

Kapitel 9 | Pilze und mikrobielle Gemeinschaften im Gletschervorfeld

Ursula Peintner, Regina Kuhnert

Zusammenfassung

Im Gletschervorfeld des Rotmoosferners wurden Pilze alpiner Primärsukzessionsstandorte erstmals in umfangreicher Weise untersucht. Die mykologischen Arbeiten begannen bereits in den 1940er Jahren und umfassen Untersuchungen an Fruchtkörpern von Asco- und Basidiomyzeten, kulturtechnische Untersuchungen der Bodenpilze, bodenmikrobiologische Untersuchungen, Untersuchungen des Ekto-mykorrhizastatus alpiner Pflanzen und Analysen zu Bodenpilzgesellschaften basierend auf rDNA Klondatenbanken. In den letzten Jahren wurde besonderes Augenmerk auf die saisonale Dynamik von Pilzen der alpinen Zone und deren Aktivität im Winterhalbjahr gelegt. Die umfassenden Ergebnisse bestätigen in eindrucksvoller Weise, dass Pilze für die Etablierung und den Erhalt von Ökosystemen eine wichtige Rolle spielen. Daraus folgt zwingend, dass die Vertreter des artenreichen Organismenreiches Fungi bei ökologischen Fragestellungen nicht länger vernachlässigt werden dürfen.

Abstract

Fungi of alpine primary successional habitats have been extensively studied in a unique way at the glacier forefield of the Rotmoosferner. Mycological research started early in the 1940ies, since then including studies based on fruit body data of asco- and basidiomycetes, cultural techniques applied to soil borne fungi, soil microbiological approaches, investigations on the mycorrhizal status of alpine plants, and analysis of soil fungal communities based on rDNA clone libraries. The topics of seasonal dynamics and winter biology of fungi were especially approached during the last years. The comprehensive results show in an impressive way, that fungi are very important for ecosystem development, implying that representatives of the species-rich kingdom fungi can no longer be neglected in ecology and environmental science.

Einleitung

Der fortlaufende Gletscherrückgang der vergangenen Jahrzehnte ermöglichte in besonders eindrucksvoller Weise räumliche und zeitliche Einblicke, um die Dynamik eines neues Ökosystems zu beobachten und zu untersuchen. Das Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Ötztal, Tirol) ist aufgrund seiner geographischen Lage für Sukzessionsstudien bestens geeignet. Neben der Wiederbesiedelung durch Tiere und Pflanzen ist auch die Entwicklung von parasitischen, saproben und symbiontischen Pilzen von zentraler Bedeutung. Pilze wurden bisher bei Untersuchungen von Primärsukzessionsstandorten weitgehend vernachlässigt. Eine Studie am Lyman Gletscher (U.S.A.) zeigte, dass der Eintrag von Pilzsporen aus der Luft oder durch Vektoren wie Bodentiere zum Aufbau von Pilzgemeinschaften in einer primären Sukzessionsgesellschaft von Bedeutung ist (Jumpponen 2003). Saprobe Pilze sind besonders während der Wintermonate physiologisch aktiv, sie bauen u.a. pflanzliches organisches Material ab, setzen hohe Mengen an CO₂ frei, und sind somit für den globalen Kohlenstoffkreislauf von bisher weit unterschätzter Bedeutung (Monson et al. 2006). Mykorrhiza-Assoziationen kommen in einem breiten Spektrum an Habitaten vor und sind auch an arktisch-alpinen Standorten weit verbreitet. Die alpine Zone beginnt über der Baumgrenze und

ist durch eine wenig kompakte Vegetation und extreme abiotische Faktoren wie niedrige Temperaturen, intensive Sonnenstrahlung, Nährstoffmangel und eine kurze Vegetationsperiode charakterisiert. Die Anpassungsfähigkeit an diese Bedingungen ist für das Überleben aller Organismen ausschlaggebend. Über acht Prozent der Weltoberfläche sind mit arktisch-alpinen Habitaten bedeckt. Dadurch sind arktisch-alpine Pilze von großer ökologischer Bedeutung. Obwohl Pilze gerade in der alpinen Zone aufgrund ihrer nur kurzlebigen Fruchtkörper und ihrer im Boden verborgenen Myzelien kaum wahrgenommen werden, sind sie für das Funktionieren dieses sensiblen Ökosystems ein ausschlaggebender Faktor.

Der normalerweise an diesen Standorten vorherrschende Nährstoffmangel fördert im Allgemeinen die Entwicklung der Symbiose von höheren Pflanzen und Pilzen, die Ektomykorrhiza (ECM). Die Pilzpartner filtern mit ihrem ausgedehnten Myzelnetzwerk die nötigen Nährstoffe aus dem Boden und stellen den Pflanzen Spurenelemente und Wasser zur Verfügung. Für Pflanzen der alpinen Extremstandorte sind symbiontische Assoziationen mit Pilzen nicht nur vorteilhaft, sondern oft für das Etablieren und Überleben essentiell. Die ericoide Mykorrhiza ist schon lange für Ericaceen (*Calluna vulgaris*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* und *Rhododendron ferrugineum*) bekannt, viele von ihnen haben ihr Hauptverbrei-

tungsareal oberhalb der Waldgrenze. Die Artenzusammensetzung und Intensität der arbuskulären Mykorrhiza (AM) von alpinen Gräsern und Zwergsträuchern variiert zwischen Pflanzenarten und nimmt mit zunehmender Höhenlage ab (Haselwandter 1979; Read und Haselwandter 1981).

1888 beschrieb Frank zum ersten Mal die Ektomykorrhizasymbiose der alpinen Zwergsträucher *Salix reticulata* und *S. retusa*. 1930 identifizierte Peyronel erstmals die Pilzpartner ektomykorrhizierter alpiner Pflanzenwurzeln als Vertreter der Gattungen *Amanita*, *Cortinarius*, *Lactarius* und anderen. ECM-Morphotypen alpiner Pflanzen wurden für *Salix herbacea* (Graf und Brunner 1996), *Bistorta vivipara* (= *Persicaria vivipara*), *Kobresia bellardii* (= *K. myosuroides*), Massicotte et al. 1998, und *Dryas octopetala* (Harrington und Mitchell 2002) beschrieben, wobei nur wenige Mykobionten mit Hilfe der morphologischen Methoden identifiziert werden konnten. Die Morphologie von ECM-Morphotypen wird stark durch die Wirtspflanze selbst, und die vorherrschenden ökologischen Bedingungen wie Bodenbeschaffenheit, Feuchtigkeit, Entwicklungsstadium der Pflanze und der mykorrhizierten Wurzel beeinflusst. Zudem bringt die subjektive Beurteilung des Beobachters schwer reproduzierbare Ergebnisse mit sich. Weiters kann ein Morphotyp oft nur einer Pilzgattung zugeordnet werden oder auf mehrere Pilzarten zutreffen. Der Einsatz von moleku-

laren Methoden, die heute routinemäßig eingesetzt werden, ermöglicht eine artgenaue Identifizierung der Pilzpartner, und trägt somit wesentlich zum Verständnis der Funktion und der ökologischen Rolle von Pilzen in der alpinen Zone bei.

Forschungsgeschichte

Den Grundstein für die Erforschung von subalpinen und alpinen Pilzen in den Ostalpen legte Favre (1955) mit einer umfassenden Studie im Schweizerischen Nationalpark. Er dokumentierte in dieser Publikation über 200 Arten, davon eine große Anzahl an Neubeschreibungen, wobei ökologische und pflanzensoziologische Informationen berücksichtigt wurden.

Erste Arbeiten über die Pilzökologie und -soziologie der subalpinen Stufe des Ötztals verfasste Friedrich (1942). Auch Moser (1959) berichtete schon früh über die Pilzsoziologie eines Zirben-Lärchenbestandes in der Kampfzone (1950 m - 2000 m) in der Nachbarschaft des Rotmoostales und verknüpfte diese Studie mit ökologischen Beziehungen von Pilz-Baum-Symbiosen in der alpinen Zone. Alpine bzw. hochalpine Bodenpilze wurden erstmals von Gams (1959) im Bereich der Ötztaler und Zillertaler Alpen isoliert. Horak (1960) führte daraufhin eine Erhebung der Bodenpilze in verschiedenen Sukzessionsstadien (4 - 40 Jahre eisfrei) des Gletscher-

vorfeldes im Rotmoostal durch. Die Untersuchung zeigte eine deutliche Häufung von speziellen Schimmelpilzarten (*Trichoderma viride* und *Cladosporium* spp.) in den jüngsten Böden. Dagegen wiesen die älteren Sukzessionsstufen gleichförmigere und einheitlichere Pilzgesellschaften auf. Mit zunehmendem Bodenalter etablieren sich im Gletschervorfeld Pioniervereine von Moosen, ein- und mehrjährige Pflanzen und Zwergsträucher, welche die primären Bodenpilze verdrängen. Horak sammelte auch im gesamten eisfreien Raum des Gletschervorfeldes (bis zur Moräne von 1850) Pilzfruchtkörper von 34 Arten, ein Großteil davon waren potentielle Ektomykorrhizapartner.

Erste Untersuchungen zum regionalen Mykorrhizastatus von alpinen Pflanzen wurden von Read und Haselwandter (1981) durchgeführt, wobei das Vorkommen von verschiedenen Mykorrhizatypen (Ektomykorrhiza, vesikular-arbuskulare Mykorrhiza, ericoide Mykorrhiza und dunkel septierte Hyphen) im Besonderen erhoben wurde. Dabei konnten in der alpinen Grasheide bei *Kobresia myosuroides* und *Pericaria vivipara* Ektomykorrhiza-infektionen des *Coenococcum* Typs nachgewiesen werden. Untersuchungen von

Pflanzenwurzeln an Moränenstandorten zeigten, dass der AM-Mykorrhizotyp eher unregelmäßig ausgeprägt war und „Dark septate Endophytes“ (DSE) dominierten (Haselwandter und Read 1980).

Das Rotmoostal bietet optimale Voraussetzungen für bodenmikrobiologische Sukzessionsstudien. Anhand des metabolischen Quotienten (qCO_2 = Verhältnis zwischen Basalatmung und mikrobieller Biomasse) wurde die energetische Effizienz von Bodenmikroorganismen erfasst. Der metabolische Quotient war in jungen Böden hoch und nahm mit zunehmender Stabilisierung des Ökosystems ab (Insam und Haselwandter 1989).

Weiterführende bodenmikrobiologische Untersuchungen von Tschirko (2004, 2005) zeigten, dass die Aktivität und Zusammensetzung der Bodenmikroorganismen innerhalb der ersten 43 Sukzessionsjahre von den extremen abiotischen Standortbedingungen geprägt werden. Ab 75 Sukzessionsjahren konnte aufgrund verbesserter Boden- und Nährstoffbedingungen (Humusgehalt) ein pflanzen-spezifischer Einfluss auf die mikrobielle Rhizosphärengemeinschaft nachgewiesen werden.

Mykologische Forschung im Rotmoostal im Zeitraum 2004 – 2008

Die Forschungsarbeiten wurden von der Arbeitsgruppe Ursula Peintner im Rahmen zahlreicher Projekte durchgeführt (Artenliste der Pilztaxa im Anhang).

Pilzliche Diversität basierend auf Fruchtkörperdaten

Verschiedene ökologische und soziologische Untersuchungen haben sich mit alpinen Makromyzetten (z.B. Bizio 1995, Graf 1994 und Senn-Irlet 1987) beschäftigt, aber es gibt kaum Daten über Pilze in Sukzessionsstadien eines Gletschervorfeldes (Jumpponen 2002). Pilzfruchtkörper liefern einerseits Information über Artenvielfalt und Häufigkeit, andererseits geben sie Hinweise auf die ökologische Bedeutung einzelner Arten. Ausschlaggebende Hinweise für die Funktion von Pilzen sind ihre Bindung an Wirtspflanzen und vor allem Substrate: Parasiten schwächen lebende Wirtspflanzen und führen oft zu deren Absterben, saprobe Pilze leben von totem organischen Material, symbiontische Pilze sind durch die Wechselwirkung zwischen lebenden Pflanzenwurzeln und Pilz gekennzeichnet. Die funktionelle Zusammensetzung von Pilzgesellschaften ist von großer ökologischer Bedeutung für die Wiederbesiedelung von Pionierstandorten.

Um eine Vorstellung über die Artenvielfalt von fruchtkörperbildenden Pilzen im Bereich des Gletschervorfeldes zu bekommen, wurde in den Vegetationsperioden 2005 bis 2007 intensiv nach Pilzfruchtkörpern gesucht. Das Sammelgebiet erstreckte sich vom Eingang des Rotmoostales bei der Schönwieshütte (2.268 m), über die mykologisch am intensivsten untersuchten FWF-Projektflächen an der Moräne von 1858 (2.300 m) bis zur Moräne von 1971 (2.340 m). Erste ECM Pflanzen, vor allem *Pericaria vivipara* treten bereits nach 50 Jahren Bodenentwicklung (= Eisfreiheit) auf. Ausgedehnte Bestände von ECM Pflanzen wie *Salix herbacea*, *S. retusa*, *Pericaria vivipara* und *Kobresia myosuroides* werden nach ca. 150 Jahren dominierend. Diese Pflanzenarten wachsen „patchwork-artig“ mit *Poa alpina*, *Alchemilla* spp., *Carex bicolor* und anderen krautigen Pflanzen der alpinen Zone zusammen.

Pilzfruchtkörper konnten in allen Sukzessionsstadien, einschließlich der jüngsten schon von Pflanzen besiedelten Moräne, gefunden werden. Die Artenvielfalt und Diversität waren hoch: insgesamt wurden in drei Untersuchungsjahren Fruchtkörper von 222 Pilzarten gesammelt (Abb. 1-10). 46 % davon waren potentielle Ektomykorrhizapartner, und 54 % Saprobe. Die meisten der ECM Gattungen waren Basidiomyzeten (9), Ascomyzeten waren mit 2 Gattungen vertreten. Die artenreichsten symbiontischen Pilzgattungen waren *Inocybe* (39 spp.) und *Cortinarius* (27 spp.),



Abb. 1 – 6:

Beispiele einiger im Rotmoostal als Fruchtkörper festgestellten Pilztaxa:

- 1: *Omphalina kuehneri* (Foto: P. A. Moreau)
- 2: *Lichenomphalia alpina*, (Foto: U. Peintner)
- 3: *Clitocybe festiva* (Foto: P. A. Moreau)
- 4: *Arrhenia latispora* (Foto: E. Campo)
- 5: *Thelephora caryophilea* und *Inocybe egenula* (Foto: O. Mühlmann)
- 6: *Lactarius robertianus* (Foto: U. Peintner)



Abb. 7 – 10:

Beispiele einiger im Rotmoostal als Fruchtkörper festgestellten Pilztaxa:

7: *Cortinarius chrysomallus* (Foto: U. Peintner)

8: *Cortinarius helvelloides* (Foto: U. Peintner)

9: *Inocybe egenula* (Foto: U. Peintner)

10: *Helvella corium* (Foto: U. Peintner)

gefolgt von *Hebeloma*, *Russula*, *Lactarius*, *Sebacina*, *Laccaria*, *Helvella*, *Tomentella* und *Thelephora* (Abb. 11). Auffallend war der hohe Anteil an spezifisch alpinen Taxa (67). Das Wissen über alpine Pilze konnte mit der Dokumentation von 13 Neufunden für die alpine Zone erweitert werden. Besonders interessant war der erstmalige

Nachweis von *Sebacina* und *Tomentella*. Diese resupinaten Pilze bilden keine auffallenden Fruchtkörper und sind äußerst wichtige Symbiosepartner vieler verschiedener mykotropher Pflanzenarten. Normalerweise fruktifizieren sie an Totholz, und wurden aufgrund dessen in der alpinen Zone bisher nicht vermutet.

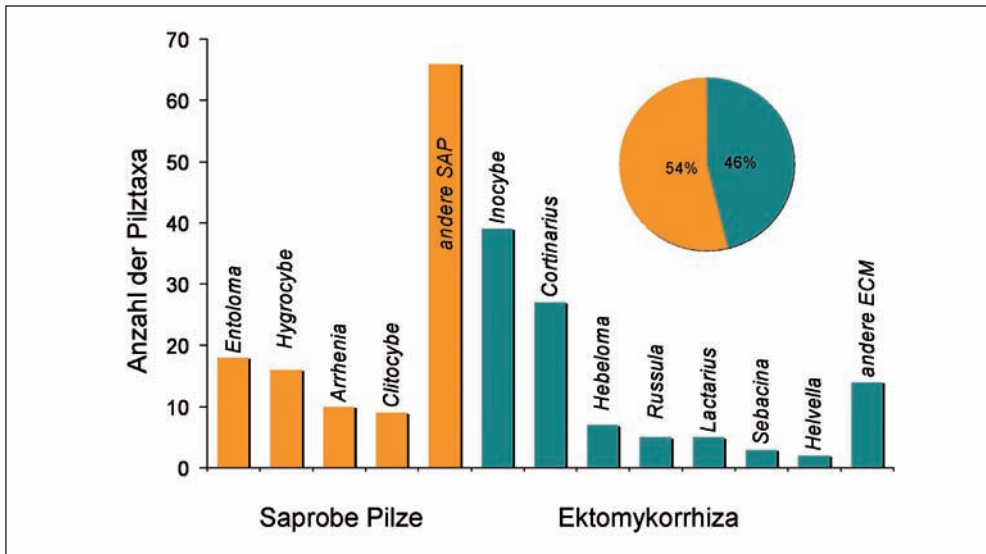


Abb. 11:

Verteilung der im Rotmoostal als Fruchtkörper festgestellten Pilztaxa auf Gattungen und ökologische Gruppen (potentielle Ektomykorrhizabildner ECM und Saprobe Pilze (n = 222))

Artenreichtum der Ektomykorrhizapartner von *Pericaria vivipara*, *Kobresia myosuroides* und *Salix herbacea*

Die Anzahl von an den Wurzeln dieser drei Pflanzenarten etablierten Ektomykorrhizapartnern war in den Projektflächen (Moräne von 1858) mit 37 Arten verhältnismäßig hoch: 18 Mykobionten wurden an den Wurzeln von *Pericaria vivipara* festgestellt (Mühlmann et al. 2008), 18 an *Kobresia myosuroides* (Mühlmann und Peintner 2008) und 19 an *Salix herbacea* (Mühlmann und Peintner 2008). *Cenococcum geophilum* sowie verschiedene Arten der Gattungen *Sebacina* und *Tomentella* waren an allen drei Wirtspflanzen die

zahlenmäßig dominierenden Symbiosepartner (Abb. 12), gefolgt von Vertretern der Gattungen *Cortinarius* und *Inocybe*. Die Wirtspflanze beeinflusst durch selektives Mykorrhizierungsverhalten die Artenzusammensetzung ihrer Mykobionten nachhaltig. Neben den zahlenmäßig dominierenden Generalisten wurden für jede Pflanze auch wirtsspezifische Mykobionten festgestellt: *Cortinarius inops* war z.B. nur mit *Salix* assoziiert, eine *Inocybe* Art nur mit *Kobresia*, und zwei *Tomentella* Arten nur mit *Pericaria*.

Interessanterweise bilden die dominierenden Mykorrhizapartner entweder nur Sklerotien im Boden oder unscheinbare am Substrat aufliegende (= resupinate)



Abb. 12:

Ektomykorrhiza Morphotypen der drei häufigsten ECM Pilze: *Cenococcum geophilum*, *Sebacina ssp.* und *Tomentella ssp.* an *Bistorta vivipara* im Winter (Fotos: O. Mühlmann)

Fruchtkörper. 35 % der mit Fruchtkörpern dokumentierten Arten konnten auch als Mykobionten festgestellt werden. Daraus folgt, dass aus Fruchtkörperdaten nur teilweise Rückschlüsse auf die Rolle einzelner Arten als Mykorrhizapartner gezogen werden können.

Chronosequenz der Mykobionten von *Persicaria vivipara*

Die Mykobionten von *Persicaria vivipara* wurden an drei Standorten im Rotmoos-

tal untersucht, innerhalb der Moräne von 1971, 1858 und am Standort Schönwieshütte (Fleisch 2008). *Persicaria vivipara* wies bereits am jüngsten Standort eine relativ hohe Anzahl (17 Arten) von Mykobionten auf. Die Diversität der Mykobionten unterschied sich kaum von Standort zu Standort, wohl aber die Artenzusammensetzungen. So kam z.B. *Cenococcum geophilum* im Gletschervorfeld der Moräne von 1971 nicht vor, obwohl dieser Pilzpartner an beiden anderen Standorten dominant war. Andererseits kamen *Inocybe* Arten nur an den 40 – 150 Jahre eis-

freien Standorten als Mykorrhizapartner vor. Diese Ergebnisse erlauben interessante Einblicke in die Verbreitung, Etablierung und in das Konkurrenzverhalten von symbiontischen Pilzen in Primärsukzessionsstandorten: *C. geophilum* verbreitet sich mittels unterirdisch gebildeter Sklerotien, welche wahrscheinlich erst spät durch Vektoren oder Bodenfragmente in Primärsukzessionsstandorte eingetragen werden. *Inocybe* Arten hingegen sind typische Pilze ruderaler Standorte, welche sich mittels luftverbreiteter Sporen etablieren, aber relativ konkurrenzschwach sind und in späteren Sukzessionsstandorten schnell von ECM Pilzen verdrängt werden.

Monitoring von Arbuskulärer Mykorrhiza im Bereich der Moräne von 1971

Viele Gräser und krautige Pflanzen der alpinen Grasheide (1900 m – 2500 m) bilden eine Endomykorrhizasymbiose mit Vertretern der Glomeromycota aus. Der Mykorrhizierungsgrad dieser AM nimmt mit zunehmender Meereshöhe ab (Read und Haselwandter 1981). Wir waren daran interessiert, wie schnell eine AM Mykorrhizierung an Primärsukzessionsstandorten erfolgen kann. Daher untersuchten wir an der Moräne von 1971 *Artemisia genipi*, *Poa alpina*, und *Saxifraga oppositifolia* auf Vorkommen und Intensität Arbuskulärer Mykorrhiza (AM)-Infektionen. 90 % der Wurzeln von *Poa alpina*

enthielten intrazelluläre pilzliche Vesikel und/oder Arbuskeln, die Hälfte der Wurzeln waren sogar sehr stark mykorrhiziert (Fleisch et al. 2008). *Artemisia genipi* und *Saxifraga oppositifolia* waren hingegen nicht mykorrhiziert.

Bodenpilzgemeinschaften

Bodenmikroorganismen (Bakterien und Pilze) spielen im Ökosystem eine Schlüsselrolle, da sie den Abbau organischer Substanzen und die Nährstoffverfügbarkeit für Pflanzen regulieren. Alpine Ökosysteme sind durch lange, kalte Winter, gefolgt von einer kurzen, kühlen Vegetationsperiode gekennzeichnet. Umso mehr ist die Wechselwirkung zwischen Pflanzen und Bodenmikroorganismen bedeutend, um limitierende Nährstoffe wie Kohlenstoff und Stickstoff verfügbar zu machen. Die Zusammensetzung von Bodenmikroorganismen unterliegt einer deutlichen saisonalen Verschiebung. Leicht verfügbare Kohlenhydrate stimulieren das Wachstum von Bakterien, die im Sommer ihr biologisches Maximum haben, komplexere Substrate fördern dagegen das Pilzwachstum, daher dominieren Pilze im Winter unter der Schneedecke. Pilzmyzelien sind kältetoleranter und können abgestorbenes Pflanzenmaterial auch unter der Schneedecke bei Temperaturen bis zu -5° C abbauen (Schadt 2003). Mit Beginn der Schneeschmelze sinkt der Gehalt an mikrobieller (v.a. pilzlicher) Biomasse,

mikrobiell gebundener Stickstoff wird frei und somit für die Pflanzen verfügbar (Lipson et al. 1999). Andererseits benötigen die Bodenmikroorganismen die von den Pflanzen synthetisierten Kohlenstoffverbindungen.

Die mit *Persicaria vivipara*, *Kobresia myosuroides* und *Salix herbacea* assoziierten Bodenpilzgesellschaften (BPG) des Rotmoostales wiesen insgesamt eine sehr hohe Diversität auf, einschließlich vieler noch nicht identifizierter Pilzgruppen. Insgesamt konnten 428 OTUs (pilzliche Taxa mit 98 % Sequenzhomologie in der rRNA ITS Region) festgestellt werden (Abb. 13): 54 % Ascomycota, 27 % Basidiomycota, 2 % Chytridiomycota, 0,1 %

Glomeromycota, 6 % Zygomycota und 8 % ohne Zuordnung zu einer taxonomischen Gruppe. Standorte mit *Persicaria* waren mit 152 OTUs am artenreichsten, gefolgt von *Kobresia* (137 OTUs), nacktem Boden (133 OTUs) und *Salix* (131 OTUs) (Oberkofler und Peintner 2008).

Im Sommer stand das Vorkommen von ECM Pilzen in engem Zusammenhang mit der Pflanzenbedeckung: ECM Pilze kamen in nackten Böden mit einer Ausnahme (*Sebacina*) nicht vor, hier waren anamorphe Pilze dominierend; Standorte mit *Salix* und *Persicaria* zeigten im Vergleich zu *Kobresia* einen höheren Anteil an ECM Pilzen.

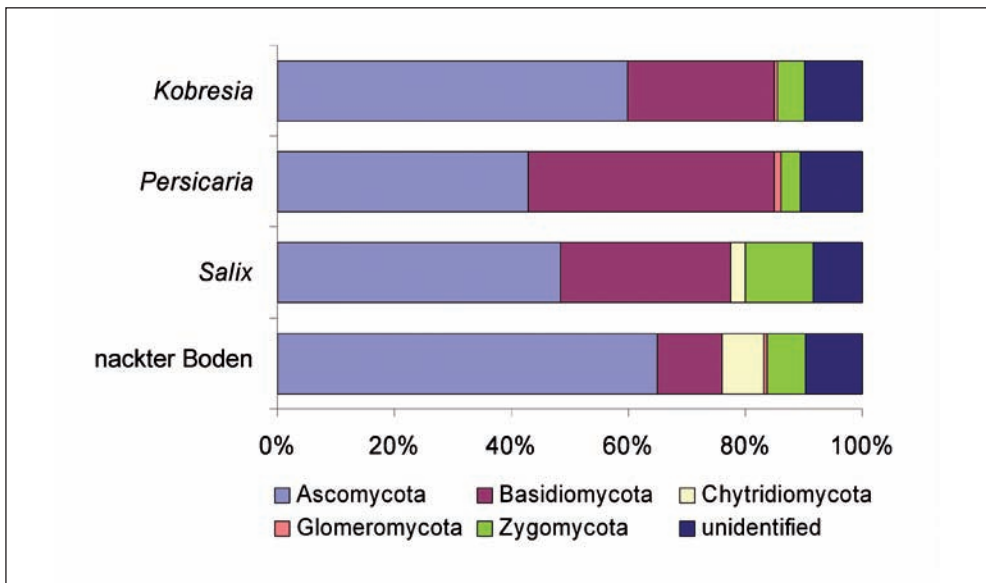


Abb. 13: Zusammensetzung von Bodenpilzgesellschaften, welche während des Sommers mit *Salix herbacea*, *Persicaria vivipara*, *Kobresia myosuroides* und nacktem Boden assoziiert waren (n = 428) basierend auf rDNA ITS Klon Datenbanken

Glomeromycota sind wichtige AM-Partner, sie waren in den Böden der potentiell endomykorrhizabildenden Pflanzen *Kobresia* and *Persicaria* vertreten. Die aquatischen Chytridiomycota waren in Standorten mit *Salix* und in nackten Böden zu finden.

Saisonale Dynamik von Pilzen im Boden

Die Wintermonate wurden bei Untersuchungen von Bodenpilzgesellschaften (BPG) und ECM Pilzen bisher nicht berücksichtigt, da in dieser Periode bisher physiologische Inaktivität vermutet wurde. Untersuchungen zur saisonalen Dynamik von BPG und ECM Pilzen eines Primärsukzessionsstandortes wurden anhand dreier alpiner ECM Pflanzen (*Persicaria vivipara*, *Kobresia myosuroides*, *Salix herbacea*) sowie nackter Böden erstmals im Gletschervorfeld des Rotmoosferners systematisch durchgeführt.

Alle drei erwähnten ECM Pflanzen wiesen Sommer wie Winter einen überraschend hohen Mykorrhizierungsgrad (95-100 %) auf. Die Anzahl abgestorbener Wurzelspitzen war im Frühjahr gering und erreichte dagegen im Winter im gefrorenen Boden ein Maximum (Mühlmann et al. 2008). Die Diversität der Mykorrhizapartner war im Frühling am höchsten und nahm zum Winter hin ab. Die dominierenden ECM Partner (*Cenococcum geophilum*, *Sebacina crustans* und *Tomentella* spp.)

waren noch im gefrorenen Boden vital. Auffallend war, dass schon kurz nach der Schneeschmelze gut entwickelte, mykorrhizierte Wurzelspitzen vorhanden waren, die eine hohe Diversität von Mykobionten aufwiesen. Das schnelle Wachstum im Frühjahr weist darauf hin, dass die physiologische Aktivität schon früh unter der Schneedecke beginnt. Dieser Wachstumsschub wird wahrscheinlich durch veränderte Feuchtigkeitsbedingungen, bedingt durch Schmelzwasser, ausgelöst. Im Gegensatz dazu änderte sich die Zusammensetzung der BPG von Sommer zu Winter deutlich. Die Artenvielfalt und Abundanz von Ascomycota sind im Winter deutlich (> 10 %) höher als im Sommer, dagegen nehmen Basidiomycota und Zygomycota vom Sommer zum Winter wesentlich ab. Diese winterliche Dominanz der Ascomycota scheint zumindest für arktisch-alpine Böden typisch zu sein, da sie auch in alpinen Böden der Rocky Mountains (U.S.A) festgestellt werden konnten (Jumpponen 2003, Schadt et al. 2003, Meyer 2004).

Pilzliche Myzelien überdauerten den Winter nicht nur (z.B. als Mykorrhizapartner an Wurzelspitzen), sie waren überdies auch physiologisch aktiv. Es ist bemerkenswert, dass die pilzliche Biomasse während der Wintermonate in den schneebedeckten Böden auf das 6-12fache der Sommerwerte anstieg. Anhand von im Winter im Boden eingegrabenen Einwuchssäckchen (Meshbags) konnte bewiesen werden, dass Pilze während der Wintermonate in

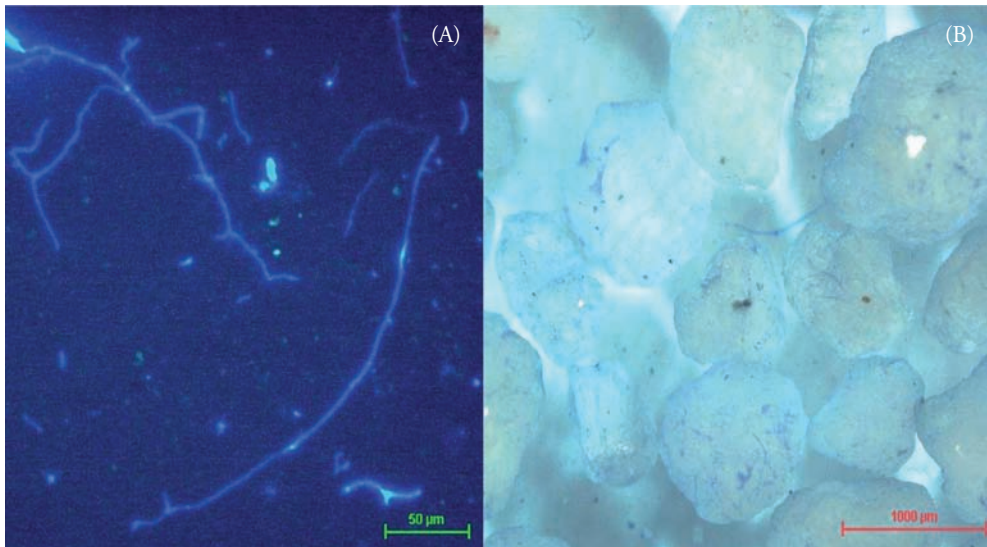


Abb. 14:

Pilzhyphen, welche im Winter in mit Quarzsand gefüllte sterile Einwuchssäckchen (Meshbags) eingewachsen sind. (A) Pilzhyphen wurden mittels Membran-Filter Technik (Hanssen et al. 1974) isoliert und mit Calcofluor white (M2R) gefärbt. (B) Direkte Färbung des sterilen Quarzsandes mit Phenolanilinblau (Foto: R. Kuhnert)

kalten schneebedeckten Böden wachsen können (Abb. 14). Dabei handelte es sich um verschiedenste saprobe Ascomyzeten, einschließlich vieler noch nicht beschriebener Pilze, welche bei Bodentemperaturen von $-0,6^{\circ}\text{C}$ bis $-0,3^{\circ}\text{C}$ einen hohen Anteil an Biomasse bildeten.

Der Nachweis von psychrotoleranten Basidiomyceten-Hefen (*Cryptococcus* spp.) fiel in die Zeit der Schneeschmelze. Das Vorkommen von Hefen könnte durch die extreme Sättigung des Bodens mit Schmelzwasser begünstigt sein.

Literatur

- Bizio, E. (1995) Alcune Inocybe più frequenti della zona alpina delle Dolomiti. *Rivista di Micologia, Bolletino dell'Associazione Micologica Bresadola* 38, 2, Supplement: 3-60.
- Favre, J. (1955) Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc National Suisse. *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen des schweizerischen Nationalparks* 5, 1-112.
- Fleisch, M., Erschbamer, B. & Peintner, U. (2008) Mycorrhizal status of pioneer plants growing on primary successional habitats of the Rotmoosferner glacier foreland. *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck. Supplementum* 18.
- Fleisch, M. (2008) Mykorrhizastatus von Pionierpflanzen und viviparen Pflanzen aus Primärsukzessionsstandorten des Rotmoosferner Gletschervorfeldes. Diplomarbeit, Universität Innsbruck.
- Frank, A.B. (1888) Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 6: 248-268.
- Friedrich, K. (1942) Pilzökologische Untersuchungen in den Ötztaler Alpen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 60: 218-231.
- Gams, W. (1959) Die Bodenpilze im zentralalpiner Rohhumus. Dissertation, Universität Innsbruck.
- Graf, F. (1994) Ecology and sociology of macrofungi in snowbeds with *Salix herbacea* L. in the alpine Valley of Radönt (Grisons, Switzerland). *Diss. Bot.* 235. Berlin und Stuttgart, J. Cramer, 242 S.
- Graf, F. & Brunner, I. (1996) Natural and synthesized ectomycorrhizas of the alpine dwarf willow *Salix herbacea*. *Mycorrhiza* 6: 227-235.
- Harrington, T.J. & Mitchell, D.T. (2002) Characterization of *Dryas octopetala* ectomycorrhizas from limestone karst vegetation, western Ireland. *Canadian Journal of Botany* 80: 970-982.
- Haselwandter, K. (1979) Mycorrhizal status of ericaceous plants in alpine and subalpine areas. *New Phytologist* 83: 427-431.
- Haselwandter, K. & Read, D.J. (1980) Fungal Associations of Roots of Dominant and Sub-Dominant Plants in High-Alpine Vegetation Systems with Special Reference to Mycorrhiza. *Oecologia* 45: 57-62.
- Horak, E. (1960) Die Pilzvegetation im Gletschervorfeld (2290-2350 m) des Rotmoosferners in den Ötztaler Alpen. *Nova Hedwigia* II: 487-508.
- Insam, H. & Haselwandter, K. (1989) Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia* 79, 174-178.
- Jumpponen, A., Trappe, J.M. & Cázares, E. (2002) Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. *Mycorrhiza* 12: 43-49.

- Jumpponen, A. (2003) Soil fungal community assembly in a primary successional glacier forefront ecosystem as inferred from rDNA sequence analyses. *New Phytologist* 158: 569-578.
- Lipson, D.A., Schmidt, S.K. & Monson, R.K. (1999) Links between microbial population dynamics and plant N availability in an alpine ecosystem. *Ecology* 80: 1623-1631.
- Massicotte, H.B., Melville, L.H., Peterson, R.L. & Luoma, D.L. (1998) Anatomical aspects of field ectomycorrhizas on *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) and *Kobresia bellardii* (Cyperaceae). *Mycorrhiza* 7: 287-292.
- Meyer, A. (2004) Phylogenetic characterization of alpine soil microbial diversity. Ph.D. Dissertation, University of Colorado, Boulder.
- Monson, R.K., Lipson, D.L., Burns, S.P., Turnipseed, A.A., Delany, A.C., Williams, M.W. & Schmidt, S.K. (2006) Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature* 439: 711-714.
- Moser, M. (1959) Pilz und Baum. *Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde* 37: 37-53.
- Mühlmann, O. & Peintner, U. (2008) Ectomycorrhiza of *Kobresia myosuroides* at a primary successional glacier forefront. *Mycorrhiza* 18: 355-362.
- Mühlmann, O. & Peintner, U. (2008) Mycobionts of *Salix herbacea* on a glacier forefront in the Austrian Alps. *Mycorrhiza* 18: 171-180.
- Mühlmann, O., Bacher, M. & Peintner, U. (2008) *Polygonum viviparum* mycobionts on an alpine primary successional glacier forefront. *Mycorrhiza* 18: 87-95.
- Oberkofler, I. & Peintner, U. (2008) Influence of plant cover on the development of soil fungal communities in 150 year old soils. *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Vereins Innsbruck. Supplementum* 18.
- Peyronel, B. (1930) Simbiosi micorrizici tra piante alpine e Basidiomiceti. *Nuovo Giornale Botanico Italiano* 37: 655-663.
- Read, D.J. & Haselwandter, K. (1981) Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytologist* 88: 341-352.
- Schadt, C.W., Martin, A.P., Lipson, D.A. & Schmidt, S.K. (2003) Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils. *Science* 301: 1359-1361.
- Senn-Irlet, B. (1987) Ökologie, Soziologie und Taxonomie alpiner Makromyzeten (Agaricales, Basidiomycetes) der Schweizer Zentralalpen. Diss. Universität Bern: 310 S.
- Tscherko, D., Hammesfahr, U., Marx, M.-C. & Kandeler, E. (2004) Shifts in rhizosphere microbial communities and enzyme activity of *Poa alpina* across an alpine chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1685-1698.

Tscherko, D., Hammesfahr, U., Zeltner, G., Kandler, E. & Bocker, R. (2005) Plant succession and rhizosphere microbial communities in a recently deglaciated alpine terrain. *Basic and Applied Ecology* 6: 367-383.

Verzeichnis der AutorInnen

Ursula Peintner
Universität Innsbruck
Institut für Mikrobiologie
Technikerstr. 25, 6020 Innsbruck, Österreich
Ursula.Peintner@uibk.ac.at

Regina Kuhnert
Universität Innsbruck
Institut für Mikrobiologie
Technikerstr. 25, 6020 Innsbruck, Österreich
Regina.Kuhnert@uibk.ac.at