & Hanke DE (2008) Ozone stress and ectomycorrhizal root-shoot signaling. In: *Mycorrhiza: genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics*. Varma A (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 337-357.

Krebs CJ (1989) Ecological methodology. *Harper Collins Publishers Inc.*, New York.

Kremer A, Vinceti B, Alia R, Burczyk J, Cavers S, Degen B, Finkeldey R, Fluch S, Gömöry D, Gugerli F, et al. (2011) Forest ecosystem genomics and adaptation: EVOLTREE conference report. *Tree Genetics & Genomes* **7**: 869-875.

Krupa SV & Manning WJ (1988) Atmospheric ozone: formation and effects on vegetation. *Environmental Pollution* **50**: 101-137.

Kuyper TW (2012) Ectomycorrhiza and the open nitrogen cycle in an afro-tropical rainforest. *New Phytologist* **195**: 728-729.

Lang C, Seven J & Polle A (2011) Host preferences and differential contributions of deciduous tree species shape mycorrhizal species richness in a mixed Central European forest. *Mycorrhiza* **21**: 297-308.

Langebartels C, Wohlgemuth H, Kschieschan S, Grün S & Sandermann H (2002) Oxidative burst and cell death in ozone-exposed plants. *Plant Physiology and Biochemistry* **40**: 567-575.

Lavorel S, Rochette C & Lebreton J-D (1999) Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos* **84**: 480-498.

Leisner CP & Ainsworth EA (2012) Quantifying the effects of ozone on plant reproductive growth and development. *Global Change Biology* **18**: 606-616.

Lekberg Y, Schnoor T, Kjøller R, Gibbons SM, Hansen LH, Al-Soud WA, Sørensen SJ & Rosendahl S (2012) 454-sequencing reveals stochastic local reassembly and high

disturbance tolerance within arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology* **100**: 151-160.

Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB & Morgan AD (2005) Global food insecurity. Treatment of major food crops with elevated carbon dioxide or ozone under large-scale fully open-air conditions suggests recent models may have overestimated future yields. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **360**: 2011-2020.

Luis P, Kellner H, Zimdars B, Langer U, Martin F & Buscot F (2005) Patchiness and spatial distribution of laccase genes of ectomycorrhizal, saprotrophic, and unknown basidiomycetes in the upper horizons of a mixed forest cambisol. *Microbial Ecology* **50**: 570-579.

Luks F (2001) Was ist postmoderne Umweltpolitik? Grenzen der Naturnutzung und ökologische Vorsichtsstrategien. *Natur und Kultur* 2/2: 23-44.

Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurements*. Croom Helm, London.

Martin FM, Perotto S & Bonfante P (2001) Mycorrhizal fungi: a fungal community at the interface between soil and roots. In: *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. Pinton R, Varanini Z & Nannipieri P (Hrsg.). Marcel Dekker, Inc., New York, S. 201-236.

Matyssek R, Bahnweg G, Ceulemans R, Fabian P, Grill D, Hanke DE, Kraigher H, Oßwald W, Rennenberg H, Sandermann H, et al. (2007a) Synopsis of the CASIROZ case study: carbon sink strength of *Fagus sylvatica* L. in a changing environment - experimental risk assessment of mitigation by chronic ozone impact. *Plant Biology* **9**: 163-180.

Matyssek R, Bytnerowicz A, Karlsson PE, Paoletti E, Sanz M, Schaub M & Wieser G (2007b) Promoting the O₃ flux concept for European forest trees. *Environmental Pollution* **146**: 587-607.

Matyssek R, Le Thiec D, Löw M, Dizengremel P, Nunn AJ & Häberle KH (2006) Interactions between drought and O₃ stress in forest trees. *Plant Biology* **8**: 11-17.

Matyssek R, Wieser G, Ceulemans R, Rennenberg H, Pretzsch H, Haberer K, Löw M, Nunn AJ, Werner H, Wipfler P, et al. (2010) Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*) - resume from the free-air fumigation study at Kranzberg Forest. *Environmental Pollution* **158**: 2527-2532.

Matyssek R, Wieser G, Nunn AJ, Löw M, Then C, Herbinger K, Blumenröther M, Jehnes S, Reiter IM, Heerdt C, et al. (2005) How sensitive are forest trees to ozone? - New research on an old issue. In: *Plant responses to air pollution and global change*. Omasa K, Nouchi I & De Kok LJ (Hrsg.). Springer Verlag, Tokyo, S. 21-28.

McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* **405**: 228-233.

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E & Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**: 178-185.

McMullan-Fisher SJM, May TW, Robinson RM, Bell TL, Lebel T, Catcheside P & York A (2010) Fungi and fire in Australian ecosystems: a review of current knowledge, management implications and research gaps and solutions. *Australian Journal of Botany* **59**: 70-90.

- Millard P, Hester A, Wendler R & Baillie G (2001) Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Functional Ecology* **15**: 535-543.
- Möller D (2003) *Luft. Chemie, Physik, Biologie, Reinhaltung, Recht*. Walter de Gruyter, Berlin New-York.
- Morison JIL & Lawlor DW (1999) Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell & Environment* **22**: 659-682.
- Müller M, Fuentes U & Kohl H (2007) *Der UN-Weltklimareport: Bericht über eine aufhaltsame Katastrophe*. Verlag Kiepenheuer & Witsch, Köln.
- Nehls U (2008) Mastering ectomycorrhizal symbiosis: the impact of carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* **59**: 1097-1108.
- Nehls U, Grunze N, Willmann M, Reich M & Kuster H (2007) Sugar for my honey: carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry* **68**: 82-91.
- Newton AC & Haigh JM (1998) Diversity of ectomycorrhizal fungi in Britain: a test of the species-area relationship, and the role of host specificity. *New Phytologist* **138**: 619-627.
- Nikolova PS, Andersen CP, Blaschke H, Matyssek R & Häberle K-H (2010) Belowground effects of enhanced tropospheric ozone and drought in a beech/spruce forest (*Fagus sylvatica* L./*Picea abies* [L.] Karst). *Environmental Pollution* **158**: 1071-1078.
- Niku-Paavola ML, Raaska L & Itävaara M (1990) Detection of white-rot fungi by a non-toxic stain. *Mycological Research* **94**: 27-31.
- Nunn AJ, Reiter IM, Häberle K-H, Werner H, Langebartels C, Sandermann H, Heerdt C, Fabian P & Matyssek R (2002) "Free-air" ozone canopy fumigation in an old-growth mixed forest: concept and observations in beech. *Phyton (Austria) Special issue: "Global change"* **42**: 105-119.
- Nunn AJ, Wieser G, Metzger U, Löw M, Wipfler P, Häberle K-H & Matyssek R (2007) Exemplifying whole-plant ozone uptake in adult forest trees of contrasting species and site conditions. *Environmental Pollution* **146**: 629-639.
- Oksanen J (2011) *Vegan: ecological diversity*. Diversity-vegan. Processed with vegan 1.17-11 in R version 2.13.0. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf>.
- Olsson PA & Wallander H (1998) Interactions between ectomycorrhizal fungi and the bacterial community in soils amended with various primary minerals. *FEMS Microbiology Ecology* **27**: 195-205.
- Ottow JCG (2011) *Mikrobiologie von Böden. Biodiversität, Ökophysiologie und Metagenomik*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Palitzsch K, Göllner S, Lupa K, Matschullat J, Messal C, Pleßow K, Schipek M, Schnabel I, Weller C & Zimmermann F (2005) Ozon in Waldökosystemen aus atmosphärenchemischer und pflanzenphysiologischer Sicht. *Umweltwissenschaften und Schadstoff-Forschung* **17**: 231-241.
- Pell EJ, Schlaghaufer CD & Arteca RN (1997) Ozone-induced oxidative stress: mechanisms of action and reaction. *Physiologia Plantarum* **100**: 264-273.

- Pena R, Offermann C, Simon J, Naumann PS, Gessler A, Holst J, Dannenmann M, Mayer H, Kögel-Knabner I, Rennenberg H, et al. (2010) Girdling affects ectomycorrhizal fungal (EMF) diversity and reveals functional differences in EMF community composition in a beech forest. *Applied and Environmental Microbiology* **76**: 1831-1841.
- Percy KE, Matyssek R & King JS (2010) Facing the future: evidence from joint Aspen FACE, SoyFACE and SFB 607 meeting. *Environmental Pollution* **158**: 955-958.
- Perrings C & Pearce D (1994) Threshold effects and incentives for the conservation of biodiversity. *Environment and Resource Economics* **4**: 13-28.
- Pestaña M & Santolamazza-Carbone S (2011) Defoliation negatively affects plant growth and the ectomycorrhizal community of *Pinus pinaster* in Spain. *Oecologia* **165**: 723-733.
- Petchey OL & Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* **5**: 402-411.
- Pickles BJ, Egger KN, Massicotte HB & Green DS (2012) Ectomycorrhizas and climate change. *Fungal Ecology* **5**: 73-84.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D & the RCoreteam (2011) *nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-96.
- Pitarch A, Sánchez M, Nombela C & Gil C (2002) Sequential fractionation and two-dimensional gel analysis unravels the complexity of the dimorphic fungus *Candida albicans* cell wall proteome. *Molecular & Cellular Proteomics* **1**: 967-982.
- Pretzsch H, Dieler J, Matyssek R & Wipfler P (2010) Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation. *Environmental Pollution* **158**: 1061-1070.
- Pretzsch H, Kahn M & Grote R (1998) Die Fichten-Buchen-Mischbestände des Sonderforschungsbereiches „Wachstum oder Parasitenabwehr?“ im Kranzberger Forst. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **117**: 241-257.
- Pritsch K, Courty PE, Churin J-L, Cloutier-Hurteau B, Ali MA, Damon C, Duchemin M, Egli S, Ernst J, Fraissinet-Tachet L, et al. (2011) Optimized assay and storage conditions for enzyme activity profiling of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* **21**: 589-600.
- Pritsch K, Esperschuetz J, Haesler F, Raidl S, Winkler B & Schloter M (2009) Structure and activities of ectomycorrhizal and microbial communities in the rhizosphere of *Fagus sylvatica* under ozone and pathogen stress in a lysimeter study. *Plant and Soil* **323**: 97-109.
- Pritsch K & Garbaye J (2011) Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter. *Annals of Forest Science* **68**: 25-32.
- Pritsch K, Luedemann G, Matyssek R, Hartmann A, Schloter M, Scherb H & Grams TEE (2005) Mycorrhizosphere responsiveness to atmospheric ozone and inoculation with *Phytophthora citricola* in a phytotron experiment with spruce/beech mixed cultures. *Plant Biology* **7**: 718-727.
- Pritsch K, Raidl S, Marksteiner E, Blaschke H, Agerer R, Schloter M & Hartmann A (2004) A rapid and highly sensitive method for measuring enzyme activities in single mycorrhizal tips using 4-methylumbelliferone-labelled fluorogenic substrates in a microplate system. *Journal of Microbiological Methods* **58**: 233-241.

- Qiu Z, Chappelka AH, Somers GL, Lockaby BG & Meldahl RS (1993) Effects of ozone and simulated acidic precipitation on ectomycorrhizal formation on loblolly pine seedlings. *Environmental and Experimental Botany* **33**: 423-431.
- Rantanen L, Palomäki V & Holopainen T (1994) Interactions between exposure to O₃ and nutrient status of trees: effects on nutrient content and uptake, growth, mycorrhiza and needle ultrastructure. *New Phytologist* **128**: 679-687.
- Rast DM, Baumgartner D, Mayer C & Hollenstein GO (2003) Cell wall-associated enzymes in fungi. *Phytochemistry* **64**: 339-366.
- Read DJ (1992) The mycorrhizal mycelium. In: *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Allen MF (Hrsg.). Chapman & Hall, Inc., New York, S. 102-132.
- Read DJ, Leake JR & Perez-Moreno J (2004) Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heatland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany* **82**: 1243-1263.
- Read DJ & Perez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist* **157**: 475-492.
- Reich PB, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie SE, Flynn DFB & Eisenhauer N (2012) Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science* **336**: 589-592.
- Rennenberg H, Herschbach C & Rolle A (1996) Consequences of air pollution on shoot-root interactions. *Journal of Plant Physiology* **148**: 296-301.
- Rillig CM, Treseder KK & Allen MF (2002) Global change and mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizal ecology (Ecological studies 157)*. van der Heijden MGA & Sanders IR (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 135-160.
- Rineau F & Courty P-E (2011) Secreted enzymatic activities of ectomycorrhizal fungi as a case study of functional diversity and functional redundancy. *Annals of Forest Science* **68**: 69-80.
- Rineau F & Garbaye J (2009) Does forest liming impact the enzymatic profiles of ectomycorrhizal communities through specialized fungal symbionts? *Mycorrhiza* **19**: 493-500.
- Romesburg HC (1985) Exploring, confirming, and randomization tests. *Computers & Geosciences* **11**: 19-37.
- Rudawska M, Leski T & Stasińska M (2011) Species and functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees on three different sites. *Annals of Forest Science* **68**: 5-15.
- Sanderemann H (2001) *Ozon: Entstehung, Wirkung, Risiken*. Verlag C. H. Beck oHG, München.
- Sanderemann H (2008) Ecotoxicology of ozone: bioactivation of extracellular ascorbate. *Biochemical and Biophysical Research Communications* **366**: 271-274.
- Sanderemann H & Matyssek R (2004) Scaling up from molecular to ecological processes. In: *Molecular ecotoxicology of plants (Ecological studies 170)*. Sanderemann H (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 207-226.

Schlöter M, Winkler JB, Aneja M, Koch N, Fleischmann F, Pritsch K, Heller W, Stich S, Grams TEE, Göttlein A, et al. (2005) Short term effects of ozone on the plant-rhizosphere-bulk soil system of young beech trees. *Plant Biology* **7**: 728-736.

Schmitz G, Peters D & Gabriel A (2003) Klimadynamik und Ozonvariabilität: Welchen Einfluss hat die beobachtete großräumige Änderung des Klimas auf die Ozonänderung? In: *Klimavariabilität: Das Klima im Wandel*. Adomssent S, Bienengräber V, Erbguth W, Kurth R, Meiwes-Broer K-H, Niemann HM, Riedel W & Wild O (Hrsg.). Rostock, S. 20-23.

Schnell GR, Leuthold C, Zürcher E & Büchel K (1987) *Waldsterben - Aufforderung zu einem erweiterten Naturverständnis. Denk- und Handlungsansätze für den Umgang mit dem Lebendigen*. Verlag Freies Geistesleben GmbH, Stuttgart.

Schraudner, M., Emst, D., Langebartels, C. & Sandermann Jr, H. (1992) Biochemical plant responses to ozone. III. Activation of the defense-related proteins β -1,3-glucanase and chitinase in tobacco leaves. *Plant Physiology* **99**: 1321-1328

Skelly JM (2000) Tropospheric ozone and its importance to forests and natural plant communities of the Northeastern United States. *Northeastern Naturalist* **7**: 221-236.

Smith SE & Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.

Smith TM & Smith RL (2009) *Ökologie*. Pearson Studium, München.

Smith WH (1981) *Forest stress: symptomatic foliar damage caused by air contaminants*. Springer-Verlag, New York.

Spence RD, Rykiel Jr EJ & Sharpe PJH (1990) Ozone alters carbon allocation in loblolly pine: assessment with carbon-11 labeling. *Environmental Pollution* **64**: 93-106.

Sterjiades R, Dean JFD & Eriksson K-EL (1992) Laccase from sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) polymerizes monolignols. *Plant Physiology* **99**: 1162-1168.

Strasburger E, Noll F, Schenck H, Schwimper AFW, Sitte P, Ziegler H, Ehrendorfer F & Bresinsky A (1991) *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart Jena New-York.

Stüdemann O, Ody S & Eckert S (2003) Das bodennahe Ozon: Ein Leitindikator der Klimaveränderung und seine Wirkung auf Pflanzen. In: *Klimavariabilität: Das Klima im Wandel*. Adomssent S, Bienengräber V, Erbguth W, Kurth R, Meiwes-Broer K-H, Niemann HM, Riedel W & Wild O (Hrsg.). Rostock, S. 7-11.

Talbot JM, Allison SD & Treseder KK (2008) Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology* **22**: 955-963.

Tarkka M, Nehls U & Hampp R (2005) Physiology of ectomycorrhiza (ECM). In: *Progress in Botany - Genetics Physiology Systematics Ecology*. Esser K, Lüttge U, Beyschlag W & Murata J (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 247-276.

Taylor AFS, Martin F & Read DJ (2000) Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and beech (*Fagus sylvatica* L.) along north-south transects in Europe. In: *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems (Ecological studies 142)*. Schulze E-D (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 343-365.

- Tedersoo L, May T & Smith M (2010) Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* **20**: 217-263.
- Thurston CF (1994) The structure and function of fungal laccases. *Microbiology* **140**: 19-26.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M & Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302.
- Toet S, Subke J-A, D'Haese D, Ashmore MR, Emberson LD, Crossman Z, Evershed RP, Barnes JD & Ineson P (2009) A new stable isotope approach identifies the fate of ozone in plant–soil systems. *New Phytologist* **182**: 85-90.
- Tommerup IC & Bougher NL (2000) The role of ectomycorrhizal fungi in nutrient cycling in temperate Australian woodlands. In: *Temperate eucalypt woodlands in Australia: biology, conservation, management and restoration*. Hobbs RJ & Yates CJ (Hrsg.). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, S. 190-224.
- Tyler G (1992) Critical concentrations of heavy metals in the mor horizon of Swedish forests. In: *Naturvårdsverket*. Swedish environmental protection agency (Hrsg.).
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K & Pearcy RW (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**: 1925-1936.
- van der Heijden MGA & Sanders IR (2002) Mycorrhizal ecology: synthesis and perspectives. In: *Mycorrhizal ecology (Ecological studies 157)*. van der Heijden MGA & Sanders IR (Hrsg.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, S. 441-456.
- Wagenitz G (2003) *Wörterbuch der Botanik*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg Berlin.
- Wagner M & Koller U (2004) *Bodennahes Ozon*. Bayerisches Landesamt für Umwelt (Hrsg.). Augsburg, S. 1-8.
- Wallenda T & Kottke I (1998) Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist* **139**: 169-187.
- Weigt RB, Raidl S, Verma R & Agerer R (2012) Exploration type-specific standard values of extramatrical mycelium - a step towards quantifying ectomycorrhizal space occupation and biomass in natural soil. *Mycological Progress* **11**: 287-297.
- Weigt RB, Raidl S, Verma R, Rodenkirchen H, Göttlein A & Agerer R (2011) Effects of twice-ambient carbon dioxide and nitrogen amendment on biomass, nutrient contents and carbon costs of Norway spruce seedlings as influenced by mycorrhization with *Piloderma croceum* and *Tomentollopsis submollis*. *Mycorrhiza* **21**: 375-391.
- Weinstein DA, Beloin RM & Yanai RD (1991) Modeling changes in red spruce carbon balance and allocation in response to interacting ozone and nutrient stresses. *Tree Physiology* **9**: 127-146.
- Werner H & Fabian P (2002) Free-air fumigation of mature trees. *Environmental Science and Pollution Research* **9**: 117-121.
- White TJ, Bruns TD, Lee S & Taylor J (1990) *Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics*. Academic Press, London.

- Wiemken V & Boller T (2002) Ectomycorrhiza: gene expression, metabolism and the wood-wide web. *Current Opinion in Plant Biology* **5**: 355-361.
- Wieser G, Tegischer K, Tausz M, Haberle K-H, Grams TEE & Matyssek R (2002) Age effects on Norway spruce (*Picea abies*) susceptibility to ozone uptake: a novel approach relating stress avoidance to defense. *Tree Physiology* **22**: 583-590.
- Wittig VE, Ainsworth EA & Long SP (2007) To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1150–1162.
- Wittig VE, Ainsworth EA, Naidu SL, Karnosky DF & Long SP (2009) Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on tree biomass, growth, physiology and biochemistry: a quantitative meta-analysis. *Global Change Biology* **15**: 396-424.
- Wohlgemuth H, Mittelstrass K, Kschieschan S, Bender J, Weigel HJ, Overmyer K, Kangasjärvi J, Sandermann H & Langebartels C (2002) Activation of an oxidative burst is a general feature of sensitive plants exposed to the air pollutant ozone. *Plant, Cell & Environment* **25**: 717-726.
- Wöllmer H & Kottke I (1990) Fine root studies in situ and in the laboratory. *Environmental Pollution* **68**: 383-407.
- Wu S, Mickley LJ, Leibensperger EM, Jacob DJ, Rind D & Streets DG (2008) Effects of 2000–2050 global change on ozone air quality in the United States. *Journal of Geophysical Research* **113** (D06302): 1-12.
- Železnik P, Hrenko M, Then C, Koch N, Grebenc T, Levanič T & Kraigher H (2007) CASIROZ: root parameters and types of ectomycorrhiza of young beech plants exposed to different ozone and light regimes. *Plant Biology* **9**: 298-308.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei Herrn **Prof. Dr. Jean Charles Munch** (TU München, Lehrstuhl für Bodenökologie) für die langjährige Unterstützung, die hervorragenden Arbeitsmöglichkeiten im Institut für Bodenökologie (IBOE), die Möglichkeit zur Promotion am Lehrstuhl sowie der Übernahme des Prüfungsvorsitzes bedanken.

Herrn **Prof. Dr. Michael Schloter** (Helmholtz Zentrum München, Research Unit of Environmental Genomics (EGEN)) danke ich, dass er mir in seiner erstklassigen Arbeitsgruppe die Möglichkeit zur Bearbeitung des sehr interessanten, vielseitigen Themas gegeben und sich für die Erstellung des Erstgutachtens bereit erklärt hat.

Weiterhin bedanke ich mich recht herzlich bei Herrn **Prof. Dr. Rainer Matyssek** (TU München, Lehrstuhl für Ökophysiologie der Pflanzen) für sein Interesse an meiner Arbeit sowie der Erstellung des Zweitgutachtens.

Ein ganz besonderer Dank gilt aber meiner Betreuerin Frau **Dr. Karin Pritsch** (Helmholtz Zentrum München, Institut für Bodenökologie), die mich stets in allen Situationen, aber auch in schweren Zeiten, unterstützt hat. Nur durch ihre Motivation war es letztlich möglich, diese Arbeit überhaupt fertigzustellen. Danke für deine offenen Worte, deine Kritik sowie Verbesserungsvorschläge und die Zeit, die du mir zum Fertigstellen dieser Arbeit gegeben hast!

Meinen zahlreichen **FUNDIV-Projektpartnern** danke ich ebenfalls für die hilfsbereite, erfolgreiche und sehr angenehme Zusammenarbeit über die vielen Jahre hinweg.

Weiterhin will ich Herrn **Prof. Dr. Reinhard Agerer** und seinem früheren Mitarbeiter Herrn **Dr. Stefan Raidl** (LMU, Systematische Botanik und Mykologie, München) danken, welche mich bei der Identifizierung von Ektomykorrhiza-Pilzen fachlich unterstützt haben.

Ein großer Dank gilt auch Herrn **Dr. Stephan Raspe** (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Abteilung Forstökologie, Sachgebiet 2.2: Klima und Wasserschutz, Freising) für die Überlassung von Klimadaten der Bayerischen Waldklimastation Freising sowie Herrn **Dr. Michael Leuchner** (TU München, Fachgebiet für Ökoklimatologie, Freising) für die Bereitstellung von Ozondaten der Messstation in Freising. Herrn **Prof. Dr. Axel Göttlein** (TU München, Fachgebiet Waldernährung, Freising) danke ich ebenfalls für die stete Hilfsbereitschaft zu Fragen der Bodeneigenschaften des Kranzberger Forstes.

Ein besonderer Dank geht an Herrn **Dr. Gerhard Welzl** sowie seiner Kollegin Frau **Theresia Faus-Keßler** (Helmholtz Zentrum München, Institut für Entwicklungsgenetik, Neuherberg) für die stets geduldige Beratung und Hilfe bei der statistischen Auswertung.

Mein Dank gilt auch Frau **Astrid Uerlichs**, der Leiterin der Zentralbibliothek des Helmholtz Zentrum München, die mich während dem Schreiben meiner Doktorarbeit stets unterstützt hat. Allen anderen Mitarbeitern der Zentralbibliothek danke ich ebenfalls, mit denen ich in einer sehr angenehmen Arbeitsatmosphäre zusammenarbeiten durfte.

Für stets offene Ohren, viele Diskussionen und hilfreiche Unterstützung möchte ich meinen ehemaligen Kollegen aus dem **IBOE**, insbesondere aus der früheren Abteilung für Terrestrische Ökogenetik (**TEG**, heute **EGEN**), danken. Besonders will ich mich bei **Dr. Andrea Bannert** bedanken, die mich in schweren Stunden wieder aufgebaut und zur Fortführung dieser Arbeit animiert hat. Einen herzlichen Dank haben sich aber auch meine ehemaligen Bürokolleginnen **Dr. Stefanie Schulz**, **Dr. Silvia Gschwendter**, **Dr. Astrid Bauer**, **Dr. Brigitte Schloter-Hai** und **Mareen Ziegler** verdient, welche mir immer mit Rat und Tat zur Seite standen. Für die großartige Unterstützung im Labor danke ich **Gudrun Hufnagel** und **Cornelia Galonska**.

Ich danke auch meiner Freundin **Dr. Monika Kraus**, welche das Eltern-Netzwerk am Helmholtz Zentrum ins Leben gerufen hat und über welches ich bei zahlreichen Mittagessen viele „Vorbilder“ für das Management von Doktorarbeit und Kind kennenlernen durfte. Ohne diese Treffen und die daraus resultierenden Freundschaften hätte ich die lange Zeit des Schreibens sicherlich nicht so gut gemeistert.

Auch möchte ich meiner Familie und Freunden, die mich über die vielen Jahre zwischen Promotion, Minijobs, Kinderbetreuungsproblemen, Spielplatz und Bewerbungen begleitet haben, für ihr Zuhören, ihre Motivation und ihre Unterstützung ganz herzlich danken.

Ein riesiger Dank gebührt **René**, dem Mann an meiner Seite und Vater meiner wundervollen Tochter. Ich danke dir für deine Liebe und Unterstützung, wodurch wir es beide geschafft haben, die endlos scheinenden Jahre unserer Doktorandenzeit zusammen durchzustehen.

Die vorliegende Arbeit widme ich allerdings einem ganz besonderen Wirbelwind, der während meiner Promotion in mein Leben getreten ist: meine mich unglaublich stolz machende Tochter **Felicia Alizée**! Du hast mir in den letzten Jahren die wirklich wichtigen Dinge des Lebens gelehrt. Ich bin sehr froh, dass es dich gibt! Umso mehr freue ich mich deshalb, dass nun diese anstrengende Zeit der Promotion endlich zu Ende geht und wir bald mehr Zeit füreinander haben werden.