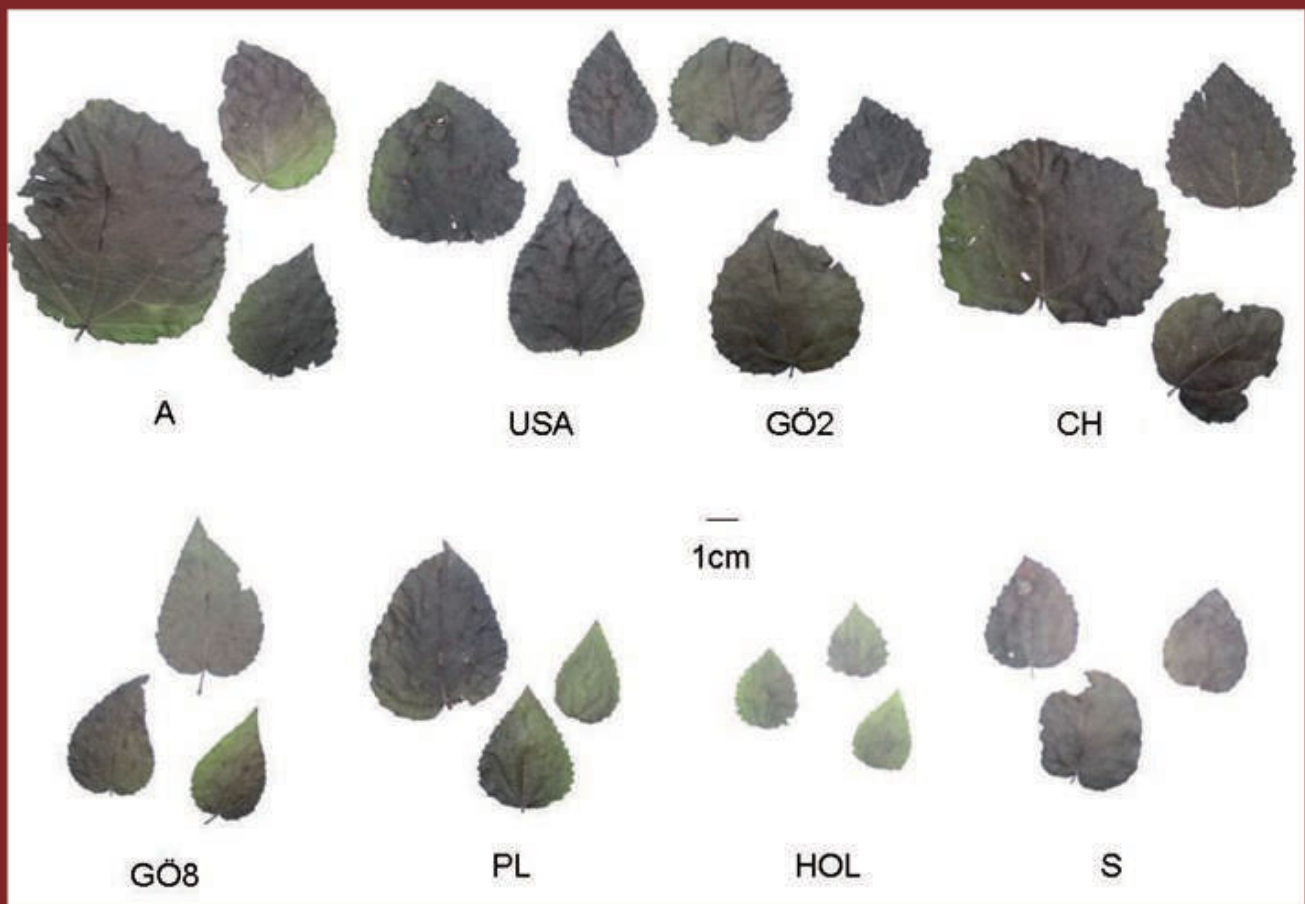

**Bedeutung von intraspezifischer Diversität
für Ökophysiologie und organismische
Interaktionen bei der Pappel**



**Bedeutung von intraspezifischer Diversität
für Ökophysiologie und organismische
Interaktionen bei der Pappel**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von
Frauke Kleemann
geboren in Halle (Saale)

Göttingen 2010

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2010

Zugl.: Göttingen, Univ., Diss., 2010

978-3-86955-390-0

1. Gutachterin: Prof. Dr. Andrea Polle

2. Gutachter: Prof. Dr. Reiner Finkeldey

Tag der mündlichen Prüfung: 31.05.2010

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2010

Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen

Telefon: 0551-54724-0

Telefax: 0551-54724-21

www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2010

Gedruckt auf säurefreiem Papier

978-3-86955-390-0

Für
Manfred

Inhaltsverzeichnis

<i>Abkürzungen</i>	<i>IV</i>
1. Einleitung	1
1.1 Die Schwarzpappel	1
1.2 Die Aspen	3
1.3 Mykorrhiza	4
1.4 Endophyten	4
1.5 Ziele der Arbeit	5
1.6 Literatur	6
2. Auswirkungen von Inokulierung mit <i>Paxillus involutus</i> MAJ und Fungizidbehandlung auf das Wachstum und den Schädlingsbefall von Schwarzpappelklonen	8
2.1 Einleitung	8
2.2 Material und Methoden	9
2.2.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen.....	9
2.2.2 Biometrische Aufnahmen	10
2.2.3 Biochemische Analysen	11
2.2.4 Elementanalysen.....	13
2.2.5 Fraßversuch und Toxizitätstest.....	13
2.2.6 Untersuchung der Mykorrhizierung	14
2.2.7 Statistische Auswertung	14
2.3 Ergebnisse	15
2.3.1 Wachstum und Biomasse	16
2.3.2 Mykorrhizierung.....	20
2.3.3 Blatinhaltsstoffe.....	21
2.3.3 Fraßversuch und Toxizitätstest mit <i>Helicoverpa amigera</i>	23
2.3.5 Ähnlichkeiten und Unterschiede der <i>P. nigra</i> Klone	27
2.4 Diskussion	30
2.4.1 Allgemeine Charakteristika der Schwarzpappelklone.....	30
2.4.2 Interaktionen der Schwarzpappelklone	31
2.5 Literatur	34
Anhang I.....	39
Anhang II.....	40
Anhang III	41
3. Ökologisch bedeutsame Merkmale in Vollgeschwisterfamilien der Aspe (<i>Populus tremula</i>) unter dem Einfluss eines Fungizides	46
3.1 Einleitung	46
3.2 Material und Methoden	47
3.2.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen.....	47
3.2.2 Genetische Untersuchungen	50

Inhaltsverzeichnis

3.2.3 Biometrische Aufnahmen	51
3.2.4 Bestimmung des Endophytenbewuchses.....	52
3.2.5 Biochemische Analysen	54
3.2.6 Elementanalysen.....	57
3.2.7 Statistische Auswertung	57
3.3 Ergebnisse	58
3.3.1 Wachstum und Biomasse	58
3.3.2 Blattinhaltsstoffe.....	61
3.3.3 Charakterisierung des Ernährungszustandes	63
3.3.4 Interaktion von Aspen mit Mikroorganismen	65
3.3.4 Ähnlichkeiten und Unterschiede der Kreuzungen.....	66
3.3.4 Untersuchungen zu den Verwandtschaftsbeziehungen	68
3.4 Diskussion.....	71
3.4.1 Austriebsverhalten	71
3.4.2 Interaktionen mit Symbionten	71
3.4.3 Blattinhaltsstoffe.....	72
3.4.4 Ähnlichkeiten und Unterschiede der Vollgeschwisterfamilien	73
3.5 Literatur	75
4. Einfluss von Biodiversität auf das Wachstum und die Produktivität von Aspen: Freilandversuch auf einer historischen Dauergrünlandfläche.....	81
4.1 Einleitung	81
4.2 Material und Methoden	83
4.2.1 Standortcharakteristika	83
4.2.1 Pflanzenmaterial	85
4.2.3 Pflanzplan	89
4.2.4 Biometrische Aufnahmen.....	91
4.2.5 Blatt- und Bodenproben	91
4.2.6 Knospenbonitur	92
4.2.7 Mikrometeorologische Messungen	92
4.2.8 Datenauswertung	92
4.3 Ergebnisse	94
4.3.1 Mikrometeorologische Daten	94
4.3.2 Vegetationsende und Vegetationsdauer	96
4.3.2 Boden.....	98
4.3.3 Herkunftsspezifisches Anwuchsverhalten, Ausfallquoten	100
4.3.4 Herkunftsspezifische Einflüsse auf Wachstum und Biomasse.....	100
4.3.6 Blattgrößen, Kohlenstoff und Stickstoffgehalt der Blätter.....	107
4.3.7 Einfluss der Biodiversität auf das Wachstum der Aspen	110
4.3.8 Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Aspenherkünften	119
4.4 Diskussion.....	122
4.4.1 Wachstum der Aspenherkünfte	122
4.4.2 Knospenschluss und Vegetationsdauer	123
4.4.3 Bodenparameter.....	123
4.4.4 Einfluss der Diversität	124

4.5 Literatur	126
Anhang I	131
Anhang II.....	132
Anhang III	135
Anhang IV	136
5. <i>Synopse</i>.....	137
5.1 Bedeutung der Diversität für die Ökosystemfunktionen.....	137
5.2 Bedeutung der Symbionten	138
5.3 Literatur	139
6. <i>Zusammenfassung</i>.....	141
7. <i>Publikationen</i>.....	144
8. <i>Danksagung</i>.....	145

Abkürzungen

A	Österreich
AM	arbuskuläre Mykorrhiza
ANOVA	Varianzanalyse (Analyse of Variance)
BCA	Bicinchoninsäure
BSA	Bovines Serumalbumin
°C	Grad Celsius
C	Kohlenstoff
Ca	Kalzium
CH	Schweiz
CaCl ₂	Kalziumchlorid
cm	Zentimeter
d	Tag
d. h.	das heißt
DMSO	Dimethylsulfoxid
dpi	dots per inch (Punkte pro Zoll)
EM	Ektomykorrhiza
EPPO	European and Mediterranean Plant Protection Organization
<i>et al.</i>	<i>et alii</i> (und andere)
Fe	Eisen
FeCl ₃	Eisen- (III) Chlorid
FG	Frischgewicht
g	Gramm
g	Erdbeschleunigung
GÖ	Göttingen
h	Stunde
ha	Hektar
HCl	Salzsäure
HNO ₃	Salpetersäure
HOL	Holstein
H ₂ SO ₄	Schwefelsäure
ICP	Elementanalyse (Inductively Coupled Plasma)
K	Kalium
K	Kreuzung
kg	Kilogramm
KH ₂ PO ₄	Kaliumdihydrogenphosphat
KPP	Kaliumphosphatpuffer
l	Liter
LD	letale Dosis
m	Meter
M	Molar
MANOVA	multivariate Varianzanalyse (Multiple Analyse of Variance)
mg	Milligramm
Mg	Magnesium
MgSO ₄	Magnesiumsulfat
mm	Millimeter

Abkürzungen

mM	Millimolar
min	Minute
ml	Milliliter
Mn	Mangan
MW	Mittelwert
µl	Mikroliter
N	Stickstoff
Na ₂ CO ₃	Natriumcarbonat
NaCl	Natriumchlorid
NaOH	Natronlauge
(NH ₄) ₂ SO ₄	Ammoniumsulfat
nm	Nanometer
P	Phosphor
PL	Polen
RFLP	Restriktionsfragmentlängenpolymorphismus
s	Sekunde
S	Schwefel
S	Schweden
SD	Standardabweichung
SE	Standardfehler
St	Stück
TG	Trockengewicht
u. a.	unter anderem
U/min	Umdrehungen pro Minute
ü. NN	über Normal Null
USA	United Staates of America
V	Volumen
vgl.	vergleiche
WHD	Wurzelhalsdurchmesser
z. B.	zum Beispiel
z. T.	zum Teil
%	Prozent

1. Einleitung

Die Pappel (*Populus spp.*), die zur Familie der *Salicaceae* gehört, ist eine seit Jahrhunderten in Mitteleuropa wirtschaftlich genutzte Gattung. Ihre Nutzung war und ist dabei Schwankungen unterworfen. Wurde das Holz von Pappeln früher häufig für Haushaltsgegenstände wie Schüsseln und Löffel gebraucht, dient es heute vorwiegend der Zellstoff- und Papierindustrie. Die Weiterentwicklung moderner Verbrennungsanlagen, aber auch die Entstehung bzw. Wiederentdeckung von Kurzumtriebsanbausystemen (früher Niederwaldbetrieb) trugen dazu bei, dass seit einigen Jahren die energetische Nutzung dieser raschwüchsigen Hölzer immer interessanter wird.

1.1 Die Schwarzpappel

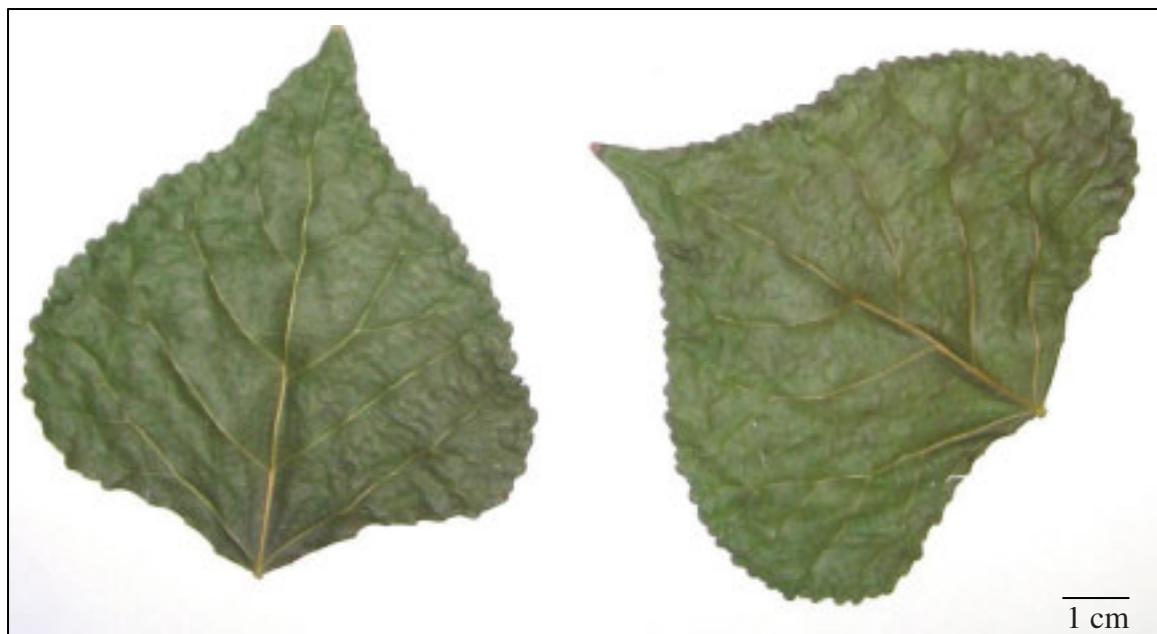


Abbildung 1: Blätter der Schwarzpappel (*Populus nigra*)

Die Schwarzpappel (*Populus nigra*), Baum des Jahres 2006, ist eine in Deutschland selten gewordene Art der Gattung *Populus*. Ihre wirtschaftliche Bedeutung war im Verlauf der Jahrhunderte starken Schwankungen unterworfen und reicht von der Produktion von Prothesen nach den Weltkriegen über die Zündholzproduktion bis hin zur Papier- und Sperrholzproduktion (Roloff 2006). Technische Eigenschaften wie ein hoher Abnutzungswiderstand, Elastizität und Splitterfestigkeit, aber auch Eigenschaften wie Geruchs- und Geschmacksneutralität machen das Holz der Pappel

Einleitung

zu einem vielseitig einsetzbaren Rohstoff (Grosser 2006). Besonders Schwarzpappelhybride haben wirtschaftliche Bedeutung erlangt. Einer der ersten Schwarzpappelhybride, *P. x canadensis*, wurde bereits im 17. Jahrhundert aus der europäischen und der kanadischen Schwarzpappel (*P. deltoides*) gekreuzt. In jüngster Zeit werden vor allem Hybriden aus Balsampappeln, z. B. *P. maximowiczii*, und Schwarzpappel (*P. nigra*) als schnellwachsende Baumarten in Kurzumtriebsplantagen zur Gewinnung erneuerbarer Energien eingesetzt (Hofmann 2002).

Das ursprünglich natürliche Verbreitungsgebiet der Schwarzpappel erstreckt sich von Nordafrika bis Skandinavien, im Osten reicht die Verbreitungsgrenze bis ans Kaspische Meer (Roloff 2006).

Als Charakterart der Weichholzaue bevorzugt die Schwarzpappel sandige Flusskehren, die für ein Auflaufen der Naturverjüngung unerlässlich sind. Die europäische Schwarzpappel ist in der Lage, Überschwemmungen und Übersandungen zu tolerieren, auch kann der Baum selbst größere Verletzungen überwallen. Das Regenerationspotential kann zur Vermehrung über Steckhölzer genutzt werden, um so aus einem Individuum zahlreiche Klone zu gewinnen (Weisgerber 2006). Als Pionierbaumart verfügt die Schwarzpappel über ein hohes Anpassungspotential an Änderungen der Standortbedingungen, welche durch die Auedynamik bedingt werden (Immert und Lefèvre 2003).

Heute werden mittels genetischer Analysen (z. B. Isoenzymanalyse, RFLP Marker) viele natürliche Standorte von Schwarzpappel- (Relikt-) Populationen erfasst und unter besonderen Schutz gestellt. Diese Maßnahmen sollen dazu beitragen, die Schwarzpappel als eine der gefährdeten Baumarten Deutschlands zu erhalten (Töber *et al.* 2006, Holderegger *et al.* 2005). Neben der Lebensraumzerstörung durch Gewässerbegradigung (Volk 2006) und Auwaldvernichtung stellt besonders die Genintrogression zwischen Schwarz- und Hybridpappeln, welche zur schleichenden Vermischung des Erbmaterials führt, eine existenzielle Bedrohung für die Schwarzpappel dar (Csencsics *et al.* 2009, Smulders *et al.* 2008, Heinze 2008, Ziegenhagen *et al.* 2008).

1.2 Die Aspe

Die Aspe, Espe oder auch Zitterpappel (*Populus tremula*), die zur Sektion *Populus* gehört, wird als anpassungsfähige Primärbaumart beschrieben, die in der Lage ist, auch Extremstandorte zu besiedeln. Sie verkraftet kurzfristige Trocken- wie Nassphasen ebenso wie Nährstoffmangel (Dimpfelmeier 1963). In den Alpen sowie in den Pyrenäen, im Kaukasus und im Altai besiedelt sie Standorte bis zu 2000m ü. NN (Stettler *et al.* 1996). Ihr helles Holz wurde seit dem Mittelalter für Brennholz, Prothesen und später für die Zündholzproduktion genutzt. In der heutigen Zeit findet es vornehmlich in der Papierindustrie, in der Sperrholzproduktion, zur Herstellung von Spankörben und Holzlöffeln sowie im Energiesektor Abnehmer. Fossilfunde belegen, dass die Aspe bereits in der frühen Kreidezeit in Grönland vorkam (Tamm 2006). Der Namen Zitterpappel ist entstanden, da die langstieligen adulten Blätter des Baumes schon bei schwachem Wind aneinander schlagen und so ein klapperndes Geräusch erzeugen, sie „zittern wie Espenlaub“ (Tamm 2006).

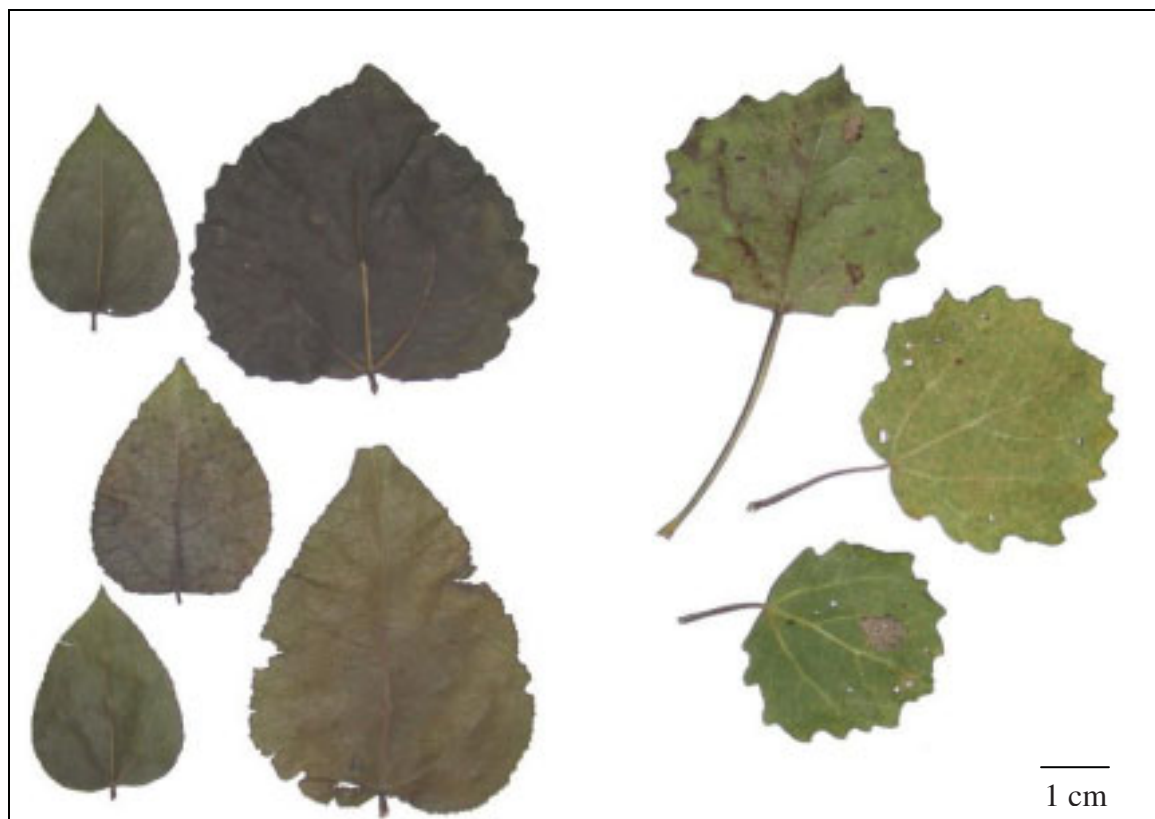


Abbildung 2: Blätter der Aspe (*Populus tremula*), juvenil - links, adult - rechts

1.3 Mykorrhiza

Als Mykorrhiza bezeichnet man eine symbiontische Lebensgemeinschaft, bei der Pilze mit dem Feinwurzelsystem von Pflanzen in Kontakt treten. Die Pilze liefern den Pflanzen dabei Nährstoffe und verbessern die Wasserversorgung durch die Oberflächenvergrößerung der Feinwurzeln und erhalten im Austausch Assimilate. Die symbiontische Beziehung geht in einigen Fällen soweit, dass die Pflanzen ohne den Pilz als Partner nicht überlebensfähig sind (Raven *et al.* 1985, Smith und Read 2008). 80% der heute lebenden Landpflanzen sind mykorrhiziert. Dabei unterscheidet man zwei Gruppen von Mykorrhiza: die arbuskuläre Mykorrhiza und die Ektomykorrhiza. Die arbuskuläre Mykorrhiza ist am häufigsten vertreten und gleichzeitig die Urform der Mykorrhiza. Ihre Hyphen wachsen in die Wurzelzellen und treten so mit der Wirtspflanze in Kontakt. Die Ektomykorrhiza hat sich parallel entwickelt. Ihre Hyphen wachsen als Mantel um die Wurzelzellen herum und in den Interzellularraum zwischen den Wurzelrindenzellen (Smith und Read 2008). Häufig ist eine Koevolution von Ektomykorrhiza und Wirtspflanze zu beobachten. Es gibt viele Pflanzen, die beide Formen der Mykorrhiza ausbilden (Wang und Qiu 2006). Für das Wachstum und die Entwicklung von Pappeln im Speziellen spielt das Vorhandensein von Mykorrhizapilzen eine wichtige Rolle: Die Symbiose von Baum und Pilz bringt Nährstoffvorteile, die an armen Primärstandorten die Pappeln bevorzugt besiedeln oder in Trockenperioden für das Überleben entscheidend sein können.

1.4 Endophyten

Endophytische Pilze kommen an Pflanzen sowohl als Symbionten als auch als Parasiten vor. Symbiontische Endophyten sind in vielen Pflanzenteilen wie Wurzeln, Blättern, Stängeln, Blüten oder Früchten gefunden worden. Es sind sowohl wirtsspezifische als auch Ubiquisten bekannt (Petrini *et al.* 1979). Endophyten verbessern die Überlebenschancen ihrer Wirtspflanzen bei Trockenheit und bilden giftige Sekundärmetabolite, die Insekten, Bakterien und andere Pilze abwehren können (Clay 1996, Krohn *et al.* 2006).

1.5 Ziele der Arbeit

Die Untersuchungen beschäftigten sich mit Fragestellungen zur Auswirkung steigender innerartlicher Diversität auf Wachstum und Produktivität von Pappeln. Neben der allgemeinen Charakterisierung der Wuchseigenschaften der untersuchten Schwarz- und Zitterpappeln sollten auch deren Interaktionen mit Symbionten und Insekten untersucht werden.

Die wesentlichen Fragestellungen waren:

- Welchen Einfluss hat die Inokulation mit einem Mykorrhizapilz und eine Fungizidbehandlung auf das Wachstum von Schwarzpappelklonen?
- Wie wirken sich die Inokulation und Fungizidbehandlung auf Insekten aus, die an den Schwarzpappelklonen fressen?
- Welche Auswirkungen hat die Diversität innerhalb und zwischen Vollgeschwisterfamilien der Aspe auf deren Wachstum?
- Welchen Einfluss haben Symbionten und eine Fungizidbehandlung auf das Wachstum und die Produktivität von Aspenvollgeschwisterfamilien?
- Wie wachsen verschiedene Herkünfte von Aspen auf einem Grenzertragsstandort?
- Welchen Einfluss hat die Diversität auf das Wachstum und die Biomasseproduktion von Aspenherkünften?

1.6 Literatur

Csencsics D., Angelone S., Paniga M., Rotach P., Rudow A., Sabiote, Shwab P., Wohlhauser P., Holderegger R. (2009): A large scale survey of *Populus nigra* presence and genetic introgression from non-native poplars in Switzerland based on molecular identification, *J. Nature Conserv.* 17, S. 142 – 149

Clay K. (1996): Interactions among Fungal Endophytes, Grasses and Herbivores, *Res. Pop. Ecol.* 38, S. 191 – 201

Grosser D. (2006): Das Holz der Pappel – Eigenschaften und Verwendung, Beiträge zur Schwarzpappel, Berichte der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft 52, S. 56 – 63

Heinze B. (2008): Molecular genetics: Trees' genes and traits link up, *Heredity* 101, S. 3 – 4

Hofmann M. (2002): Anbau von Pappeln auf landwirtschaftlichen Stilllegungsflächen zur Erzeugung von Holzstoff für die Papierherstellung, Forschungsinstitut für schnellwachsende Baumarten Hann. Münden, Merkblatt 12, 27 S.

Holderegger R., Angelone S., Brodbeck S., Csencsics D., Gugerli F., Hoebee S. E., Finkeldey R. (2005): Application of genetic markers to the discrimination of European Black Poplar (*Populus nigra*) from American Black Poplar (*P. deltoides*) and Hybrid Poplars (*P. x canadensis*) in Switzerland, *Trees* 19, S. 742 – 747

Imbert E., Lefèvre F. (2003): Disposal and gen flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system, *J. Ecol.* 91, S. 447 – 456

Krohn K., Dai J., Kock I., Flörke U. (2006): Diversität biologisch aktiver Naturstoffe aus endophytischen terrestrischen und marinen Pilzen, *Humboldt-Nachrichten; Berichte des Humboldt-Vereins Ungarn*, Nr. 27, S. 2 – 9

Petrini O., Müller E., Luginbühl M. (1979): Pilze als Endophyten von grünen Pflanzen, *Naturwissenschaften* 66, S. 262 – 263

Raven P.H., Evert R.F., Curtis H. (1985): *Biologie der Pflanzen*, Walter de Gruyter, Berlin, 764 S.

Roloff A. (2006): Der Baum des Jahres 2006: die Schwarz-Pappel (*Populus nigra* L.) – Biologie, Ökologie, Verwendung, Fachtagung zum Baum des Jahres 2006, Eberswalder Forstliche Schriftreihe Band XXVII, Eberswalde, S. 8 – 14

Smith S.E., Read D.J. (2008): *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, London, 800 S.

Smulders M.J.M., Cottrell J.E., Lefèvre F., van der Schoot J., Arens P., Vosman B., Tabbener H.E., Grassi F., Fossati T., Castiglione S., Krystufek V., Fluch S., Burg K., Vornam B., Pohl A., Gebhardt K., Alba N., Agúndez D., Maestro C., Notivol E.,