

Hexenring der Nebelkappe
[*Clitocybe nebularis* (Batsch: Fr.) Kummer] in einer
Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese [*Cirsio tuberosi*-Molinietum]
– Einfluss auf Vegetation und Edaphon –

Fairy Ring of Cloudy Funnelcap (*Clitocybe nebularis*) in the
***Cirsio tuberosi*-Molinietum-Community**
– Influence on Vegetation and Soil –

DIETMAR WINTERSTEIN

(Manuskripteingang: 16. November 2004)

Kurzfassung: Huminstoffe, aus verrottetem Material entstanden, repräsentieren den Hauptteil organischer Substanz in Böden und im Torf. Das Biopolymer Lignin ist eine wichtige Ausgangsverbindung im Prozess der Humifizierung. Nur Basidiomyceten haben die Fähigkeit entwickelt, das persistente Lignin in nennenswertem Umfang abzubauen und darin eingebettete Kohlenhydrate simultan frei zu legen, die dem Pilz als eigentliche Energiequelle dienen. Es kann angenommen werden, dass Holz-abbauende Weißfäule-Pilze und gewisse Streuzersetzer aus der Ordnung der *Agaricales* ähnliche komplexe Enzym-Systeme besitzen, die derselben ökologischen Strategie folgen. *Clitocybe nebularis* und *Calocybe gambosa* degradieren Huminstoffe zu Fulvinsäuren. Oxidoreductasen, v.a. Laccasen, agieren wahrscheinlich mit hydrolytischen Enzymen (Proteasen, Esterasen) in einer konzertierten Aktion und legen in Huminstoffen eingepackte Stickstoffverbindungen frei. Im aktuellen Fall mineralisiert ein Hexenring des Pilzes Humus/Torf und führt dem Ökosystem solch enorme Stickstoffmengen zu, dass Stickstoffzeiger sich ansiedeln. Auf einer wertvollen Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese dominieren im Bereich des Hexenringes Disteln, insbesondere *Carduus crispus*, und andere Nitrophyten.

Schlagworte: *Clitocybe nebularis*, Hexenringe, Huminstoff-Degradierung, Stickstoff-Mineralisation, *Cirsio tuberosi*-Molinietum

Abstract: The photosynthesis makes it possible for autotrophic plants to assimilate the substances they need for growth. On the other hand the heterotrophic fungi degrade these components and absorb the fragments from their environment. Fungi attack and decompose an amazing array of organic compounds. Survival of the ecosystem depends on fungal balancing activities. Lignin, like cellulose and hemicelluloses, is a major component of plant material and the most abundant form of aromatic carbon in the biosphere. Corrosion is the simultaneous degradation of cellulose and lignin to get access to carbohydrates as nutrient source. Lignin first is a worthless debris which embeds the foodstuff cellulose. It can be concluded that wood-decaying basidiomycetes causing white-rot and certain litter-decomposing agarics possess similar lignin-degrading capacities and enzyme systems following the same ecological strategy of effectively degrading the recalcitrant lignin-barrier. All litter-decomposing basidiomycetes tested produce laccases, some secrete also Mn-peroxidases. Humic substances are a major constituent of advanced litter and wood decay. Agarics, such as *Clitocybe nebularis* as well *Calocybe gambosa*, which colonize litter and in particular peat-soil, are involved in humus turnover by their recycling of humic substances. *C. nebularis* disintegrates and decolorizes humic material in peat. Humic acids bleaching results in the decomposition to fulvic acids and is accompanied by partial mineralisation and combustion. Litter decomposing agarics, e.g. *Clitocybe nebularis* and *Calocybe gambosa*, can increase available nutrients such as nitrogen by means of supposed concerted actions of ligninolytic and hydrolytic enzymes (proteases, esterases etc.). Proteolytic enzymes are thought to scavenge nitrogen from peat soil, humic substances and woody cell walls of litter. In the current case a fairy ring of the fungus degrades peat-soil, providing mineralized nitrogen in such a dimension that nitrophilous thistles in particular *Carduus crispus* intrude into a precious waxcap meadow. The ecological and edaphical inquiries of the *Cirsio tuberosi*-Molinietum community remark a tremendous shift in the inventory of species as well as the decline of vegetation due to mineralisation.

Keywords: *Clitocybe nebularis*, fairy ring, litter decomposing, nitrogen mineralisation, *Cirsio tuberosi*-Molinietum

1. Einleitung

Das Naturschutzgebiet „Kalkarer Moor - Arlofer Bruch“ zählt als Kalkflachmoor wie alle

Moor-Ökosysteme zu den am stärksten gefährdeten und inzwischen selten gewordenen Biotoptypen. Das Moor wurde in der Vergangenheit von SCHUMACHER (1974, 1977), FORWICK

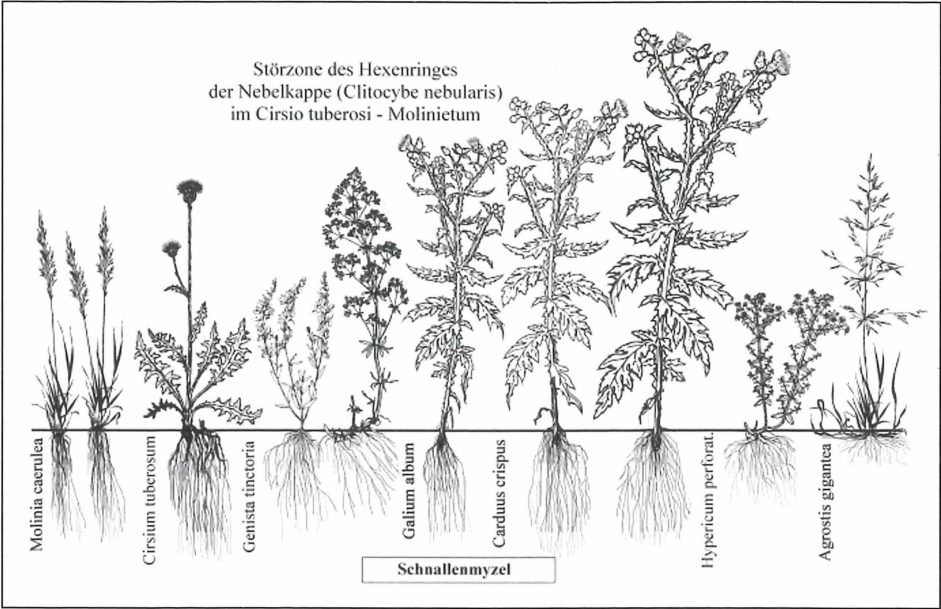


Abbildung 1. Hexenring der *Clitocybe nebularis*: Schnitt durch die Störzone
Figure 1. Fairy ring of *Clitocybe nebularis*: sectional view of the disturbed phytocoenosis

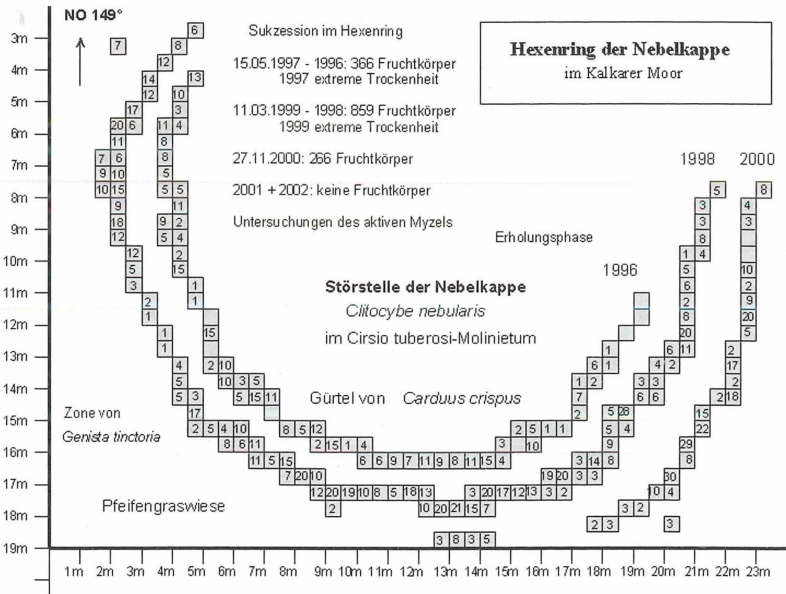


Abbildung 2. Hexenring der *Clitocybe nebularis*
Figure 2. Fairy ring of *Clitocybe nebularis*

(1995) und LEYER (1995) vegetationskundlich untersucht und beschrieben; Vegetation, Pflanzengesellschaften und Bodenverhältnisse ANACKER (1963) sind eingehend bekannt.

Pflanzenbestände, die unter gleichen Standortbedingungen stehen, sind in ihren floristischen Aspekten so ähnlich, dass sie auch ein homogenes Bild bieten und sich gegen andere Gemeinschaften abgrenzen lassen. Grenzbereiche, wie z. B. ein Fußpfad, der durch einen Wiesenbestand führt, werden auf Grund ihrer abweichenden Artenzusammensetzung aus einer Vegetationsaufnahme ausgeklammert (STEBING & FANGMEIER 1992).

Diese Arbeit beschäftigt sich dagegen mit einer Störstelle, nämlich einem Hexenring, der die Pflanzengemeinschaft einer Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese nachhaltig verändert. Weiterhin wird in dieser Wiese ein Hexenring von *Calocybe gambosa* (FRIES) Donk ökologisch bewertet.

2. Methoden

Bodenproben stellen ein hochsensibles, dynamisches Mosaik dar; die analytischen Auswertungen der Bodenextrakte in den Versuchsreihen sind eine Momentaufnahme und kaum reproduzierbar. Die Bodenproben – Mull (nHv), Mulm (nHm), und Anmoorgley (Aa) – werden aus einer Tiefe von 0...15 cm mit einem Spaten oder einem Löwenzahnstecher entnommen. Dieser Bereich des Bodenprofils dürfte für die Nährstoffumsetzung und Humusbildung im Boden der wichtigste sein. Zur Analyse werden bodenfeuchte Proben im Verhältnis 1:5 mit CaCl_2 -Lösung (0,0125 Mol/l) sofort extrahiert und analysiert. Die Analysen werden als Reihe durchgeführt.

Korrekturfaktor bei der Extraktion

Die Nährstoffgehalte der Böden lassen sich nur vergleichen und bewerten, wenn sie auf denselben Ausgangszustand des Bodens in Hinsicht auf den Wassergehalt bezogen werden. Bei allen Analysenwerten, die aus feuchten Bodenproben ermittelt werden, ist es erforderlich, die Bodenfeuchte bei den Messergebnissen zu berücksichtigen und die Analysenwerte auf die Trockenmasse (Trocknung bei 105 °C) der entsprechenden Probe zu beziehen. Dies erfolgt durch Multiplikation mit dem Feuchte-Faktor:

$$\begin{aligned} x \text{ [ppm]} \cdot (100 \% - \text{Feuchte } \%) &= \\ y \text{ [ppm]} \cdot (\text{H}_2\text{O} / \text{CaCl}_2\text{-Lösung } 500 \% &+ \\ \text{Feuchte } \%) \end{aligned}$$

Kolorimetrische Auswertungen der Bodenextrakte – DIN-Verfahren

Nach der visuellen Messung mit Testbestecken werden Konzentrationen und Verdünnungen der Probe abgestimmt. Alle Reihenuntersuchungen erfolgen mit Visocolor- und Nanocolor-Küvetten-Tests der Firma Macherey-Nagel. Die angefärbten Reaktionslösungen werden mit einem Filter-Fotometer (PF-11) ausgewertet. Ammonium wird nach Berthelot, Nitrat nach Griess-Illoway oder als 2,6-Dimethylphenol-Komplex fotometrisch ermittelt.

CAL-Methode - Phosphor und Kalium

Verfügbarer Phosphor und Kalium werden konventionell nach der CAL-Methode extrahiert und fotometriert. Bei Kalium werden die Trübungsreaktionen mit Natriumtetraphenylborat als Vorprobe nephelometrisch im Fotometer ausgewertet. Die Methode ist ausreichend, um Dimensionen abschätzen zu können. Kalium wird im Atom-Adsorptions-Spektralphotometer (Flammen-AAS) fotoelektrisch gemessen. Phosphor wird spektralfotometrisch oder fotometrisch mit einem Filter-Fotometer (PF-11) als Phosphor-Molybdänblau ausgewertet.

Gesamt-Kohlenstoff und Stickstoff, C/N-Quotient

Die Bestimmung von Ctotal und Ntotal wird mittels Elementaranalyse (trockene Veraschung) bei 1000 °C mit einem Fisons C-N-S-Analysator durchgeführt.

Bestimmung des Glühverlustes – Veraschung nach DIN 19684-3:2000-08

Die Bestimmung des Glühverlustes (Gehalt an organischer Substanz) und die Ermittlung des Kohlenstoffanteils sind nur bei hohem Humusgehalt sinnvoll, etwa mit den anmoorigen Böden beginnend. Die bei 105 °C getrocknete Bodenprobe wird bei 550 ± 25 °C bis zur Gewichtskonstanz glüht.

Umrechnung auf die Fläche [kg/ha]

Falls der Nährstoffgehalt auf der untersuchten Fläche ermittelt werden soll, muss dieser Wert aus der Konzentration (ppm = mg/kg) auf Mengen pro ha berechnet werden. Dazu sollte eine sinnvolle Schichtdicke ausgewählt werden und die Dichte des Bodens bekannt sein (SCHLICHTING et al. 1995). Ich kalkuliere wie LEYER (1995) mit einer Lagerungsdichte von $g = 0,6 \text{ g/cm}^3$ und einer Schichtdicke der Humusschicht von 15 cm. Diese Werte sind realistisch (WELP 2002), denn eine Dichte von $g = 1,5 \text{ g/cm}^3$ für Mineralböden ist zu hoch angesetzt. – Gehalt der Fläche: 1 ppm = 0,9 kg/ha.

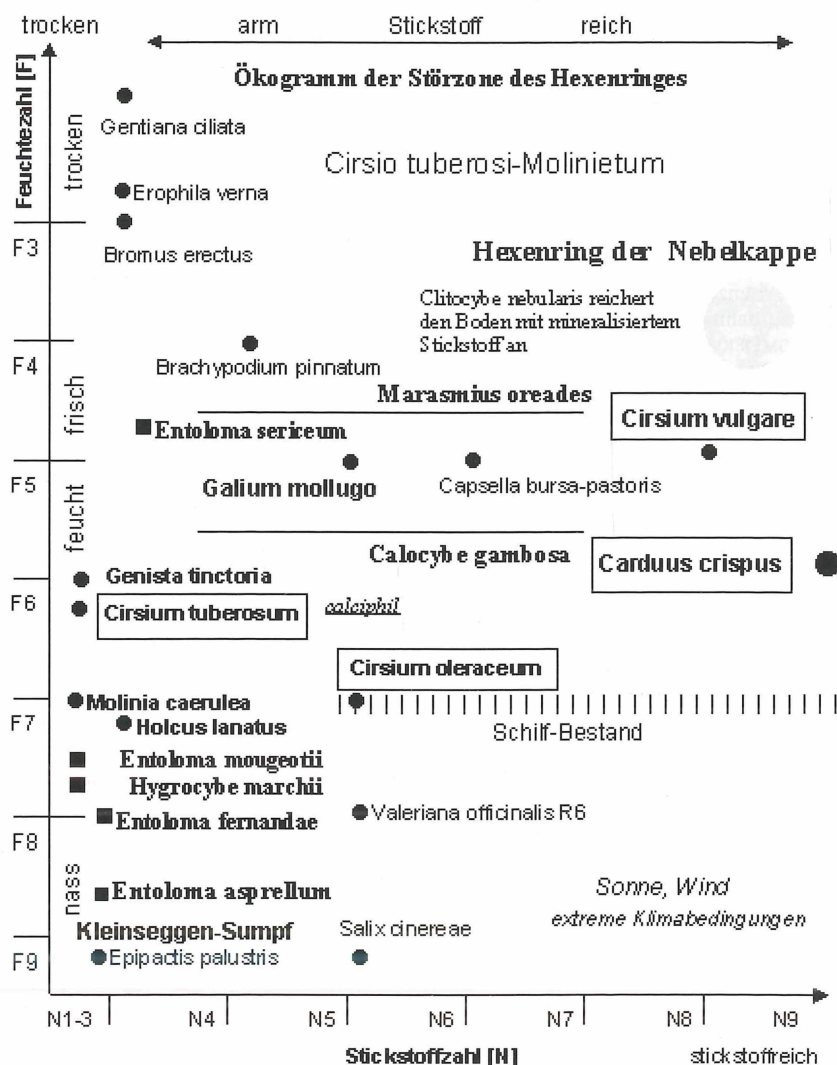


Abbildung 3. Ökogramm: Störzone des Hexenringes

Figure 3. Ecogramm: disturbance area of the fairy-ring

HPSEC-Elutionsprofile – Molekularmassen-Verteilung

Die HPSEC— High-Performance-Size-Exclusion-Chromatography — wird eingesetzt, um die Molekularmassen-Verteilung in einer Probe zu bestimmen. Diese Ausschluss-Chromatographie (Gelchromatographie) ist eine Trennmethode für Oligomere und Polymere, wobei die Trennung nach der Molekularmasse erfolgt: Eine Säule

wird mit einer Gelmatrix gefüllt, die relativ kleine, definierte Poren hat. Dabei können große Moleküle der Analysen-Mischung die Säule schnell durchlaufen, wohingegen kleinere Moleküle sich in den Poren „verfangen“ und erst später eluiert werden. Dadurch ist es möglich, polymere Bestandteile von niedermolekularen Anteilen sauber zu trennen.

Trennung: HPSEC an einer HEMA-Bio-Säule (linear; Polymer Standardservice, Mainz); De-

tektions-Wellenlänge 280 nm, Laufmittel Acetonitril / NaCl-K₂HPO₄-Lösung (0,43 %, 0,2 %) 20/80 (HOFRICHTER 2003).

3. Synökologische Erhebungen

3.1. Vegetationsaufnahme der Störstelle des Hexenringes

Habitat: *Cirsio tuberosi*-Molinietum (Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese)

Lokalität: Kalkarer Moor – Euskirchen MTB 5306/4

Naturraum: Nordeifel – Antweiler Senke

Höhenstufe: ~217 m ü. NN – kollin

Exposition: Süden, sonnig, Volllicht

Klima: regenarm, im Windschatten der Eifel

Mikroklima: extreme Bedingungen infolge starker Sonneneinstrahlung und austrocknenden Windes

Humusform: Fen, vererdeter Niedermoor-Torf (Mull) [nHv] oder degradierter Torf (Mulm) [nHm]

Bodentyp: geringmächtiges, kalkhaltiges Niedermoor [nHv] (Humus 30...70 %), Anmoor-Gley [Aa/Go/Gr] (Humus 15...30 %)

Gestein: Tone, Sande und Kiese

Größe der Untersuchungsfläche: ~600 m² (25 x 24 m) – Hexenring der Nebelkappe

Größe der Pflanzengesellschaft: ~1500 m²

3.2. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen

Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften hängen von verschiedenen Umweltfaktoren ab. Solchen Indikatoren kann ein bestimmter Zeigerwert zugeordnet werden. Die „Zeigerwerte der Pflanzen“ sind als wertvolle Hilfsmittel zu verstehen, um Standortbedingungen und Bedürfnisse für Pflanzen einschätzen zu können; sie sind kein Ersatz für pedologische Messungen (RIMÓCZI 1994, STEUBING & FANGMEIER 1992).

Zeigerwerte kennzeichnen lediglich das ökologische Verhalten aber niemals die Ansprüche einer einzelnen Pflanze (ELLENBERG 1992). Trockenheitszeiger im *Cirsio tuberosi*-Molinietum wie z. B. die Aufrechte Trespe (*Bromus erectus*) oder der Gefranste Enzian (*Gentianella ciliata*) werden erst in der Mischkultur einer Wiese durch Konkurrenten abgedrängt und weichen auf trockenere Böden aus, wohin ihnen Arten nicht zu folgen vermögen, die mehr Feuchtigkeit bedürfen (s. Ökogramm und Vegetationstabelle im Anhang).

3.3. Pflanzengesellschaft

Klasse: *Molinio-Arrhenatheretea* - Gesellschaften des Wirtschaftsgrünlandes

Ordnung: *Molinietalia caeruleae* – Nass- und Streuwiesen

Verband: *Molinion caeruleae* – Pfeifengrasgesellschaft

Assoziation: *Cirsio tuberosi*-Molinietum – Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese

Pfeifengraswiesen sind durch extensive Grünlandnutzung entstanden. Die Mahd erfolgt wegen Ertragsarmut und minderwertiger Futterqualität einschürig. Das Bewirtschaftungssystem fördert an den Bearbeitungsrythmus angepasste Pflanzenarten, so dass die Bestände zu den floristisch wertvollsten Grünlandgesellschaften gehören (POTT 1995). Der wichtigste Faktor für ihr Entstehen und ihre Erhaltung ist, dass sie ungedüngt bleiben. Das regelmäßige Mähen und Wegführen der Streu ist für den Erhalt der *Molinietalia* verpflichtend; ansonsten stellt sich das Artgefüge um, und die seltenen Charakterarten verschwinden. Man will aber auch der natürlichen Sukzession zum Wald hin vorbeugen (FORWICK 1995, FORWICK et al. 1998, LEYER 1995, SCHUMACHER 1974).

Die Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese ist eine Gesellschaft der sommerwarmen Gebiete. Die manchmal als Pfeifengras-Trespenrasen bezeichnete Wiese vermittelt zu den Mesobromion-Gesellschaften (POTT 1995). Im Zentrum des Moores an trockener Stelle gelegen, steht die Wiese in Kontakt mit Schilfbeständen. Der humose Boden ist ab 20 cm Tiefe tonig durchsetzt und anmoorig.

Erläuterung zum Ökogramm: Die Knollenkratzdistel (*Cirsium tuberosum*) kann sich auf der relativ trockenen Wiese behaupten; die Kohldistel (*Cirsium oleraceum*) bevorzugt dagegen ein feuchteres Habitat. Die Nebelkappe reichert den Boden mit mineralisiertem Stickstoff an, so dass sich Stickstoffzeiger wie die Krause Distel (*Carduus crispus*) ansiedeln. Die pedologischen, ökologischen und klimatischen Bedingungen für einen Streuzersetzer, wie z. B. die Nebelkappe, sind andere als für eine Gefäßpflanze. *Entoloma mougeotii* oder *Hygrocybe marchii* z. B. sind anspruchsvolle humicole Saprophyten.

3.4. Pilze der Wiesen und Moore

Pilze leben nicht isoliert, sondern sind als wichtiges Mitglied neben Pflanzen und Tieren in eine Lebensgemeinschaft einbezogen. Diese steht als Ökosystem in einem Wechselspiel mit dem abiotischen Lebensraum, dem Biotop/Mykotox.

Pilze können als wertvolle Parameter und sensible Indikatoren für die Qualität ihres Habitats

angesehen werden (s. Ökogramm). Manche Wiesen bewohnenden Pilze haben eine enge ökologische Amplitude und reagieren ebenso sensibel auf Störungen wie die Blütenpflanzen. Das Vorkommen der Pilze in diesen Pflanzen-Assoziationen ist jedoch so kurzfristig, sporadisch und wetterfühlend, dass man von Pilz-Assoziationen kaum sprechen kann. Die Bindung der Pilze an bestimmte Standorte und Pflanzengesellschaften ist schwieriger festzustellen als bei Gefäßpflanzen und Moosen. Viele Arten, die durch ihre Ansprache an das Substrat als Mykorrhizabildner oder Holzbewohner eigentlich Waldpilze sind, wachsen auch außerhalb von Waldgesellschaften – als *species alienus* – z. B. in Wiesen, soweit eben die Wurzeln benachbarter Bäume reichen. Manche Pilze treten vorwiegend in gestörten, heterogenen oder fragmentarischen Pflanzengesellschaften auf. Diese Schwierigkeiten bei der Zuordnung der Pilze zu bestimmten Pflanzengesellschaften beruhen darauf, dass das Vorkommen der Pilze z.T. von anderen Standortfaktoren abhängt als das der autotrophen Pflanzen (WINTERHOFF & BEGENAT 1993).

Pilze verändern durch ihre heterotrophe Lebensweise das Substrat. Sie entziehen sich selbst den Nährboden und bereiten ihn für andere Pilzarten vor, die den veränderten Bedingungen angepasst sind (Sukzession, s. 6.2.2.). In den relativ stabilen Biozönosen der Wiesen ist aber dieser Vorgang weniger auffällig, wenn man von den typischen Hexenringen einmal absieht. Durch das Welken der Wiesenpflanzen und der kontinuierlichen Zufuhr von Streu wird das Substrat immer wieder erneuert.

3.5. Hexenringe im Kalkarer Moor

Zuweilen kann man beobachten, dass die Fruchtkörper mancher Pilze in Ringen am Erdboden wachsen. Ein solches Auftreten kennen wir alle: es sind die Hexenringe. Pilz-Hyphen verflechten sich zum Myzel; irgendwann differenziert es zu Primordien, den Vorstufen der Fruchtkörper. Letztere sind es auch, die die meisten Menschen im Sinn haben, wenn von Pilzen die Rede ist. Hexenring-Bildung wird vorwiegend bei bodenbewohnenden Streuzersettern beobachtet. Nur weite Graslandschaften und offenes Gelände ermöglichen konkurrenzstarken Myzelien eine ungehinderte zentrifugale Ausbreitung und die ideale Anlage von Hexenringen.

Folgende Pilze bilden Hexenringe oder Reihen auf den Wiesen und im Gebüsch des Kalkarer Moores: *Agaricus sylvaticus*, *Agaricus macrosporus*, *Calocybe gambosa*, *Clitocybe*

nebularis, *Gymnopus (Collybia) confluens*, *Entoloma saepium*, *Lepiota aspera*, *Lepiota nuda*, *Lepista saeva*, *Macrolepiota rachodes*, *Marasmius oreades*, *Langermannia gigantea*.

4. Edaphische und klimatische Faktoren

Für die terricolen Pilze ist der Boden nicht nur der belebte Lebensraum (gr.: *εδάφος*, *edaphos* = *Edaphon*, Erdboden) und das Substrat (gr.: *πέδος*, *Pedon* = Fußspur, Boden), er hat auch Einfluss auf die Arten, die ihn besiedeln. Der Boden mit seinen vielfältigen Eigenschaften dient als Vehikel sowohl der Energiespeicherung und Energie-Umwandlung als auch der Filterung und Pufferung (s. 5.1.1.).

4.1. Torfabbau und Eutrophierung

Topogene Moore wie das Kalkarer Moor sind an das Grundwasser gebunden und finden sich an den tiefsten gelegenen Senken und Tälern (SUCCOW & JESCHKE 1986). Die Torfbildung wird unterbrochen, wenn das Moor entwässert wird. Infolge Grundwasser-Absenkung reicht der aerobe Bereich in größere Tiefen hinab und der vorher reduzierte Stoffkreislauf wird wieder mobilisiert. Torfschichten, also fossile Ressourcen, werden besonders im Kalkarer Moor degradiert. Die Torfmineralisation schwankt in Abhängigkeit von Klima, Grundwasserstand und Bodenfeuchte, C-Vorrat, Basenverhältnissen und Nutzungsart. Aus kalkhaltigen Niedermoores wird relativ mehr CO₂ freigesetzt als aus saurem Torf (SUCCOW et al. 2001).

Eine Erhöhung des pH-Wertes aktiviert und optimiert (bei pH 7) die biologischen Aktivitäten, die Verwesung, die Humifizierung und die Mineralneubildung (KUNTZE et al 1994). Analog ist die Sachlage bei der Kalkdüngung, wo einschneidende Veränderungen in der Streuschicht stattfinden. Wie bei der Grundwasser-Absenkung im Kalkarer Moor wird letztlich durch die Kalkdüngung eine Stickstoff-Anreicherung der Böden ausgelöst, die sich auch auf die Pilzflora auswirkt (TRAUTMANN et al. 1992, KRAEPELIN et al. 1997).

Bei SUCCOW et al. (2001) findet man Angaben über die Stickstoff-Mineralisation in Niedermoores:

1. Niedermoor torfe enthalten 1,3...3,5 % Gesamtstickstoff. Damit treten im Torf ähnlich hohe Stickstoffgehalte auf wie in lebendem Pflanzenmaterial.
2. Auf basenreichen Niedermoores führt die Moorentwässerung zur Freisetzung großer Stickstoffmengen. Hier sind in den oberen 20 cm/ha bis zu 30.000 kg Stickstoff vorhanden.

3. Durch Mineralisierung von jährlich etwa 1 % (300 kg N/ha) wird der Krume eine Stickstoffmenge zugeführt, die teilweise über der liegt, die unsere Kulturgräser benötigen.
4. Bei Grünland-Nutzung eines Niedermoores geben SCHEFFER & BARTELS (1974) einen durchschnittlichen Torfabbau von 1 cm und eine Stickstoff-Mineralisation von 500...800 kg N/ha pro Jahr an.
5. In extensiv genutzten Niedermooren wird mit der Ernte jährlich 15...66 kg N/ha/a entzogen (KOERSELMAN & VORHOEVEN 1992).
6. In tiefgründig entwässerten Niedermooren werden während der intensiven Nutzungsphase bis zu 250 kgN/ha/a mit der Mahd entnommen (KÄDING et al. 1994).

4.2. Bodenhorizonte (organische Lagen) der Untersuchungsflächen

Mull – nHv (Niedermoor-Torf, vererdet)
Mullerde ist die ideale Humus-Form der fruchtbaren Böden, die aus inniger Vermengung von Ton und Humus feinsten Verteilung entsteht. Die Mullbildung wird durch Bodenorganismen, insbesondere Regenwürmer bewirkt. Mull besteht aus Ton-Humus-Komplexen in Krümelform und kennzeichnet fruchtbare Böden mit ausreichender Basensättigung, guter Durchlüftung und hoher biologischer Aktivität.

Mulm – nHm (Niedermoor-Torf, vermulmt)
Schwach zersetzte Torfe (nH-Fen) haben eine gute Wasserdurchlässigkeit und Wasserspeicherfähigkeit: Stark zersetzte Torfe (Mulm) haben dagegen eine schlechte Wasserleitfähigkeit und eine zunehmende feste Wasserbindung und sind wasserabstoßend (KUNTZE et al. 1994). Mulm beschreibt eine für den Wasserhaushalt und Nährstoffdynamik sehr ungünstige, durch Wind leicht erodierbare Gefügestufe (SUCCOW et al. 2001).

Aber auch der Wärmehaushalt ist verändert! Der Boden erwärmt sich infolge geringer Wärmeleitfähigkeit bei Sonneneinstrahlung sehr schnell und stark. Brach liegender Mulm reflektiert die Wärmestrahlung kaum. Im Sommer wird der Boden oft über 40 °C heiß, im Winter treten verstärkt Bodenfröste auf (SUCCOW et al. 2001).

Anmoorgley [GA] – Horizont Aa/Go/Gr

Bei ständig hochstehendem Grundwasser zeigt der Anmoorgley einen nassen, humusreichen Oberboden mit bis zu 30 % organischem Anteil im Bodentrockengewicht (TM) über mineralischem Unterboden (ANACKER 1963, MÜCKENHAUSEN 1977, SCHEFFER et al. 1998).

4.3. Mikroklima

Das Vorkommen von Pilzen ist eng an abiotische Faktoren wie Mikroklima, Temperatur, Licht und Feuchtigkeit gebunden, welche auch die Fruktifikation entscheidend beeinflussen. Auf waserdurchtränkten Torfböden wird die Sauerstoffversorgung der Wurzeln zum entscheidenden Minimumfaktor, dem die Pflanzen durch eine innere Durchlüftung begegnen können. Alle Teile des Porenvolumens von Böden, die nicht mit Wasser gefüllt sind, enthalten Luft. Der Sauerstoffgehalt ist in der Bodenluft umso geringer, je intensiver das Wurzelwachstum und die Lebenstätigkeit des Edaphons sind (SCHEFFER et al. 1998). In tiefer gelegenen Bodenhorizonten, besonders wenn diese durchnässt sind, steigt der CO₂-Gehalt deutlich an und kann durch die Atmung der Pflanzenwurzeln und Aktivitäten von Bodenorganismen bis auf 100 % der Bodenluft angereichert sein (TOPP 1981).

Von den höheren Pflanzen, die mit ihren Wurzeln oft tief ins Erdreich vordringen können, um den Wasservorrat zu erschließen, unterscheiden sich die Streuzersetzer dadurch, dass ihre reich verzweigten Myzelien nur die oberen Schichten des Bodens durchsetzen. Mykorrhiza-Pilze können dagegen auch in tiefere Schichten vordringen. Für humicole Streuzersetzer, in noch größerem Maße für einen Hexenring, ist ein ständig feuchter, aber nicht Wasser-gesättigter Boden lebenswichtig.

Viele Pilze können erst im Herbst nach der Mahd Fruchtkörper ausbilden, wenn das Mikroklima ausgeglichen ist und die Bedingungen für die Verfügbarkeit von Nährstoffen günstiger sind. Im schattigen Gebüsch und Auwald, wo nicht Sonne und Wind extreme Bedingungen diktieren, haben es die humicolen Saprophyten leichter als die Wiesenpilze. Mykorrhiza-Pilze können von ihren Partnern partizipieren, als Kommensale durch das Wurzelgeflecht Wasser und Glukose aufnehmen. Für die Pilze ist vor allem die Feuchtigkeit der bodennahen Luftschicht von Bedeutung, weil sie die Wasserabgabe der Streuschicht verhindert.

Hinsichtlich ihrer Ansprüche an die Temperatur verhalten sich Pilze durchaus verschieden. Niedrige Temperaturen, bei denen die Stoffwechsel-Aktivitäten heruntergefahren werden, wirken zwar hemmend auf das Pilzwachstum, aber nicht in dem Maße wie die Trockenheit. Fäulnisprozesse können zur Temperaturerhöhung beitragen. Myzelwachstum, Zellulose- und Lignin-Abbau und Produktion von Biomasse müssen nicht das gleiche Temperatur-Optimum haben (SOPONSATHIEN 1998).

5. Stoffumsetzungs-Prozesse – Pilze als Mineralisierer

Organisches Material wird von den Pflanzen mit Hilfe des Sonnenlichts aufgebaut und von den Destruenten und Reduzenten wieder zerlegt. Für das Weiterleben der grünen Pflanzen und damit des ganzen Ökosystems sind die „Mineralisierer“ von entscheidender Bedeutung, weil sie die organische Masse enzymatisch abbauen und darin enthaltene Nährstoffe den Pflanzen wieder verfügbar machen (ELLENBERG 1966).

Bakterien und Pilze sind die zwei großen Gruppen aus dem Edaphon, welche die wichtigsten bodenbiologischen Prozesse im Boden vollbringen (HICKISCH & MÜLLER 1977, Topp 1981). Böden können unterschiedliche biologische Aktivitäten aufweisen; neben dem Verhältnis Bakterien zu Pilzen sind es vornehmlich diese Parameter, die im Biotop die Dynamik in folgender Rangfolge steuern (HICKISCH & MÜLLER 1977):

Temperatur > Bodenfeuchte >
Luft- und Nährstoff-Situation > Humusgehalt

Bakterien sind auf Grund ihrer hohen Stoffwechsel-Aktivität und ihrer schnelleren Reaktionsfähigkeit den Pilzen überlegen. Bei zunehmend trockenerem Boden vermindert sich die Aktivität der Bakterien, Pilze haben einen niedrigeren Schwellenwert und sind weiterhin aktiv. In vielen Fällen können sich Pilze gegenüber der Konkurrenz von Bakterien durchsetzen, weil sie bei geringerer Luftfeuchtigkeit wachsen können. Ihre Hyphen dringen durch schmale Spalten und Risse in das Substrat ein und transportieren Nährstoffe, auch aus eigener abgestorbener Substanz, über relativ weite Strecken bis zur Hyphenspitze (HAIDER 1995). Hyphen, die neue Nahrungsquellen erschließen sollen, werden von dem etablierten Myzel mit Nahrung versorgt, wenn sie noch kein geeignetes Nähr-Substrat gefunden haben (CAI et al. 1999).

Streu und die obersten Bodenschichten sind noch soweit durchlüftet, dass die aeroben Pilze darin ihren Lebensraum finden. In einem Milieu, welches arm an Sauerstoff, aber reich an Kohlendioxid ist, haben die Pilze ihre ökologische Nische gefunden. Das feinverzweigte Myzel, welches das Substrat durchzieht, gewährleistet den Pilzen ihre heterotrophe Ernährungsweise. Das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen ist ein sehr günstiges, der Kontakt eines Pilzes mit seiner Umwelt in Relation zu seiner Plasmamasse ein sehr intensiver. Eine feste Zellwand aus Chitin schützt die Pilze vor Selbstverdauung; sie können deshalb ihre Nährstoff-Quellen nur

durch extrazelluläre Verdauung und Diffusion erschließen. Enzyme werden ins Substrat ausgeschieden, welche außerhalb der Hyphen wirksam werden. Pilze wachsen durch Expansion an der Hyphen-Spitze. Sie absorbieren einfache Nährstoffe, die klein genug sind, die Hyphen-Wand zu passieren. Die Zellwände der Eumycota haben Poren von 2–3 nm, die nur Moleküle mit einer Molmasse unter 15–20 kDa durchlassen. Enzyme und Lectine werden durch Exozytose hauptsächlich an der Hyphen-Spitze ausgeschieden

5.1. Kohlenstoff-Umsetzungsprozesse

Kohlenstoff gelangt überwiegend durch die Assimilation grüner Pflanzen in die Moor-Ökosysteme. Leicht zerlegbare Kohlenstoff-Verbindungen werden nach dem Absterben der Pflanzen schnell wieder zu Kohlendioxid abgebaut, das damit in die Atmosphäre zurückkehrt. Man schätzt, dass nur 2...16 % der Netto-Primärproduktion der Moorvegetation im Torf gespeichert werden (SUCCOW et al. 2001). Das Kohlenstoff-Gerüst schwer abbaubarer Substanzen wie das Lignin bleibt jedoch erhalten oder wird in Huminstoffe überführt und in Form von Torf gespeichert (SPOSITO 1998). Zu den leicht verwertbaren Verbindungen gehören Zellulose, Hemizellulosen und Stärke. Sie sind die wichtigsten Energielieferanten für die Mikroorganismen. Obwohl Zellulose leicht abbaubar ist, enthält Torf trotzdem noch bis zu 25 % Zellulose, weil die Zellulose-Fibrillen der Zellwände in Lignin eingebettet sind. Die Resistenz des Lignins verhindert auch den Zellulose-Abbau (SUCCOW et al. 2001).

5.1.1. Humus

Humus ist die gesamte organische Bodensubstanz abzüglich der lebenden Biomasse. Es handelt sich um stabile polymere Verbindungen, die durch mikrobielle Aktivitäten gebildet werden (HAIDER 1996, SPOSITO 1998). Die Zersetzung des persistenten Biopolymers Lignin ist die Hauptquelle für die Humusbildung. Bodenbewohnende Saprophyten, auch *Clitocybe nebularis*, wandeln die jährlich anfallende Streu in Humus um (HOFRICHTER et al. 2002). Zersetzte Streu ist an der Bodenstruktur und funktionellen Charakteristika des Boden beteiligt. Diese schließen Fähigkeiten ein wie Durchlüftung, Wasserspeicherung und Drainage, Porenstruktur und Kationenaustausch, Speicherung und Stabilisierung labiler organischer Nahrungsreserven von Stickstoff und Schwefel (CARROLL & WICKLOW 1992, HAIDER 1996).

5.1.2. Huminstoffe

Huminstoffe – sie repräsentieren den Hauptteil organischer Substanz in Böden – sind Mischungen von unter einander aggregierten Makromolekülen, die sich aus partiell abgebauten Biopolymeren pflanzlicher Rückstände und aus mikrobiellen Biosyntheseprodukten gebildet haben (HAIDER 1996, HOFRICHTER et al. 2002). Humifizierung ist immer mit einer gewissen Mineralisierung und damit auch einem Stoffverlust verbunden (SUCCOW et al. 2001).

Aus Böden lassen sich Huminstoffe [HS] in drei Fraktionen mittels Natronlauge extrahieren: (1.) Humine: Bodensatz, weder in Natronlauge noch in Wasser löslich; (2.) Huminsäuren [HA]: in verdünnter Natronlauge löslich, Ausfällung bei pH <2; (3.) Fulvinsäuren [FA]: bei jedem pH in Wasser löslich.

5.1.3. Lignin

Holz ist ein Polymer aus den Naturstoffen Zellulose, Hemizellulose und Lignin. Erst die sinnvolle Anordnung und Verknüpfung dieser drei

Bestandteile – auf der Ebene der Ultrastruktur der verholzten Zellwand – verleihen Holz die besonderen mechanischen Eigenschaften. Lignin ist in den meisten Landpflanzen – zumeist in den Gefäßwänden und der Wurzel – enthalten und ermöglicht ihnen die für das Landleben erforderliche Festigkeit und Elastizität.

Die photosynthetisch gebildete Biomasse der Landpflanzen enthält zwischen 15...36 % Lignin. Lignin enthält 60...64 % Kohlenstoff und ist somit wesentlich C-reicher als Zellulose (HAIDER 1996).

Lignin, ein amorphes, dreidimensionales Biopolymer, das in die zweidimensionalen Zellulosefasern inkrustiert ist, ist ein Oxidationsprodukt von Phenylpropan-Bausteinen. Das Lignin in der verholzten Zellwand der Gräser ist durch einen hohen Cumaryl-Anteil charakterisiert. Da Lignin und Zellulose in der Natur wahrscheinlich keine Bindungen eingehen, ist im Verbundstoff „Zellwand“ außerdem noch ein Kontaktvermittler zwischen Faser und Matrix nötig. Diese Aufgabe übernimmt eine Hemizellulose, die eine chemische, kovalente Bindung mit dem Lignin eingeht. Mit seiner Phenol-Struktur liefert Lignin zusammen mit Fetten, Wachsen, Kohlenhydraten und auch Proteinen Ausgangsstoffe für die Huminstoffbildung. Diese Dauerhumus-Form ist gegenüber mikrobiellem Angriff relativ stabil.

5.1.4. Braunfäule oder Destruktionsfäule

Destruktion ist nur der Abbau von Zellulose; der Lignin-Rest bleibt als brüchige, oft würfelige, braune Masse zurück.

5.1.5. Weißfäule oder Korrosionsfäule

Weißfäule-Pilze verfügen über Multienzymsysteme, welche über Rückkopplungsmechanismen die simultane Umwandlung von Lignin und Zellulose oder ihren Oligomeren erlaubt (LEONOWICZ et al. 1999).

Im Verlauf der Evolution haben nur die höher entwickelten Basidiomyceten die Fähigkeit entwickelt, Lignin und Huminstoffe in nennenswertem Umfang abzubauen (Mineralisierung bis zum CO₂!), um an Hemizellulosen und Zellulose als eigentliche Kohlenstoff-Quellen zu gelangen. Lignin ist eine Abraum-Substanz, die der Pilz zuerst „knacken“ muss, um an die leichter verwertbare Zellulose zu gelangen. Mit Hilfe dieses ligninolytischen Enzymsystems ist es nur diesen Pilzen möglich, spezielle ökologische Nischen zu besetzen (HOFRICHTER et al. 2002, LEONOWICZ et al. 1999, STEFFEN et al. 2002a, b, c).

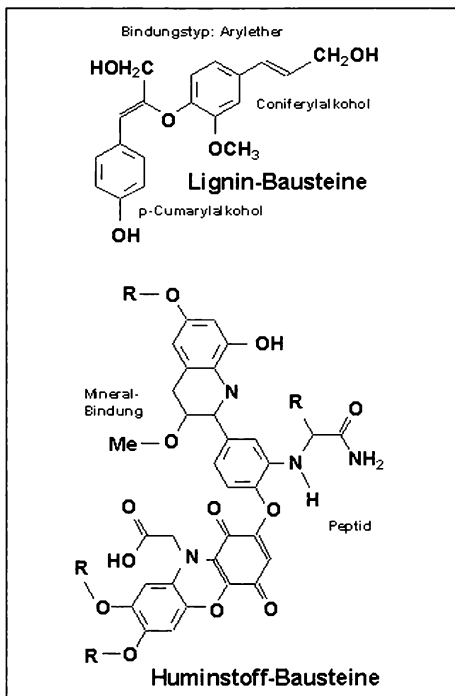


Abbildung 4. Struktur von Lignin- und Huminstoff-Bausteinen

Figure 4. Structure of lignin and humic material components

Weißfäule-Pilze produzieren verschiedene Isoformen extrazellulärer Oxidasen, Peroxidasen und Wasserstoffperoxid liefernde Enzyme, die das Lignin-Polymer in konzertierten, noch nicht ganz verstandenen Aktionen abbauen (EGGERT et al. 1995, PALMIERI et al. 2001). Diese Enzyme sind unspezifisch und attackieren ein breites Spektrum verschiedenster Substrate, auch hochtoxische Phenole und Azofarbstoffe (HOFRICHTER et al. 1998, PALMIERI et al. 2000, SCHEIBNER et al. 1997, STEFFEN et al. 2002b).

5.1.6. Das ligninolytische Enzymsystem

Die Enzyme der Weißfäulepilze können in drei Gruppen aufgeteilt werden (LEONOWICZ et al. 1999). Es sind hier nur die wichtigsten Enzyme aufgelistet:

1. Enzyme, die auf Kohlenstoff-Komponenten gerichtet sind
 - 1.1. Zellulasen – Zellulose und Hemizellulose
 - 1.2. Ligninasen – Lignin
 - 1.2.1. Phenoloxidasen
 - 1.2.1.1. Lignin-Peroxidase (LiP)
 - 1.2.1.2. Mangan-Peroxidase (MnP)
 - 1.2.2. Laccase (Polyphenoloxidase) (LAC)
 2. Superoxid-Dismutasen (SOD) und Glyoxaloxidasen
 3. Rückkopplungs-Enzyme
 - 3.1. Glucose-1-Oxidase (GOD)
 - 3.2. Arylalkohol-Oxidasen (AAO)
 - 3.2.1. Veratrylalkohol-Oxidase (VAO)

In einem komplizierten Räderwerk kooperieren Enzyme und vermittelnde Botenstoffe – messengers – miteinander (HOFRICHTER 2002, LEONOWICZ et al. 1999). Extrazelluläre Phenoloxidasen – die Lignin-Peroxidasen (LiP) und die Mangan-abhängigen Peroxidasen (MnP) – und die Kupfer-abhängigen Laccasen (LAC) – Polyphenol-Oxidoreduktasen – stellen vermutlich die Hauptkomponenten des Lignin-degradierenden Systems dieser Pilze (LEONOWICZ et al. 1999). Diese Enzyme kooperieren mit hydrolytischen Zellulasen (HOFRICHTER 2002, LEONOWICZ et al. 1999). Wasserstoffperoxid dient als Kosubstrat für die ligninolytischen Aktivitäten der LiP und der MnP.

Ligninolytische Enzyme sind in der Lage, über Ein-Elektron-Transfer-Reaktionen, aus aromatischen Molekülen Radikale zu erzeugen. Das gesamte Ligninmolekül wird destabilisiert und entstandene Ligninfragmente werden weiter abgebaut (STEFFEN et al. 2000).

Die holzzerstörenden Enzyme sind wegen ihrer molekularen Struktur zu groß, um vollständig das Holz zu durchdringen. Niedermolekula-

re, aromatische Mediatoren und Radikale internen und externen Ursprungs entfernen sich als mobile Enzym-Boten von den Enzymen und bereiten den Verfall des Holzes vor (EGGERT et al. 1995, JOHANNES & MAJCHERCZYK 2000, LEONOWICZ et al. 1999).

Veratrylalkohol, Oxalat, Maleat, Fumarat und 3-Hydroxy-Anthranilsäure (2-Amino-3-hydroxy-benzoesäure) [3-HAA] sind solche Metaboliten der Pilze, deren Sekretion die Pilze befähigt, Holz zu besiedeln und zu degradieren (EGGERT et al. 1995, LEONOWICZ et al. 1999). Oxalat und Maleat sind natürliche Komplexbildner, die mit Mangan Chelatkomplexe bilden und so eine Komponente der Mangan-Peroxidase darstellen (HOFRICHTER et al. 2001a, SCHLOSSER & HOFER 2002).

5.1.6.1. Mangan-Peroxidase – MnP

Viele Basidiomyceten, die in der Lage sind, Lignin und Huminstoffe abzubauen, verfügen über die MnP, die u. a. von den Streuzersetzern *Agaricus bisporus*, *Agrocybe praecox* und *Collybia dryophila* sezerniert wird (LANKINEN et al. 2001, HOFRICHTER et al. 2002, STEFFEN et al. 2000, STEFFEN et al. 2002a, b, c).

Das MnP-System ist ein potentes, biochemisches Werkzeug, welches als „Radikal-Pumpe“ agiert, um das persistente Lignin-Polymer anzugreifen (HOFRICHTER 2002). Die MnP, ein Hämaprotein mit einem Eisen-Protoporphyrin als Coenzym, ist eines der leistungsfähigsten extrazellulären Pilzenzyme. Der enzymatischen „Verbrennung“ liegt ein hochreaktiver Chelatkomplex aus Mn^{3+} -Ionen zugrunde. MnP oxidiert Mn^{2+} -Ionen zu Mn^{3+} -Ionen; letztere katalysieren auf Grund ihres hohen Oxidationspotentials zahlreiche unspezifische Oxidationen. MnP kann Lignin bis zu CO_2 mineralisieren (HOFRICHTER et al. 2001a, b, STEFFEN et al. 2000, STEFFEN et al. 2002a, b, c).

5.1.6.2. Laccase (Polyphenoloxidase) – LAC

Isoformen von Laccasen werden von vielen Pilzen, aber auch von Bakterien, Insekten und Pflanzen gebildet.

LAC reduziert das Sauerstoffmolekül zu zwei Molekülen Wasser und vermittelt die Oxidation als „Elektronen-Transport-Kette“ von Hydrochinonen über Semichinonen zu Chinonen (BOURBONNAIS et al. 1995, LEONOWICZ et al. 1999, PALMIERI et al. 1997).

Chemisch stehen all die Funktionen der LAC in Beziehung zu Oxidationen von Aromaten. Doch der Netto-Effekt solcher Oxidationen kann gänzlich verschieden und konträr gerich-

tet sein (KAICHANG et al. 1999): Die Funktion der LAC ist einerseits im Lignin-Abbau zu sehen, andererseits aber in der Polymerisierung – reversible Reduktion – von Lignin-Monomeren zu höhermolekularen Verbindungen (SCHMIDT 1994, RANOCHA et al. 2002).

Die Kopplung von Aromaten durch Sauerstoff-Brücken ist ein wichtiger Prozess für die Bildung von Huminstoffen (KÄSTNER & HOF-RIECHTER 2001).

LAC katalysiert, unter Beteiligung von Sauerstoff als Ein-Elektron-Akzeptor: (1.) Alkyl-Arylsplattungen, Ringsplattungen, Demethoxylierungen und Demethylierungen (LEONOWICZ et al. 1999). (2.) Polymerisationen, Kreuzkopplungen, Melanisationen, Pigmentierungen und die Lignin-Biosynthese im Xylem selbst (KAICHANG 1999, LEONOWICZ 1999, PALMIERI et al. 1999, RANOCHA et al. 2002). Freie Phenoxyl-Radikale werden dabei als Intermediate gebildet (JOHANNES & MAJCHERCZYK 2000).

Beispiele: Eine LAC von *Armillaria mellea* katalysiert z. B. die Akkumulation von Melanin-ähnlichen Polyphenolen in den interzellulären Zwischenräumen der Rhizomorphen (RANOCHA et al. 2002). *Pycnoporus cinnabarinus* degradiert Lignin sehr effizient ausschließlich mit LAC! Diese vermittelt auch die Bildung des zinnoberroten Phenoxazinon-Pigmentes Cinnabarininsäure [CA], die den Fruchtkörpern des Pilzes jenes charakteristische Orangerot verleiht und antibiotische Eigenschaften besitzt. CA-Bildung ist katalysiert durch LAC-vermittelte Oxi-

dation des Tryptophan-Metaboliten 3-Hydroxyanthranilsäure [3-HAA]. Diese könnte der LAC bei der Oxidation des persistenten Lignins als Mediator behilflich sein, weil sie als in vivo Elektronen-Akzeptor dient. Die Pigmente der CA akkumulieren in den Fruchtkörpern, wenn ausreichend Glucose vorhanden ist (EGGERT et al. 1996, TEMP & EGGERT 1999).

5.1.7. Besonderheiten des Ligninabbaues

1. Der mikrobielle Ligninabbau, der durch spezialisierte Weißfäule-Pilze bewerkstelligt werden kann, ist ein aerober Vorgang und wird durch hohe Sauerstoffgehalte beschleunigt (HAIDER 1996).
2. Lignin, eine Abbaubsubstanz, wird komatabolisch, also ohne Energiegewinn abgebaut. Als C-Quelle allein reicht das Lignin nicht aus. Der Pilz benötigt erst einmal Kohlenhydrate als Energieträger, um den Abbauprozess zu starten (HAIDER 1996).
3. Der enzymatische Abbau des Lignins erfolgt durch einen unspezifischen Radikalmechanismus. Dieser ist nicht auf die Spaltung bestimmter Bindungen im Makromolekül ausgerichtet (LEONOWICZ et al. 1999).
4. Lignin wird bei Sauerstoff-Mangel und bei Anaerobie nicht mehr abgebaut. In Mooren bildet sich Torf (HAIDER 1996).
5. Lignin kann ähnlich den Polysacchariden wegen der Polymerstruktur nicht von den Organismen aufgenommen werden; ein enzymatischer Angriff erfolgt also extrazellulär (HAIDER 1996).
6. Die Funktion extrazellulärer Oxidoreduktasen (Peroxidasen, Laccasen) ist einerseits im Ligninabbau zu sehen, andererseits aber auch in der Verknüpfung von Ligninmonomeren durch die LAC zu höhermolekularen Verbindungen wie Huminstoffen (KÄSTNER & HOF-RIECHTER 2001).

5.2. Stickstoff-Umsetzungsprozesse

Stickstoff stellt den wichtigsten pflanzlichen Nährstoff dar. Der Boden-Stickstoff besteht aus überwiegend biologisch gebildetem Peptid-Stickstoff. Allerdings wird dieser durch abiotische Reaktionen stabilisiert.

Die im Humus eingefangenen Stickstoffverbindungen sind nur zu etwa 1 % pro Jahr für Pflanzen verfügbar (HAIDER 1996). Als Erklärung der N-Stabilisierung im Boden wird vermutet, dass N-haltige Komponenten zum großen Teil als integrale Bestandteile in die schwer mineralisierbaren Huminstoffe eingebaut sind. Sie sollen dort entweder mit Lignin als Lignin-Pro-

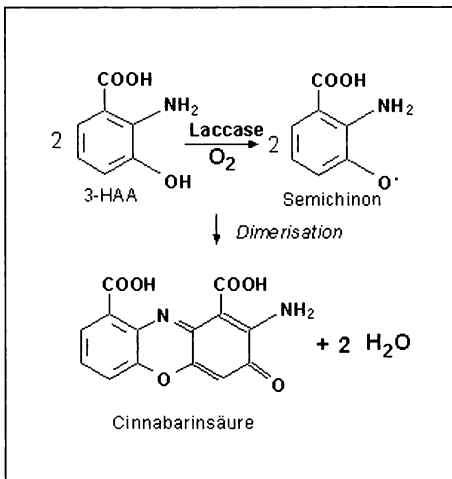


Abbildung 5. Hypothetische Dimerisation von 3-Hydroxyanthranilsäure zu Cinnabarininsäure

Figure 5. Hypothetical dimerisation of 3-HAA to CA

tein-Komplexe stabilisiert sein oder es sollen sich kurzkettige Peptide durch Reaktion ihrer endständigen Aminogruppe an chinoide Bestandteile der Huminstoffe anlagern. Nach einem ähnlichen Reaktionsmechanismus könnte auch NH_3 mit chinoiden Strukturen der Huminstoffe reagieren und dabei in heterozyklische, schwer mineralisierbare N-Verbindungen eingefügt sein (HAIDER 1996).

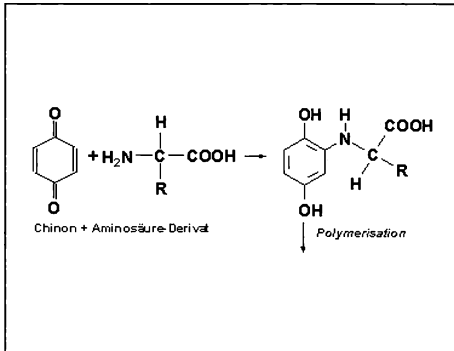


Abbildung 6. Anlagerung eines p-Chinons an eine Aminosäure nach HAIDER

Figure 6. Linkage of a p-chinone with an amino acid

Stickstoff muss in seine mineralischen Formen – Nitrat oder Ammonium – überführt werden, um für Mikroorganismen und Pflanzen verfügbar zu sein. Dadurch ist der Mineralisierungsprozess der begrenzendeste Faktor für die Verfügbarkeit der Nährstoffe. Da die Mineralisation dieser Nährstoffelemente regelmäßig mit einer C-Mineralisation (Bodenatmung) einhergeht, sind die Regelkreise dieser Elemente mehr oder weniger eng miteinander verknüpft (HAIDER 1996).

Anorganischer Stickstoff wird von den Gefäßpflanzen in der Regel von den Wurzeln in der Form des Nitrates aufgenommen (STEBING & FANGMEIER 1992). Pilze können mit wenigen Ausnahmen Luftstickstoff nicht fixieren. Statt dessen behandeln Pilze Stickstoff rationell und transportieren ihn aufgrund unterschiedlicher Turgordrucke im Myzel. Ammonium ist die geeignete anorganische Stickstoffquelle für Pilze (SCHMIDT 1994).

5.2.1. Proteasen

Obwohl bekannt ist, dass Pilze allgemein über extrazelluläre proteolytische Enzyme verfügen, sind nur relativ wenige Proteasen von ligninolytischen Pilzen charakterisiert worden (PAL-

MIEREI et al. 2001). Proteolytische Enzyme können verschiedene Funktionen im Stoffwechsel von Weißfäule-Pilzen übernehmen, nämlich die Aktivierung von Fermenten oder die Freisetzung von Enzymen an der Zellwand des Pilzes (DATTA 1992, PALMIERI et al. 2001). Die in vivo Koordinationen und synergistischen Aktionen werden noch nicht klar verstanden, obwohl ihre katalysierten Reaktionen im Detail bekannt sind (PALMIERI et al. 2001). Außer ihrer Rolle in der Ernährung der Pilze als Stickstoff-Lieferant, sind Proteasen in die Regulierung von ligninolytischen Aktivitäten involviert: Sie können verschiedene Isoenzyme degradieren und/oder aktivieren (DATTA 1992, PALMIERI et al. 2001, STASZCZAK et al. 2000).

5.2.2. Ammonium

Bakterien und Pilze mineralisieren Blattstreu, abgestorbene Wurzeln und sonstige organische Stoffe und setzen darin enthaltenen Stickstoff als Ammonium frei, das direkt von den Pflanzenwurzeln, aber auch von Pilzen, aufgenommen wird und als Stickstoffquelle dient. Andere Stickstoff-Verbindungen, z. B. Nitrat, müssen erst in Ammonium umgewandelt werden, um den Stickstoff in die Biomasse zu assimilieren (ZHOU et al. 2002). Der enzymatische Abbau von Proteinen und anderen N-haltigen Substanzen, wie Cyaniden, Harnstoff und Purinen, wird im Boden von einer Ammoniakbildung begleitet (KEUSGEN et al. 2001, STIJVE & DE MEIJER 1999).

5.2.3. Nitrat – Nitrifikation

Das relativ immobile Ammonium wird von Mikroorganismen in Nitrit und Nitrat umgewandelt. Letzteres ist wesentlich leichter verfügbar (HAIDER 1996). Die überwiegende Mehrzahl der Pflanzen und Pilze können mittels des Enzyms Nitratreduktase das Nitrat in ihren Zellen zu Ammonium reduzieren, welches für den Einbau in die Aminosäuren oder Amide benötigt wird (STEBING & FANGMEIER 1992).

5.2.5. Cyanogenese in Pilzen

Verschiedene Mikroorganismen können Cyan u.a. aus Aminosäuren (Glycin) unter Abspaltung der Carboxylgruppe produzieren (Cyanogenese) oder durch Cyanidase degradieren, um es als Gift zu entsorgen oder als Stickstoffquelle zu nutzen (KEUSGEN et al. 2001, KNOWLES 1988). Von allen getesteten Pilzen produziert *Marasmius oreades* am meisten HCN (214–268 ppm HCN) (STIJVE & DE MEIJER 1999).

5.2.7. Harnstoff

Der Harnstoff spielt bei Pilzen als Stickstoffspeicher bzw. als Entgiftungssubstanz eine Rolle (STIJVE & DISERENS 1988). In physiologischer Sicht ist Harnstoff in höheren Konzentrationen für die Organismen ein Zellgift; Pilze reagieren empfindlicher als Bakterien auf hohe Nitrat- und Harnstoff-Konzentrationen (HICKISCH & MÜLLER 1977). Die Bodenorganismen können Stickstoff in seinen verschiedenen Formen verwerten. Harnstoff-Verwertung und Urease-Aktivität der Mikroorganismen sind sehr unterschiedlich: Pilze verwerten bevorzugt den Harnstoff gegenüber dem Nitrat; sie sind aber haushälterischer in der Ureaseproduktion als die Bakterien (HICKISCH & MÜLLER 1977).

6. Auswertungen der Synökologischen Beobachtungen

6.1. *Clitocybe nebularis* – ein ligninolytischer Streu/Torf-Zersetzer

Die Nebelkappe kommt außerhalb der Wälder auch in Graslandschaften vor; als Humusbewohner fruktifiziert sie in dichten Gruppen und oft in Hexenringen gewöhnlich erst im Spätherbst auf Packungen abgefallener Blätter oder Nadeln, sowie sonstigem pflanzlichem Verrottungsmaterial.

Clitocybe (Lepista) nebularis, die zu den Weißfäulehumus-bildenden saprotrophen Ritterlingen gehört, wird in der ökologischen Klassifizierung eine ausgesprochen „ruderales Charakteristik“ zugeschrieben (KRAEPELIN et al. 1997). Die Nebelkappe soll auf Stickstoff-Düngung und Kalkung in ihrem Fruktifikationsverhalten äußerst positiv reagieren. (KUYPER 1989).

Ein grobes, äußerliches Kennzeichen der Streuzersetzer wie *C. nebularis* ist der dichte Myzelfilz, welcher die Stielbasis mit dem Substrat verbindet. Die Fruchtkörper lassen sich nicht leicht aus dem Boden drehen: meist reißt man samt dem Pilz einen ansehnlichen Ballen von Streu heraus. Durch Korrosion wird die Streu mehr oder weniger aufgehellte, Zellwände werden angegriffen, bei Blättern ganze Zellkomplexe herausgelöst. Ein Skelett bleibt bis zuletzt mehr oder weniger deutlich erhalten. Es entsteht der hellbräunlich gefärbte Weißfäulehumus. Dieser mit einer besonders bei Laubstreu ausgeprägten Substratbleichung im Bereich der Fruchtkörper einhergehende Ligninabbau wird trotz gewisser enzymatischer Unterschiede formal der klassischen Weißfäule im Holz gleichgesetzt (MICHAEL et al. 1985).

Im Gegensatz zu den Weißfäule-Pilzen ist wenig Information über die Fähigkeiten der Streuzersetzer vorhanden (HOFRICHTER 2001, STEFFEN et al. 2002b, d)!

6.2. Störstelle Hexenring der Nebelkappe

Die Fruchtkörper der Nebelkappe bilden einen großen Halbkreis; nach Norden öffnet er sich, weil das angrenzende Gebüsch die Nebelkappe am Vordringen hindert. Das Alter des Myzels mag bei 20 Jahren oder noch höher liegen, je nachdem wie schnell der Pilz in jedem Jahr weiter wächst. In einer ~50 cm breiten nekrotischen Zone wird jegliches Pflanzenwachstum unterbunden, während es innerhalb dieser Zone durch Anreicherung von Stickstoff auffällig gefördert wird (s. Kapitel 7.). Die Pilze selbst fruktifizieren ausschließlich im Bereich der nekrotischen Zone; hier kann man auch mit etwas Glück auf Myzel stoßen. Das konkurrenzstarke Myzel verdichtet sich in der nekrotischen Zone so sehr, dass Pflanzenwurzeln nicht mehr genügend Feuchtigkeit und Nährstoffe erhalten und in ihrem Wachstum gehindert werden. Aber auch sekundäre Stoffwechselprodukte könnten die Vegetation beeinflussen.

Beim Nelkenschwindling – *Marasmius oreades* – soll Blausäurebildung sowohl Gras als auch Sämlinge schädigen (STIJVE & MEIJER 1999). Die Nebelkappe metabolisiert das hochtoxische Purin-Nukleosid Nebularin, Lectine und unbekannte Hämolyse (MÜLLER-STOLL 1990, WINTERSTEIN 2000 a, b).

6.2.1. Synökologische Veränderungen einer Phytozönose

Der Biotop/Mykotop kann durch fünf Zonen präsentiert werden:

1. *Cirsio tuberosi*-Molinietum Subass. von *Bromus erectus* (16 m²) LEYER (1993)
2. Genuine Pfeifengraswiese Koordinaten: y = 20...24, x = 0...20 m – Fläche 80 m²
Biomonitor: *Cirsium tuberosum*, *Molinia caerulea*
3. Störstelle des Hexenringes der Nebelkappe Distel-Gürtel in Gestalt einer Mondsichel 1...2 m breit:
y = 9...19, x = 5...26 m – Fläche ~80 m²
Biomonitor: Nitrophyten wie *Carduus crispus*
4. Erholungszone
Halbkreis: y = 7...18, x = 6...20 m – Fläche ~150 m²
Biomonitor: *Poa trivialis*, *Erophila verna* spp. *verna*

5. Genuine Zone von *Genista tinctoria*

Dreieck: $y = 10 \dots 19$, $x = 0 \dots 7$ – Fläche $\sim 30 \text{ m}^2$

Biomonitor: *Genista tinctoria*, *Bromus erectus*

6.2.2. Sukzession im Hexenring

Sukzession ist die zeitliche Abfolge einer Pflanzengesellschaft nach Änderung wichtiger Standortfaktoren oder nach tiefgreifenden Störungen des Lebensraumes. Der Wandel zeigt sich in der Zusammensetzung (Komposition), der relativen Häufigkeit (Abundanz) und der räumlichen Verteilung einer Art. Im mykologischen Sinne ist Sukzession präziser die aufeinander folgende Besetzung derselben Stelle (CARROLL & WICKLOW 1992).

Der Hexenring übt einen nachhaltigen Einfluss auf die Vegetation auf (s. Vegetationstabelle). Über die Knollenkratzdistel-Pfeifengrasschiebe schiebt sich eine breite Front der Kratzdistel (*Carduus crispus*). Nachdem die Distelfront weiter gezogen ist, folgen ihr genügsamere Pflanzen. Es sind konkurrenzschwache Pflanzen, die von den Disteln verdrängt wurden und nun wieder aufleben, aber auch Einwanderer, die sich auf den gestörten Stellen (Erholungsphase) ansiedeln. Die Störstelle beschreibt inzwischen eine Mondsichel; die Distel-Bestände sind stark rechtslastig. Der Distel-Gürtel ist inzwischen schmaler geworden und staut sich an der Hexenringfront, die wegen der Trockenheit in den vergangenen Jahren stagniert.

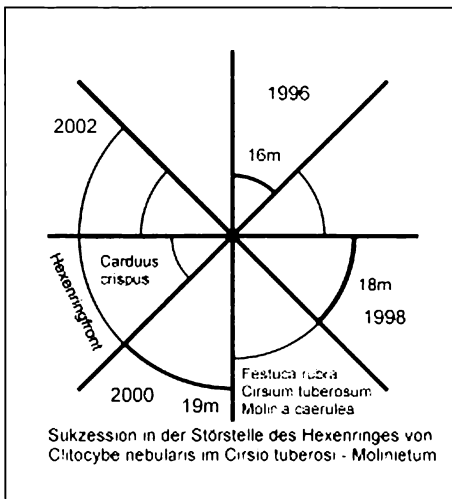


Abbildung 7. Sukzession im Hexenring

Figure 7. Succession to the fairy-ring of *Cl. nebularis*

6.2.3. Periodizität oder die biologische Uhr eines Myzels

Bei einem Hexenring haben wir es mit einem Aktivator-Inhibitor-System zu tun. Inhibierend wirkt das (1.) verbrauchte Substrat, (2.) das abgestorbene Myzel, (3.) unbekannte Stoffwechselprodukte, die eventuell ins Substrat abgeben werden und (4.) die starke Mineralisation, insbesondere von Stickstoff. Aktivierend wirkt das neue Substratangebot und die Erschließung organischer Substanz (KIRK et al. 2001).

Die vorgegebene Wachstumsrichtung ist zentrifugal ausgerichtet. Das Pilzmyzel in seiner Netzstruktur erfordert einen wandernden Punkt und damit ein lokales Signal, das durch eine weitreichende Inhibition gegeben wird. Ein Aktivatormaximum wandert in Regionen mit frischem Substrat. Das Myzel breitet sich netzartig über das Substrat aus und entfernt es. Ist der Nährboden verbraucht, tritt Destabilisierung auf. Um neue C-Quellen zu erschließen, muss das Myzel in benachbarte Regionen ausweichen. Es vermag, sich praktisch unbegrenzt weiter zu entwickeln und an der Peripherie immer wieder konzentrische Ringe zu bilden.

Die Ausbildung von Fruchtkörpern als Abschluss der Gesamtentwicklung eines Pilzes liefert aber keine verlässlichen Aussagen über die tatsächlichen Aktivitäten des Myzels im Substrat (KRAEPELIN & MICHAELIS 1997).

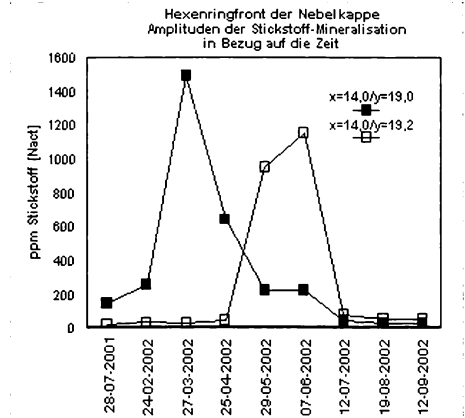


Abbildung 8. Diagramm der Biorhythmen - Amplituden der Stickstoffwerte in Bezug auf die Zeit

Figure 8. Plot of biorhythms: Amplitudes of nitrogen mineralisation with regard to the time

Das Diagramm veranschaulicht, wie sich die Hexenringfront vorwärts schiebt. Der Stickstoff im Torf wird infolge zunehmender enzymatischer Aktivitäten des Myzels mineralisiert. Verfügbarer Stickstoff, nun im Überschuss vorhanden, wird entweder vom Myzel selbst genutzt, welches sich weiter ausbreitet, v. a. aber von Nitrophyten verbraucht und in Biomasse umgesetzt.

Scheinbar existiert bei den höheren Pilzen, besonders bei den Basidiomyceten, keine biologische Uhr, einerseits wuchert ihr dikaryotisches Myzel in Substraten, in denen der tägliche Wechsel von Licht und Wärme eine geringe Rolle spielt, andererseits benötigen sie zur Reproduktion selbst keinen Geschlechtspartner. Trotzdem gibt es bei den Pilzen rhythmisches Verhalten! Beobachtet man Hexenringe über mehrere Jahre hinweg, so kann man doch Gesetzmäßigkeiten erkennen wie Periodizität und regelmäßige Wiederholung.

6.2.4. Phänologie oder die Launen eines Hexenringes

Lassen Sie mich einen Vergleich anstellen: Der Hexenring verhält sich wie ein Maulwurf, der im Untergrund wühlt, dessen Aktivität man aber erkennen kann. Die Frage stellt sich nach der Phänologie der Hexenringe. Im Frühjahr 1997 entdeckte ich die Mumien der Fruchtkörper vom vergangenen Herbst. Im Zeitraum von 1966 bis 2002 fand ich drei konzentrische Halbkreise der Hexenringe (1996, 1998, 2000). Danach wurden keine Fruchtkörper gebildet. Die pedologischen Untersuchungen des Hexenringes zeigen, dass das Myzel immer noch sehr aktiv ist. Es bleibt aber in der Streuschicht verborgen!

Drei Möglichkeiten können diskutiert werden:

(1.) Wenn die klimatischen Umstände im Jahresverlauf günstig sind, und Primordien angelegt sind, dann können die Pilze im Herbst fruktifizieren.

(2.) Das Myzel der Nebelkappe hat es nicht nötig, Basidiomata auszubilden, weil die Lebensbedingungen in der Wiese geradezu paradiesisch sind! Vom Hallimasch (*Armillaria mellea*) wissen wir, dass der Pilz auf die Differenzierung von Fruchtkörpern verzichten kann; er bildet nämlich Myzelbasidien, die nicht von denen der Basidiomata zu unterscheiden sind (CLEMENÇON 1997)!

(3.) Das Myzel ist geschwächt und hat sein Lebensalter erreicht. Obwohl, Hexenringe können nach MICHAEL et al. (1985) 160–700 Jahre oder nach KIRK et al. (2001) 250–420 Jahre alt werden.

6.3. Mikroskopische Untersuchungen des Hexenring-Myzels

Das Myzel enthält zahlreiche, gut ausgebildete Schnallen und auch häufig Anastomosen (Hyphenbrücken) und Kontaktschnallen (CLEMENÇON 1997). BRESINSKY (2002) nennt diese Schnallen Medaillon-Schnallen, weil ein kleiner Raum zwischen der Schnallenzelle und der nachfolgenden Hyphenzelle frei bleibt.

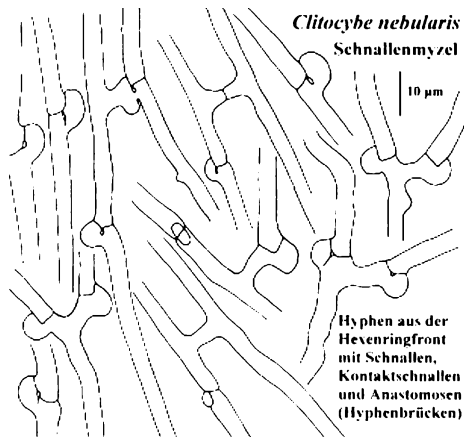


Abbildung 9. Medaillon-Schnallen, Kontaktschnallen und Anastomosen von *C. nebularis*

Figure 9. Medaillon-clamps, contact-clamps and fusion bridges of *C. nebularis*

Interpretation des mikroskopischen Bildes: Zwei sich begegnende Hyphen können sich unterschiedlich verhalten. Sie können die Anwesenheit der anderen ignorieren und ungestört weiter wachsen, wie dies während der exponentiellen Wachstumsphase oder in der Randzone eines sich ausbreitenden Myzels der Fall ist. Es ist jedoch auch möglich, dass sich zwei Hyphen berühren und Anastomosen bilden.

Wie im menschlichen Blutgefäßsystem können die Hyphen nun miteinander kommunizieren. Sie treten nicht als Konkurrenten auf, sondern bilden als Myzel eine Einheit, welche alle Anforderungen erfüllt an den Lebenserhalt, die Beschaffung von Nährstoffen und deren Verteilung.

Intraspezifische Konkurrenz oder Aversion: Die Hyphenfusion kann sich zwischen verträglichen, aber auch unverträglichen und artfremden Hyphen vollziehen. In letzteren Fällen erkennen sich die Myzelien als „fremd“ (WINTERSTEIN 2002). Fusionen zwischen inkompatiblen Hyphen führen zum Tod oder zum Wachstumsstillstand der betreffenden Zellen (CLE-

MEÑÇON 1997). Die vegetative „Selbst/Nicht-selbst“-Erkennung von Dikaryons zeigt sich durch pigmentierte Zonen, spärlichen und manchmal auch kollabierten Hyphen (WINTERSTEIN 2002).

Intraspezifische Konkurrenz – „Futterneid“ – kann sich also negativ auf die Besiedlung eines Substrates auswirken und einen gegenteiligen Einfluss auf die Populationsdichte ausüben. In der Praxis werden Anastomosen wahrscheinlich eingeschränkt, wenn gleichzeitig das Substrat von zahlreichen Klonen infiziert wird, die vegetative Inkompatibilität zeigen (CARROLL & WICKLOW 1992).

Wenn man das sexuelle Inkompatibilitäts-Muster der Basidiomyceten betrachtet, dann kann man davon ausgehen, dass der Hexenring der Nebelkappe einen Klon darstellt, dessen Myzel durch Anastomosen und Kontaktschnallen kommuniziert. Aus der üppigen, dicht gedrängten Population an Fruchtkörpern, kann man folgern, dass Toleranz und keine intraspezifische Konkurrenz vorliegt.

6.4. Schimmelpilze der Rhizosphäre *Clitocybe nebularis* / *Festuca rubra*

Zellulolytische und ligninolytische Makromyceten sind die Primärbesiedler der Streu; kommensale Mikropilze bevorzugen dagegen leicht verwertbare Kost und gesellen sich als Tischgenossen dazu. Saprotrophe Pilze attackieren ein erstaunliches Aufgebot an komplexen Substanzen, angefangen von einfachen Kohlenhydraten bis hin zu Zellulose, Chitin und Lignin. In dem Maße wie die ligninolytische Maschinerie der Makromyceten in Schwung kommt, werden auch labilere organische Verbindungen in Streu und Humus demaskiert (CARROLL & WICKLOW 1992). Die Großpilze setzen beim Abbau komplexer Verbindungen mehr Hexosen und Pentosen frei, als sie zur Erhaltung des eigenen Stoffwechsels benötigen. Davon profitieren die sekundären Zuckerpilze – *sugar fungi* – mit Ruderalstrategie, denen mit der Verwertung dieser Zucker eine wichtige regulatorische Funktion zukommt (FRANKLAND 1969, zit. in CARROLL & WICKLOW 1992, KIRK et al. 2001, TRAUTMANN et al. 1992).

Viele Schimmelpilze des Edaphons finden ihren Lebensraum in der Rhizosphäre der Humusschicht, wo sie als Kommensale von *Clitocybe nebularis* reichlich bedient werden. *Trichoderma viride*, *Penicillium chrysogenum* var. *notatum*, *P. purpureum* und schnellwüchsige Bodenpilze, wie *Fusarium oxysporum*, *Gibberella pulicaris*, *Nectria (Verticillium) inventa* und Vertreter der Mucoraceae, nämlich *Absidia*

glaucum, *Mucor hiemalis* und *Mucor plumbeus* sind häufige Untermieter der Nebelkappe.

6.5. Weitere Hexenringe im *Cirsio tuberosi* – Molinietum

Die konkurrenzstarken Kompetitoren *Calocybe gambosa* (Mairitterling) und *Marasmius oreades* (Nelkenschwindling) kommen in allen Wiesen des Kalkarer Moores vor. Nach anfangs üppigem Wachstum der Pflanzen, hinterlassen Myzel und Fruchtkörper eine innere nekrotische Zone abgestorbener Grasbüschel. Später wird der Pflanzenwuchs innerhalb der Ringzone gefördert. Gräser erscheinen im Gegensatz zur übrigen Vegetation dunkler, blaugrün verfärbt und im Wuchs gefördert.

KIRK et al. (2001) unterscheiden drei Hauptgruppen von Hexenringen: (1.) Kein Einfluss auf die Vegetation; (2.) verstärktes Pflanzenwachstum – *Lepista saeva*; (3.) Zerstörung der Vegetation – *Calocybe gambosa* und *Marasmius oreades*.

Lepista saeva ist ein Herbstpilz des Sangui-sorbo-Silaetum, der Anmoor-Gley als Substrat bevorzugt. Die Stickstoffmineralisation des Pilzes ist eher bescheiden; trotzdem wird der Graswuchs gefördert. *Calocybe gambosa*, *Marasmius oreades* und insbesondere *Clitocybe nebularis* wirken zuerst nekrotisch auf die Grasnarbe und bereiten den Boden für ruderale Pflanzen vor, wie *Carduus crispus* oder *Holcus lanatus* (s. Tabellen im Anhang).

7. Auswertungen der pedologischen Untersuchungen

7.1. Glühverlust (Humus) und Kohlenstoff

Der Anstieg des Glührückstandes wird als ein Merkmal für die Bodentwicklung von Moorstandorten angesehen (SUCCOW et al. 2001). Die Bodenproben zeigen eine deutliche Verringerung des organischen Gehaltes bei weiterer Entwässerung und zunehmender Mineralisierung. Intakte Niedermoores zeichnen sich durch einen Humus-Gehalt von durchschnittlich 85...95 % aus. Im Vergleich hierzu weisen die untersuchten Standorte im Kalkarer Moor insgesamt niedrigere Werte auf. Die Gehalte an organischer Substanz liegen nach LEYER (1995) noch bei 41,6...83,7 % des Trockenbodens. Bodenproben aus dem Bereich der Streuschicht haben inzwischen einen Gehalt an organischer Substanz von 19...66 % und einen Gehalt an Kohlenstoff zwischen 7,6...29,2 %; sie sind als Mull oder Anmoor (nHv oder Aa) einzustufen (s. Tabellen).

Der C-Gehalt der verschiedenen organischen Bodenbestandteile liegt zwischen 40...60 %; je

stärker die organische Substanz humifiziert ist, um so höher ist der C-Gehalt. Als Mittelwert kann für Mull ein C-Gehalt von 50 % unterstellt werden (KUNTZE et al. 1994, SCHEFFER et al. 1998). Folglich gilt:

$$\text{Humusgehalt (Glühverlust \%)} = \text{\% C} \cdot \text{Faktor 2}$$

Die Auswertung von 20 Bodenproben im Kalkarer Moor ergibt einen Quotienten von $F_{20} = 2,04$, der für diese Böden durchaus typisch ist (WELP 2002). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass der Humusfaktor $[F = H : C]$ durch *C. nebularis* und andere Streuzersetzer deutlich erhöht wird – 2,14...2,22...2,39...2,49 – und auf Kohlenhydrate und Fulvinsäuren mit weniger Kohlenstoff-Anteilen hinweist:

F = Humus (Org. Substanz: Kohlenstoff)	
<i>Clitocybe nebularis</i>	2,14
<i>Marasmius oreades</i>	2,48
<i>Macrolepiota rachodes</i>	2,10
<i>Agaricus sylvaticus</i>	2,13
<i>Lepista saeva</i>	2,10
Cumarylalkohol (Lignin) $C_9H_{12}O_2$	1,41
Huminsäuren (Mittelwert)	1,72
Fulvinsäuren (Mittelwert)	2,19
Cellulose $(C_6H_{10}O_5)_n$	2,27
Glucose $C_6H_{12}O_6$	2,50
Citronensäure $C_6H_8O_7$	2,67

7.2. C/N-Verhältnis

Die Geschwindigkeit der Streuzersetzung und die Verfügbarkeit von Nährstoffen ist in erster Linie abhängig vom Verhältnis Kohlenstoff / Stickstoff (C/N-Verhältnis). Je Stickstoff reicher die Streu bezogen auf ihren verwertbaren Kohlenstoffgehalt ist, desto rascher kann sie abgebaut werden. Günstig für die Pilze sind somit „enge C/N-Verhältnisse“ (10...20, nicht über 30) (ELLENBERG 1996, KUNTZE et al. 1994).

Mit dem Abbau der organischen Substanz im Boden und dem Anstieg des Glührückstandes findet eine Stickstoffanreicherung und ein Verlust an C-Verbindungen statt. Diese Verengung des C/N-Verhältnisses ist mit zunehmender Humifizierung der organischen Abfallstoffe festzustellen. Bei einem mittleren C/N-Gehalt in Pflanzenrückständen bei Fall-Laub C/N = 40:1, liegen die Gehalte im Humus bei 10:1 (KUNTZE et al. 1994).

Bei zunehmender Zersetzung des Torfes reichert sich proportional mehr Stickstoff im Boden an, während durch die Atmung ein Teil des Kohlenstoffs als CO_2 dem Ökosystem entweicht.

Durch die jährliche Mahd bewegt sich dieser Prozess in Grenzen, weil im Heu sowohl Stickstoff als auch Kohlenstoff entfernt werden. Der C/N-Quotient liegt zwischen 10...15,5; das Kalkarer Moor ist als eutroph einzustufen (SUCCOW et al. 2001).

7.3. Stickstoff

Der Gesamtstickstoff in Niedermoortorfen liegt bei 1,3...3,5 %; die Spannweite der Bodenproben vom Kalkarer bewegt sich zwischen 0,66...2,71...3,22 %. Weißfäulepilze, die die Streu besiedeln, können verstärkt Nährstoffe wie Stickstoff verfügbar machen (HINTIKKA 1970, zit. in CARROLL & WICKLOW 1992).

Meine Analysen belegen, dass alle untersuchten Streuzersetzer primär Ammonium freisetzen, welches unter aeroben Bedingungen zu Nitrat oxidiert wird (s. Tabellen). Es finden sich aber kaum Informationen, welche hydrolytischen Enzyme (z. B. Proteasen) Stickstoff aus Torf/Humus freisetzen (s. o. 5.2.1).

Bodenprobe Nr. 4 (27-03-02) – *Clitocybe nebularis* ($x=14,0/y=19,0$): Eine Bodenprobe, nämlich die von der Hexenringfront, ist recht interessant. Bei einem Gehalt an organischer Substanz von 57,7 %, C-total von 26,9 % und N-total von 2,71 %, einem C/N-Quotienten von 9,9 weist diese Probe besonders viel Stickstoff aus. Der mineralisierte Gesamtstickstoff (Nmin) liegt bei 1494 ppm! Nmin beträgt 5,5 % des Gesamtstickstoffs, also 5 mal höher als die übliche Mineralisationsrate von 1 %! Umgerechnet auf die Fläche bedeutet dies 1345 kg N/ha/15cm/y=0,6

Weiterhin ist Ntotal im Vergleich zu den benachbarten Proben erhöht! Das aktive Myzel mineralisiert nicht nur den organisch gebundenen Stickstoff, sondern es transportiert ihn anscheinend auf Grund unterschiedlichen Turgors aus tieferen Bodenschichten oder ausabsterbenden Hyphen in das aktive Myzel der Rhizosphäre. Es steht den Pflanzen, insbesondere der nitrophilen Kratzdistel *Carduus crispus*, letztlich nicht nur der aktuelle mineralisierte Stickstoff im Boden zur Verfügung, sondern zusätzlich der Stickstoff aus der Biomasse alter Fruchtkörper und abgestorbenen Myzels.

7.4. Analysenwerte der Fruchtkörper von *Clitocybe nebularis*

Die Trockenmasse (TM) des Gesamtgewichtes (50,97 g) beträgt 5,26 g TM oder 10,3 %.

$$\begin{aligned} \text{Gebüsch-Kollektion } C_{\text{total}} &= 42,6 \% \text{ TM,} \\ N_{\text{total}} &= 7,25 \% \text{ TM} \end{aligned}$$

C. nebularis erfüllt voll die Kriterien eines Streuzersetzers, oxidiert aber anscheinend Mn^{2+} nicht zu Mn^{3+} . Steffen et al. (2000) sehen drei Möglichkeiten:

(1.) Die Oxidation von Mn^{2+} ist maskiert, obwohl Mn^{2+} durch MnP zu Mn^{3+} oxidiert wird, weil Mn^{3+} durch Chelatisierung dauerhaft stabilisiert wird.

(2.) Mn^{2+} wird nicht oxidiert, weil MnP fehlt, und die hochmolekularen Huminstoffe könnten durch ein Laccase-Mediator-System angegriffen werden.

(3.) Andere, noch unbekannte enzymatische oder abiotische Mechanismen attackieren die Huminsäuren.

Es muss in Untersuchungen geklärt werden, ob LAC, ähnlich wie MnP, allein befähigt ist, Huminstoffe abzubauen (KÄSTNER & HOFRICHTER 2001). Die Enzymausstattung kann bei Weißfäulepilzen sehr unterschiedlich sein, und auch mit einer einzigen LAC ist ein effizienter Lignin-Abbau offenbar möglich, wie EGGERT et al. (1996) bei *Pycnoporus cinnabarinus* (s. o.) nachgewiesen haben!

Das stark vereinfachte Modell – in Anlehnung an HAIDER (1996) – soll verdeutlichen, wie durch die Aktivitäten der Nebelkappe Torf/Humus degradiert und Stickstoff mineralisiert werden kann. Die Abbauprozesse organischer Ausgangssubstanzen führen aber nur teilweise bis zu den Endprodukten der Mineralisierung. In der Regel reagieren bereits vielfältige, zum Teil sehr reaktionsfähige Zwischenprodukte miteinander oder mit anderen Komponenten und polymerisieren, z. B. durch Vermittlung der LAC, zu relativ stabilen organischen Makromolekülen (KÄSTNER & HOFRICHTER 2001, SPOSITO 1998).

7.5.3. Umsetzung von Huminstoffen durch Streuzersetzer

Der Streuzersetzer *Collybia dryophila* (Waldfreundröbling) spaltet höhermolekulare Huminstoffe [HS] in niedermolekulare Fulvinsäuren [FA] (HOFRICHTER et al. 2002). *C. dryophila* bildet MnP und LAC. MnP oxidiert zunächst mit Hilfe von H_2O_2 , das überall im Boden und im Holz vorkommende Mn^{2+} zu hochreaktivem Mn^{3+} . Gleichzeitig scheidet der Pilz aktiv Oxalsäure aus, die Mn^{2+} chelatisiert und dadurch stabilisiert.

Mn^{3+} -Komplexe fungieren danach als niedermolekulare Redox-Mediatoren, die das komplexe aromatische Gerüst der HS unspezifisch über Radikalbildung angreifen und degradieren (KÄSTNER & HOFRICHTER 2001b, STEFFEN et al. 2002 a, b, c).

7.5.4. Phänomen der Gelbfärbung mancher Bodenextrakte

Alle Bodenextrakte von untersuchten Streubewohnern im Kalkarer Moor, welche hohe Anteile mineralisierten Stickstoffs aufweisen, sind auffallend gelblich gefärbt! Die Gelbfärbung lässt sich leicht mit Aktivkohle entfärben. Dieses Phänomen hat auch HOFRICHTER (2003) bei *Collybia dryophila* beobachtet!

Die Färbung der Bodenextrakte kann verschiedene Ursachen haben:

1. Die MAILLARD-Reaktion spielt dabei eine eher untergeordnete Rolle (HOFRICHTER 2003).

Man versteht unter MAILLARD-Reaktion eine katalysierte, sekundäre Reaktion zwischen reduzierenden Zuckern (Glucose) und Aminosäuren (Glycin). So bildet sich z. B. beim Brotbacken infolge dieser Reaktion die braune Brotkruste. Über eine N-Glykosidbildung bilden sich reaktionsfähige Diketone, Furanone und Furane.

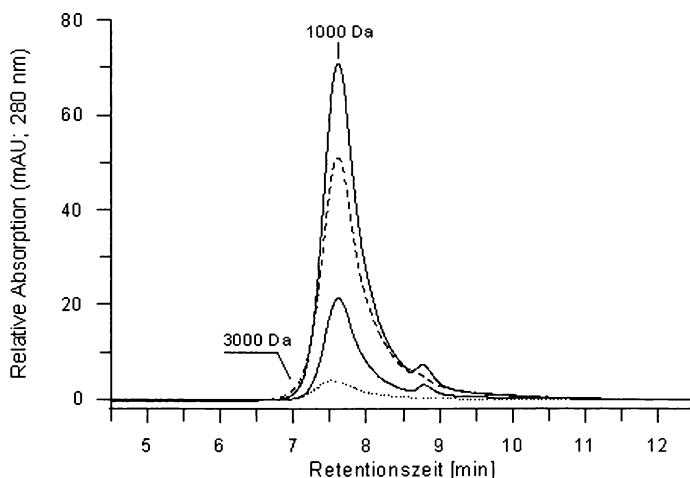
Nach FOG (1988) soll sich der Anteil Fulvinsäuren in der Humusfraktion bei höheren pH-Werten möglicherweise deshalb erhöhen, weil dann auch die Bildung brauner Kondensationsprodukte vom Typ der Melanoidine, die aus spontanen MAILLARD-Reaktionen entstehen, begünstigt wird. Bei gefördertem mikrobiellem Abbau organischer Substanz dürften vermehrt auch dafür geeignete Substrate, insbesondere Aminosäuren und reduzierende Zucker, anfallen (zit. in KRAEPFELIN & MICHAELIS 1997).

2. Auch die sekundäre Polymerisation von Lignin- oder Huminstoff-Bestandteilen durch LAC dürfte nicht entscheidend sein, da hierfür wasserlösliche niedermolekulare Aromaten (Phenole) erforderlich sind, die ja offensichtlich primär nicht in den Bodenextrakten vorhanden waren und zudem nur wenig stabil wären, weil sie spontan polymerisieren (HOFRICHTER 2003).

3. Es werden Huminstoffe [HS] zu Fulvinsäuren [FA] abgebaut. Fulvinsäuren [FA] unterscheiden sich von den Huminstoffen [HS] durch den höheren Gehalt an funktionellen Gruppen (Carboxylgruppen). Die FA färben wässrige Bodenextrakte gelb. Der Anteil an Polysaccharid-Bausteinen kann hoch sein; Sauerstoff ist erhöht (~46 %) und Stickstoff ist verringert (0,7–2,8 %) (HAIDER 1996).

Die Analyse von HOFRICHTER (2003) zeigt, dass *C. nebularis* Huminstoffe zu wasserlöslichen FA abbaut. Diese weisen einen weit geringeren Stickstoff-Anteil aus. Folglich sind die Huminstoffe ein Stickstoff-Reservoir, und ein Teil dieses Potentials könnte mineralisiert worden sein (s. Diagramme und Tabellen im Anhang):

$$\Delta (N-HS - N-FA) = N_{\min} + C_{\min}$$



***Clitocybe nebularis*: Molekularmassen-Verteilung der FA in den verschiedenen Streuextrakten.**

Probe 1: Kontrolle, *Salicetum cinereae* (Winter-Aspekt) – gepunktete Linie; Probe 2: Streuschicht, *Cirsio tuberosi* - Molinietum (Winter-Aspekt) – gestrichelte Linie; Probe 19: *Clitocybe nebularis* im *Cirsio tuberosi* - Molinietum (Herbst-Aspekt) – dünne durchgehende Linie; Probe 14: *C. nebularis* im *Salicetum cinereae* (Herbst-Aspekt) – dicke durchgehende Linie.

Die Molmassen-Verteilungen zeigen klar, dass es sich um typische Fulvinsäuren handelt (Molekularmassen zwischen 500 und 3000 Da; häufigste MM um 1000 Da. Die klassische Fulvin/Huminsäure-Trennung mittels Salzsäure weist kein höhermolekulares Material aus (HOFRICHTER 2003).

Abbildung 11. HPSEC-Elutionsprofil von *C. nebularis*

Figure 11. HPSEC elution profile of *C. nebularis*

Herr Prof. Dr. M. HOFRICHTER hat dankenswerterweise mittels HPSEC (High-Performance-Size-Exclusion-Chromatography) Bodenextrakte von *C. nebularis* auf niedermolekulare FA untersucht. Die Annahme, dass die Nebelkappe größere Mengen an FA freisetzt, hat sich bestätigt. Im Vergleich zur Kontrolle (Probe 1) wurden 5 bis 10-fach höhere relative FA-Mengen in den *C. nebularis*-Proben gemessen.

7.5.5. *Calocybe gambosa*

Wie *Clitocybe nebularis* setzt auch *Calocybe gambosa* erhebliche Mengen an Fulvinsäuren frei (HOFRICHTER (2003) und mineralisiert Stickstoff (s. Tabellen). Im Vergleich zur Kontrolle sind die FA-Werte bis 50mal höher. Außerdem sind ligninolytische Enzymaktivitäten nach wässriger Extraktion gemessen worden. LAC ist auf jeden Fall vorhanden (HOFRICHTER 2003).

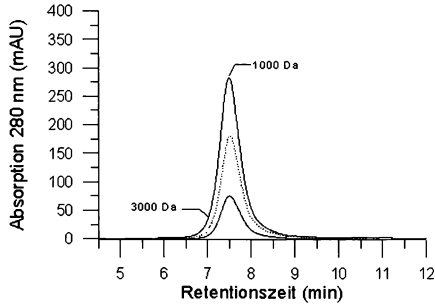
Pflanzenverfügbares Phosphat und Kalium

Beim pflanzenverfügbaren Phosphor und Kalium ergeben sich mit der Anthropogenese der Moorböden kaum Veränderungen. Kalium kann in basenreichen Moorböden eine große Mobilität

aufweisen; Phosphate sind dagegen relativ fest gebunden (SUCCOW et al. 2001). Flachgründige Moore können, vor allem bei wasserzügigen Sandschichten, eine Kalium-Zufuhr über den Grundwasserstau gewährleisten (SUCCOW et al. 2001). LEYER (1995) vermutet, dass den Böden K⁺-Ionen durch kapillaren Wasseranstieg aus dem Grundwasser oder oberflächlich zugeführt wird (LEYER 1995, FORWICK et al. 1999). Die Phosphat-Versorgung im Kalkarer Moor ist mäßig, die von Kalium dagegen erstaunlich hoch! In der nekrotischen Zone des Hexenringes von *Calocybe gambosa* (Proben 2, 3 + 8) sind die K⁺-Werte zwar 2 bis 3-fach gegenüber der Myzel-freien Zone erhöht, entsprechen aber den K⁺-Amplituden früherer Untersuchungen (LEYER 1995). Eine Anreicherung von Kalium im Mull durch den Hexenring von *Calocybe gambosa* kann nicht hergeleitet werden!

8. Zusammenfassung

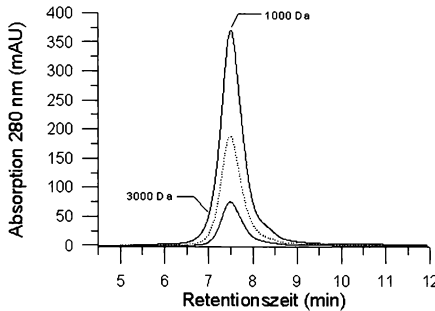
Die vorliegenden Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass Streuzersetzer wie *Clitocybe nebularis* und *Calocybe gambosa* eine wichtige Rolle bei der Humus-Umwandlung in Wald/Wiesen-Ökosystemen spielen. Hierbei ist nicht nur die Mi-



Calocybe gambosa: Molekularmassen-Verteilung der Fulvinsäuren in den Bodenextrakten 7, 8, 11
 Probe 7 – fette Linie, Probe 8 – dünne Linie, Probe 11 – gepunktete Linie.

Abbildung 12. HPSEC-Elutionsprofil von *Calocybe gambosa*

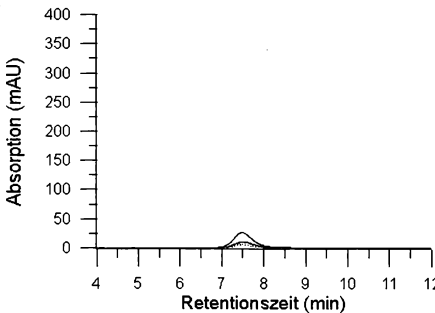
Figure 12. HPSEC elution profile of *Calocybe gambosa*



Calocybe gambosa: Molekularmassen-Verteilung der Fulvinsäuren in den Bodenextrakten 2, 3, 10. Probe 2 – dünne Linie; Probe 3 – fette Linie, Probe 10 – gepunktete Linie.

Abbildung 13. HPSEC-Elutionsprofil von *Calocybe gambosa*

Figure 13. HPSEC elution profile of *Calocybe gambosa*



Calocybe gambosa: Molekularmassen-Verteilung der FA in den Bodenextrakten 1, 5, 9, 12 („Kontrollen“ = farblose Proben). Probe 5 – dünne Linie; Probe 9 – fette Linie, Probe 1 – dünne gepunktete Linie; Probe 12 – fette gepunktete Linie.

Abbildung 14. HPSEC-Elutionsprofil von *Calocybe gambosa*

Figure 14. HPSEC elution profile of *Calocybe gambosa*

neralisierung von Huminstoffen zu Fulvaten von Bedeutung, sondern auch die intermediäre Entstehung reaktiver Radikale. Diese werden durch Laccasen wiederum an andere Moleküle (z. B. Humine) gekoppelt und tragen so zu einer Stabilisierung der organischen Substanz in Böden bei. Aufgrund der Komplexität des Humus/Torfes ist besonders bei Streuzersetzern von einer Kooperation zwischen ligninolytischen (Peroxidasen, Laccasen) und hydrolytischen Enzymen (Proteasen, Esterasen, Xylanasen etc.) auszugehen, die gebundenen Stickstoff verfügbar machen. Genauere Untersuchungen hierzu fehlen allerdings völlig!

9. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. MARTIN HOFRICHTER (Zittau), der mir umfangreiche Literatur zur Verfügung gestellt, manche Frage beantwortet hat und die HPSEC-Analysen durchführte. Ctotal und Ntotal, Kalium und teilweise auch Phosphat analysierte Herr Priv.-Doz. Dr. GERD WELP (Bonn). Die Herren Dipl.-Chem. TIAKKO STUVE (CH St. Léger) und Prof. Dr. MICHAEL KEUSGEN (Marburg) überließen mir ihre Publikationen. Allen sei herzlich gedankt.

Literatur

- ANACKER, U. (1963): Beiträge zur bodenkundlichen Erforschung des Kalkarer Moores. Biologie Jahresarbeits – Wissenschaftliche Beratung und Analytik: MÜCKENHAUSEN, E., KERPEN, W. & TEICHMANN, A. – Bad Münstereifel
- BOURBONNAIS, R., PAICE, M. G., REID, I. D., LANTHIER, P. & YAGUCHI, M. (1995): Lignin oxidation by laccase isoforms from *Trametes versicolor* and role of the mediator 2,2'-Azinobis(3-ethylbenzthiazoline-6-sulfonate) in kraft lignin depolymerization. – Appl. and Envir. Microbiology **61** (5), 1876–1880
- BRESINSKY, A. (2002): *Clitocybe nebularis* Mykographie und Chorologie im Rahmen einer geplanten Mykoflora Deutschlands. – Regensburger Mykologische Schriften Band **10**, 289–296
- CAI, Y. J., CHAPMAN, S. J., BUSWELL, J. A. & CHANG, S. T. (1999): Production and distribution of endoglucanase, cellobiohydrolidase and beta-glucosidase components of the cellolytic system of *Volvariella volvacea*, the edible straw mushroom. – Appl Environ Microbiol **65** (2), 553–559
- CARROLL, G. C. & WICKLOW, D. T. (edit.) (1992): The fungal community. – New York (Marcel Decker INC)
- CLEMENÇON, H. (1997): Anatomie der Hymenomyceten. Eine Einführung in die Cytologie und Plectologie der Hymenomycetes. – CH Teufen (F. Flück-Wirth)
- DATTA, A. (1992): Purification and characterisation of a novel protease from solid substrate of *Phanerochaete chrysosporium*. – JBC **267** (2), 728–736
- DIN 19684-3: Bestimmung des Glühverlustes und des Glührückstandes. – Berlin (Beuth Verlag)
- DIN 38405-D9-2: Nitrat – Deutsches Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung
- DIN 38406-E5-1: Ammonium – Deutsches Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung
- DIN EN 1189-D11-3 ortho-Phosphat – Deutsches Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung
- DIN EN ISO 11 905-1: Gesamtstickstoff
- DIN ENV ISO 13530: Richtlinie zur analytischen Qualitätssicherung in der Wasseranalytik
- EGGERT, C., TEMP, U. & ERIKSSON, K.-E. (1996): The ligninolytic system of the white rot fungus *Pycnoporus cinnabarinus*: Purification and characterisation of the laccase. – Appl. and Envir. Microbiology **62** (4), 1151–1158
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULIBEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica XVIII
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Auflage. – Stuttgart (Ulmer)
- FORWICK, I. (1995): Das Kalkarer Moor – Entwicklungsbilanz und Perspektiven eines Naturschutzgebietes. – Diplomarbeit (Bonn)
- FORWICK, J., LEYER, I. & MÖSELER, B. M. (1999): Entwicklungsbilanz eines entwässerten Niedermoores am Beispiel des Naturschutzgebietes Kalkarer Moor – Arloffers Bruch. – Decheniana (Bonn) **152**, 83–96
- FRITSCH, W., K. SCHEIBNER, A. HERRE, M. HOFRICHTER (2000): Fungal degradation of explosives: TNT and related nitroaromatic compounds. In: SPAIN J. C, HUGHES J. B & KNACKMUS H. J. (eds.): Biodegradation of nitroaromatic compounds and explosives. – Boca Raton, FL: Lewis Publishers Chapter 9, 213–237
- FUJIHARA, S., KASUGA, A., AOYAGI, Y. & SUGAHARA, T. (1995): Nitrogen-to-Protein conversion factors for some common edible mushrooms. – Journal of Food Science **60** (5), 1045–1047
- GUILLÉN, F., MUÑOZ, C., GOMEZ-TORIBIO, V., MARTINEZ, A. T. & MARTINEZ, M. J. (2000): Oxygen activation during oxidation of methoxyhydroquinones by laccase from *Pleurotus eryngii*. – Appl. Environ. Microbiology **66** (1), 170–175
- HAIDER, K. (1996): Biochemie des Bodens. – Stuttgart (F. Enke Verlag)
- HICKISCH, B. & MÜLLER, G. (1977): Beiträge zum Problem der mikrobiell induzierten Harnstoffumwandlung im Boden. I. Mitt.: Über das Harnstoffverwertungsvermögen von Bodenmikroorganismen. – Zbl. Bakt. Abt. II **132**, 479–496
- HOFRICHTER, M., SCHEIBNER, K., SCHNEEGASS, I., FRITSCH, W. (1998): Enzymatic combustion of aro-

- matic and aliphatic compounds by manganese peroxidase. – Appl. Environ. Microbiol. **64**, 399–404
- HOFRICHTER, M. (1999): Biodegradation of lignin by white rot fungi. – Fungal genetics and Biology **27**, 175–185
- HOFRICHTER, M., LUNDELL, T. & HATAKKA, A. (2001a): Conversion of milled pine wood by manganese peroxidase from *Phlebia radiata*. – Appl. Environ. Microbiol. **67** (10), 4588–4593
- HOFRICHTER, M., STEFFEN, K. T. & HATTAKKA, A. (2001b): Decomposition of humic substances by Ligninolytic fungi. – Proceedings of the 5th Conference of Environmental Sciences, Turkey, 56–60. ISBN 951-29-1957-5, Painosalama Oy, Turku
- HOFRICHTER, M. (2002): Riview: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP). – Enzyme and Microbial Technology **30**, 454–466. – (Elsevier)
- HOFRICHTER, M. (2003): Korrespondenz. – Lehrstuhl für Umweltbiotechnologie, Internationales Hochschulinstitut Zittau
- JOHANNES, C. & MAJCHERCZYK, A. (2000): Natural mediators in the oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons by laccase mediator systems. – Appl. Environ. Microbiol., 524–528
- KÄSTNER, M. & HOFRICHTER, M. (2001): Biodegradation of humic substances, in: HOFRICHTER, M. & A. STEINBÜCHEL: Biopolymers. Vol. 1 – Lignin, humic substances and coal, 349–378. – Weinheim (Wiley-VCH)
- KAICHANG, L., FENG, X. & ERIKSSON, K.-E. (1999): Comparison of fungal laccases and redox mediators in oxidation of a nonphenolic lignin model compound. – App. and Env. Microbiology **65** (6), 2654–2660
- KEUSGEN, M., MILKA, P. & KREST, I. (2001): Cyanidase from bacterial sources and its potential for the construction of biosensor. – BioSensor Symposium Tübingen
- KIRK, P. M., CANNON, P. F., DAVID, J. C. & STALPERS, J. A. (2001): Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi. – Cabi Bioscience
- KNOWLES, C. J. (1988): Cyanide utilisation and degradation by microorganisms. – Ciba Found Symp **140**, 3–15
- KRAEPELIN, G. & MICHAELIS, H. (1997): Veränderungen in der Makropilzflora eines Jungkiefernbestandes im Berliner Grunewald nach Kalkdüngung. – Z. Mykol., Band **63/2**, 99–126
- KÜPPERS, H. (1999): DuMont's Farbenatlas. – DIN-ISO 12 647-2 + DIN 16 539
- KUNTZE, H., ROESCHMANN, G., SCHWERTFEGER, G. (1994): Bodenkunde. 5. Auflage. – Stuttgart (Ulmer)
- KUYPER, T. W. (1989): Auswirkungen der Walddüngung auf die Mykoflora. Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas V. AMO. – Schwäbisch Gmünd (Einhorn-Verlag)
- LANKINEN, V. P., BONNEN, A. M., ANTON, L. H., WOOD, D. A., KALKKINEN, N. & HATAKKA, A. (2001): Characteristics and N-terminal amino acid sequence of manganese peroxidase from solid substrate cultures of *Agaricus bisporus*. – Appl. Microbiol. Biotechnol **55** (2), 170–176
- LEONOWIECZ, A., CHO, N. S., LUTEREK, J., WILKOŁAZKA, A., WOJTAS-WASILEWSKA, M., MATUSZEWSKA, A., HOFRICHTER, M., WESENBERG, D. ROGALSKI, J. (2001): Fungal laccase: properties and activity on lignin. – J. Basic Microbiol **41** (3–4), 185–227
- LEYER, I. (1995): Floristisch-vegetationskundliche und vegetationsökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Kalkarer Moor – Arloffer Bruch. – Diplomarbeit (Bonn)
- MACHEREY-NAGEL (2001): Das Nanocolor Analysensystem
- MACHEREY-NAGEL (2001): Schnellteste
- MACHEREY-NAGEL (2001): Visocolor Bodenkoffer – Arbeitsbuch
- MATUSZEWSKA, A., HOFRICHTER, M., WESENBERG, D., ROGALSKI, J. (2001): Fungal laccase: properties and activity on lignin. – J. Basic Microbiol **41** (3–4), 185–227
- MICHAEL, E., HENNIG, B., KREISEL, H. et al. (1985): Handbuch für Pilzfreunde. – Stuttgart (G. Fischer)
- MORISAKI, K., FUSHIMI, T., KANEKO, S. KUSAKABE, I., KOBAYASHI, H. (2001): Screening for phenoloxidases from edible mushrooms. – Biosci Biotechnol Biochem **65** (10), 2334–2336
- MÜCKENHAUSEN, E. (1977): Entstehung, Eigenschaften und Systematik der Böden der Bundesrepublik Deutschland. – Frankfurt / M. (DLG-Verlag)
- MÜLLER-STOLL, W. R. (1990): Die antibiotische Aktivität von Clitocybin und Nebularin aus *Leucopaxillus giganteus* und *Clitocybe nebularis*. – Z. Mykol **56** (1), 168–186
- PALMIERI, G., GIARDINA, P., BIANCO, C., SCALONI, A., CAPASSO, A. & SANNIA, G. (1997): A novel white laccase from *Pleurotus ostreatus*. – JBC **272** (50), 31301–31307
- PALMIERI, G., GIARDINA, P., BIANCO, C., FONTANELLA, B. & SANNIA, G. (2000): Copper induction of laccase isoenzymes in the ligninolytic fungus *Pleurotus ostreatus*. – Applied and Environmental Microbiology **60** (3), 920–924
- PALMIERI, G., BIANCO, C., CENNAME, G., GIARDINA, P., MARINO, G., MONTI, M. & SANNIA, G. (2001): Purification, characterization and functional role of a novel extracellular protease from *Pleurotus ostreatus*. – Applied and Environmental Microbiology **67** (6), 2754–2759
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – Stuttgart (Ulmer)
- RANOCHA, P., CHABANNES, M., CHAMAYOU, S., DANNOUN, S., JAUNEAU, A., BOUDET, A.-M. & GOFNER, D. (2002): Laccase down-regulation causes alterations in phenolic metabolisms and cell wall structure in Poplar. – Plant Physiology **129**, 145–155
- RIMÓCZI, I. (1994): Die Großpilze Ungarns – Zöologie und Ökologie. – Libri Botanici Band **13**. – Eching

- SCHEFFER F., SCHACHTSCHABEL, P. (eds). (1998): Lehrbuch der Bodenkunde. – Stuttgart (F. Enke Verlag)
- SCHIEBNER, K., HOFRICHTER, M., HERRE, A., MICHELS, J. & FRITSCHKE, W. (1997): Screening for fungi intensively mineralizing 2,4,6-trinitrotoluene. – Appl Microbiol Biotechnol **47**, 452–457
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.P. & STAHR, K. (1995): Bodenkundliches Praktikum. – Blackwell
- SCHLOSSER, D. & HOFER, C. (2002): Laccase-catalyzed oxidation of Mn^{2+} in the presence of natural Mn^{3+} chelators as a novel source of extracellular H_2O_2 production and its impact on manganese peroxidase. – Appl. Environ. Microbiol. **68** (7), 3514–3521
- SCHMIDT, O. (1994): Holz- und Baumpilze. – Berlin (Springer)
- SCHUMACHER, W. (1974): Pflanzen und Pflanzengesellschaften des Kalkarer Moores. – Bonn
- SCHUMACHER, W. (1977): Flora und Vegetation der Sötenicher Kalkmulde (Eifel). – Decheniana Beihefte **19**, 1–215. Bonn
- SOPONSATHIEN, S. (1998): Some characteristics of ammonia fungi 1. In relation to their ligninolytic enzyme activities. – J. Gen Appl Microbiol **44**, 337–345
- SPOSITO, G. (1998): Bodenchemie. – Stuttgart (F. Enke Verlag)
- STASZCZAK, M., ZDUNEK, E. & LEONOWICZ, A. (2000): Studies on the role of proteases in the white-rot fungus *Trametes versicolor*: Effect of PMSF and chloroquine on ligninolytic enzymes activity. – J. Basic Microbiol **40** (1), 51–63
- STEFFEN, K. T., HOFRICHTER, M. & HATAKKA, A. (2000a): Mineralisation of ^{14}C -labelled synthetic lignin and ligninolytic enzyme activities of litter-decomposing basidiomycetous fungi. – Appl. Microbiol Biotechnol **54** (6), 819–825
- STEFFEN, K. T., HATTAKA, A. & HOFRICHTER, M. (2002b): Degradation of humic acids by the litter-decomposing basidiomycete *Collybia dryophila*. – Appl Environ Microbiol **68** (7), 3442–3448
- STEFFEN, K. T., HATTAKA, A. & HOFRICHTER, M. (2002c): Removal and mineralization of polycyclic aromatic hydrocarbons by litter-decomposing basidiomycetous fungi. – Appl Microbiol biotechnol **60**, 21–217
- STEFFEN, K. T., HOFRICHTER, M. & HATTAKA, A. (2002d): Purification and characterization of manganese peroxidases from the litter-decomposing basidiomycetes *Agrocybe praecox* and *Stropharia coronilla*. – Enzyme and Microbial Technology **30**, 550–555. – (Elsevier)
- STEBING, L. & FANGMEIER, A. (1992): Pflanzenökologisches Praktikum. – Stuttgart (Ulmer)
- STIJE, T. & DISERENS, H. (1988): Harnstoff in Speisepilzen. – Dtsch. Lebensm. Rundschau **84** (8), 248–252
- STIJE, T. & DE MEIJER, A. (1999): Hydrocyanic acid in mushrooms, with special reference to wild-growing and cultivated edible species. – Dtsch. Lebensm. Rundschau **95** (9), 366–372
- SUCCOW, M. & JESCHKE, L. (1986): Moore in der Landschaft. – Frankfurt / M. (Verlag Harry Deutsch)
- SUCCOW, M. & H. JOOSTEN (eds.) (2001): Landschaftsökologische Moorkunde. – Stuttgart (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung)
- TEMP, U. & EGGERT, C. (1998): Novel interaction between laccase and cellobiose dehydrogenase during pigment synthesis in the white rot fungus *Pycoporus cinnabarinus*. – Appl. and Environ. Microb. **65** (2), 389–395
- TOPP, W. (1981): Biologie der Bodenorganismen. – Heidelberg (Quelle & Meyer)
- TRAUTMANN, C. M., PETER, M. & KRAEPELIN, G. (1992): Die Mucorales-Flora in Streu- und Bodenhorizonten eines Berliner Kiefernwaldes. – Z. Mykol. Band **58** (1), 3–25
- WELP, G. (2002, 2003): Korrespondenz. – Institut für Bodenkunde. Bonn
- WINTERHOFF, W. & BEGENAT, F. (1993): Die Pilzflora des Eriskirchener Riedes, Beih. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg, **69**, 229–262
- WINTERSTEIN, D. (2000a): Plädoyer für die Giftigkeit der Nebelkappe. – Pharm. Ztg. **145** (8), 577–580
- WINTERSTEIN, D. (2000b): Hämolysine in Pilzen – Attacken auf die roten Blutkörperchen. – DAZ **140** (44), 5085–5089
- WINTERSTEIN, D. (2002): Streit unter Nachbarn – Demarkationslinien auf einer Buchenholz-Scheibe. – Der Tintling (Schmelz), **32**, 20–21
- ZHOU, Z., TAKAYA, N., NAKAMURA, A., YAMAGUCHI, M., TAKEO, K. (2002): Ammonia fermentation, a novel anoxic metabolism of nitrate by fungi. – JBC **277** (3), 1892–1896

Anschrift des Autors:

DIETMAR WINTERSTEIN, c/o. Römer-Apotheke, Bahnhofstr. 40, 53902 Bad Münstereifel, e-mail: winterstein-dietmar@t-online.de.

Anhang

Pedologische Untersuchungen
der Störzone des Hexenringes
der *Clitocybe nebularis* - März 2002

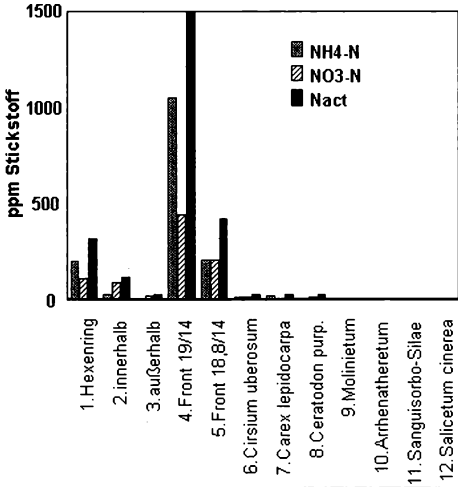


Abbildung 15. Hexenring von *C. nebularis* – Diagramm von Ammonium, Nitrat und Nact – März 2002

Figure 15. Fairy ring of *C. nebularis* – plot of ammonia, nitrate and mineralized nitrogen – März 2002

Pedologische Untersuchungen
der Störzone des Hexenringes
von *Clitocybe nebularis* - April 2002

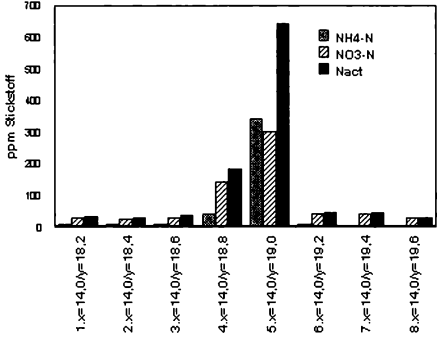


Abbildung 16. Hexenring von *Clitocybe nebularis* - Diagramm von Ammonium, Nitrat und Nact

Figure 16. Fairy ring of *C. nebularis* – plot of ammonia, nitrate and mineralized nitrogen

Pedologische Untersuchungen
der Störzone des Hexenringes der
Calocybe gambosa - April 2003

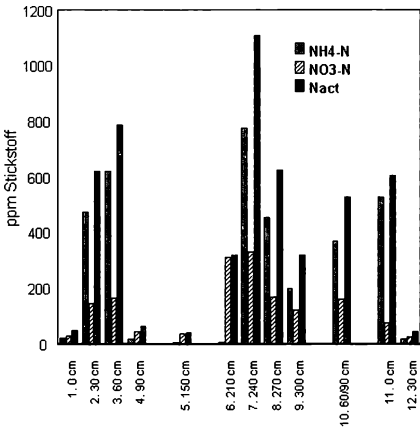


Abbildung 17. Hexenring von *C. gambosa* – Diagramm von Ammonium, Nitrat und Nact – April 2003

Figure 17. Fairy ring of *C. gambosa* – plot of ammonia, nitrate and mineralized nitrogen – April 2003

Tabelle 1. Vegetation des *Cirsio tuberosi*-Molinietum
Table 1. Vegetation of the *Cirsio tuberosi*-Molinietum community

Vegetationstabelle und Zeigerwerte der Knollen-Kratzdistel-Pfeifengraswiese
Synökologische Erhebungen über den Hexenring von *Clitocybe nebularis*

Nr. 1 <i>Cirsio tuberosi</i> - Molinietum Subass. von <i>Bromus erectus</i> 1993 – Fläche: 16m ² LEYER 1993																		
Nr. 2 Zone von <i>Molinia caerulea</i> – genuine Zone y = 20–24, x = 0–20 – Rechteck – 80 m ²																		
Nr. 3 Störstelle des Hexenringes y = 9–19 m, x = 5–26 m; Gürtel 1–2 m breit (Mondsichel) ~50 m ²																		
Nr. 4 Erholungsphase Halbkreis y = 7–18, x = 6–20 m – ~150 m ²																		
Nr. 5 Zone von <i>Genista tinctoria</i> (Dreieck) Koordinaten y = 10–19, x = 0–7 – ~30 m ²																		
Bioindikatoren der genuine Zone + Störstelle			„Menge“					F-Zahl	R-Zahl	N-Zahl								
Gattungen und Arten		Pflanzengesellschaft	1	2	3	4	5	1 3 5 7	3 5 7 8	1 3 5 7								
Assoziationscharakterart																		
<i>Cirsium tuberosum</i>	5:411	Cirsio-Molinietum	1	4	.	.	+	4	6			8					3	
Verbandscharakterarten																		
<i>Genista tinctoria</i>	5:411	Molinion	.	+	.	.	3		6			6				1		
<i>Serratula tinctoria</i>	5:411		+	+	.	.	+	+				7					3	
Ordnungscharakterarten																		
<i>Molinia caerulea</i>	x	Molinietalia	3	3	.	.	.	+		7							1	
<i>Achillea ptarmica</i>	5:41		.	.	.	.	.	.		8		4					2	
<i>Angelica sylvestris</i>	5:41		+	+	.	.	.	+		8							4	
<i>Linum catharticum</i>	5:41		.	.	.	.	.	.					7				2	
<i>Selinum carvifolia</i>	5:41		+	+	.	.	+	+		7		5					2	
<i>Silaum silaus</i>	5:41		+	+	.	.	+	+				7					3	
Differentialarten der Subassoziation von <i>Bromus erectus</i> – Trockenzeiger																		
<i>Lotus corniculatus</i>	5:	Heiden + Rasen	.	+	.	.	.	+		4			7				3	
<i>Bromus erectus</i>	5:2	Sandrasen	.	+	.	.	+	+		3			8				3	
<i>Brachypodium pinnat.</i>	5:3	Kalk-	1	1	.	.	+	+		4			7				4	
<i>Galium verum</i>	5:3	Magerrasen	+	.	.	.	.	+		4			7				3	
<i>Gentiana ciliata</i>	5:322	Mesobromion	.	.	.	.	.	+	2				8			2		
<i>Viola hirta</i>	6:11	Origanetalia	+	+	.	.	+	+	3				8				3	
Differentialarten der Störstelle des Hexenringes von <i>Clitocybe nebularis</i>																		
<i>Capsella bursa-pastor.</i>	3:3	Chenopodieta	.	.	.	+	+	+		5							6	
<i>Chenopodium album</i>	3:3		.	.	.	.	.	.		4							7	
<i>Stellaria media</i> agg.	3:3		.	.	.	+	+	+	x			5					7	
<i>Cirsium vulgare</i>	3:5	Artemisieta vul.	.	.	+	+	+	.		5				8			8	
<i>Urtica dioica</i>	3:5		.	.	+	+	1	.		6			7				9	
<i>Galium aparine</i>	3:5		.	.	+	+	+	.				6					8	
<i>Carduus crispus</i>	3:5'	Galio-Urticenea	.	.	.	.	+	5		6			7				9	
<i>Veronica arvensis</i>		Ruderalplätze	.	.	+	+	+	.				6					x	
<i>Galium album</i>	5:421	Arrhenatherion	+	+	2	2	+		5				7				5	
Differentialarten der Erholungszone																		
<i>Erophila verna / verna</i>	5:21	Sandrasen	.	.	.	+	2	.	2			6				2		
<i>Agrostis gigantea</i>	5:4	Molinio-	.	.	.	.	1	.			8		7				6	
<i>Cerastium holosteoid.</i>	5:4	Arrhenatheretea	.	.	.	.	1	.			5						5	
<i>Holcus lanatus</i>	5:4		.	.	.	+	1	.	.		7		6			3		
<i>Poa trivialis</i>	5:4		.	.	.	.	1	.			7						7	
<i>Vicia cracca</i>	5:4		.	.	+	+	+	.			6							
<i>Rubus caesius</i>	x		.	+	+	2	.	.						8			7	
Klassencharakterarten																		
<i>Arrhenatherum elatius</i>	5:4	Molinio-	.	.	.	.	+	.						7			7	
<i>Colchicum autumnale</i>	5:4	Arrhenatheretea	+	+	.	.	.	.		6			7					
<i>Festuca pratensis</i>	5:4		2	1	.	+	+	+		6			6					
<i>Festuca rubra rubra</i>	5:4		+	1	.	+	+	1		6			6			3		
<i>Rumex acetosa</i>	5:4		.	.	.	.	.	.									6	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	5:4		+	+	.	+	+	+		7								
<i>Agrostis capillaris</i>	5:	Heiden + Rasen	.	+	.	.	.	.						4			4	
<i>Centaurea jacea</i>	5:		.	.	.	.	.	.		5			6				3	

Bioindikatoren der genuinen Zone + Störstelle		„Menge“					F-Zahl	R-Zahl	N-Zahl
Gattungen und Arten	Pflanzengesellschaft	1	2	3	4	5	1 3 5 7	3 5 7 8	1 3 5 7
Begleiter									
<i>Cirsium oleraceum</i>	5:415	Calthion	·	·	·	r	7	8	5
<i>Crepis biennis</i>	5:421	Arrhenatherion	·	r	·	·	6	6	5
<i>Tragopogon pratensis</i>	5:421		·	r	·	r	4	7	6
<i>Senecio jacobaea</i>	5:423	Cynosurion	·	r	·	·	4	7	5
<i>Carex flacca</i>	x		·	·	·	·	6	8	4
<i>Dactylorhiza maculata</i>	x						8		2
<i>Taraxacum officinale</i>	x		+	+	+	+		8	
<i>Hypericum maculatum</i>	5:1	Nardo-	·	·	·	·	6	3	2
<i>Luzula campestris</i>	5:1	Callunetea	·	+	·	·	4	3	2
<i>Potentilla erecta</i>	5:1	Borstgrasheiden	+	+	+	+			2
<i>Hieracium aurantiacum</i>	5:111	Nardion	·	+	·	·	5	4	2
<i>Phragmites australis</i>	1:51	Schilfbestand	+	1	·	+	~	7	7
<i>Valeriana officinalis</i>	3:511	<i>Senecion fluviat.</i>	+	+	·	·	8	7	5
<i>Festuca arundinacea</i>	3:811	Feuchtweiden	·	+	+	·	7	7	5
<i>Hypericum perforatum</i>	6:1	Trifol.-Geranietea	·	+	·	1	4	6	3
<i>Frangula alnus</i>	8:21	<i>Ainetalia glutin.</i>	·	r	·	r	8	4	
<i>Salicetum cinereae</i> - angrenzendes Gebüsch (Randbezirk)									
<i>Salix cinerea</i>	8:212	<i>Salicion cinereae</i>					9	5	4
<i>Euonymus europaea</i>	8:44	<i>Prunetalia spin.</i>					5	8	5
<i>Sambucus nigra</i>	x						5		9
<i>Urtica dioica</i>	3:5	Artemisietea					6	7	9
<i>Calystegia sepium</i>	3:52	Calystegietalia					8	7	9
<i>Bryonia dioica</i>	3:532	Alliarion					5	8	6
<i>Galeopsis tetrahit</i>	x						6		6
Ökologisches und soziales Verhalten nach ELLENBERG et al.									
Artmächtigkeit („Menge“) nach BRAUN-BLANQUET, s. ELLENBERG et al. (1992)									

Tabelle 2. *Clitocybe nebularis* – Bodenanalysen – März 2002

Table 2. *Clitocybe nebularis* – Bodenanalysen – März 2002

Pedologische Untersuchungen im Kalkarer Moor
Probenentnahme 27.03.2002

T: -2,2....6,4 °C	Cirsio tuberosi-Molinietum							Magerwiesen			
Probe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Humus 0...10cm	Mull							Mulm			
Humus 10...25cm	Myzel +Ton	Mull	Myzel	Myzel	Myzel	+Ton	Torf	Torf	+Ton	+Ton	+Ton
Horizont	nHv	nHv	nHv	nHv	nHv	Aa	nH	nHm	Aa	Aa	
Dichte (2 mm)	0,68	0,67	0,6	0,6	0,55	0,75	0,38	0,59	0,69	0,55	0,77
Feuchte (%)	52	55	57	54	53	39	65	44	31	48	39
pH (CaCl ₂)	5,89	5,98	6,19	5,28	6,21	6,51	6,51	4,31	6,21	5,45	6,12
Glühverlust (%)	50,6	47,3	65,6	57,7	60,7	21,6	53,1	27,5	34,5	38,6	23,9
C-total (%)	22,7	19,8	29,2	26,9	30,6	11,7	26,3	17	19,2	21,7	11,7
N-total (%)	1,77	1,67	2,39	2,71	2,49	0,91	1,79	1,1	1,41	1,76	1
C/N	12,9	11,8	12,2	9,9	12,3	12,8	14,7	15,5	13,6	12,4	11,7
Nc % (SUCCOW)	7,8	8,5	8,2	10,1	8,1	7,8	6,8	6,4	7,3	8,1	8,5
F = H : C = 2,04	2,22	2,39	2,24	2,14	1,98	1,84	2,02	1,61	1,8	1,77	2,04
NH ⁴ -N (ppm)	204	31	8	1049	209	15	21	9	0,5	6	0,5
NO ³ -N (ppm)	114	90	19	445	212	16	12	18	1,5	2	8,5
N _{act} (ppm)	318	121	27	1494	421	31	33	27	2	8	9
N kg/ha/15cm g=0,6	286	109	24	1344	379	28	30	24	2	7	8

Systematik des Bodens: HN = Niedermoor, GA = Anmoorgley Bodenhorizonte: nHv, nHm und Aa
Proben: 1. Hexenringfront y=19,0 / x=15,0; 2. *Carduus crispus* y=18,8 / x=15,0; 3. *Molinia caerulea* außerhalb; 4. Hexenringfront y=19,0 / x= 14,0; 5. *Carduus crispus* y= 8,8, x=14,0, 6. Wuzelbreich von *Cirsium tuberosum*; 7. Kleinseggenried (*Carex lepidocarpa*); 8. Molinietum (*Ceratodon purpureus*); 9. Molinietum (*Carex lepidocarpa*); 10. Arrhenatheretum (*Lychnis flos cuculi*); 11. Sanguisorbo-Silaetum.

Tabelle 3. Störzone des Hexenringes – April Aspekt 2002
Table 3. Disturbance area of the fairy ring – April aspect 2002

Störzone des Hexenringes der
Clitocybe nebularis (Nebelkappe)
im *Cirsio tuberosi*-Molinietum

Auflagehorizont: Streu Niedermoororf (nHv)
gut zersetzt, Mull - organischer Anteil in der
Streuschicht: 47...60% ab ~20 cm tonig

Abszisse x= 14,0m Ordinate		Untersuchungen der Bodenproben vom 25.04.2002 / Analyse: 29.04.2002						
	Hexenring- front 1998		Probenextrakt 1:10			ppm mg/1000 g		
18,0		Nr.	Extrakt Farbe	F%	pH	NH ₄ - N	NO ₃ - N	N _{act}
		8 <i>Carduus crispus</i>	grau	40,5	5,67	5,5	28	34
		7 Blattrosetten und Keimblätter	grau	41	5,78	5,5	24	30
	Hexenring- front 2000	6 der zweijährigen	gelb	42,8	5,54	7,1	29	36
	Schnallen- myzel	5 Distel	gelb	41,2	5,65	39,9	144	184
19,0	Schnallen- myzel	4 <i>Veronica arvensis</i>	gelb intensiv	49,7	5,71	341	302	643
19,2	Myzel- Front	3 <i>Festuca rubra</i>	klar	46,4	6,23	6,1	40	46
19,4		2 <i>Festuca rubra</i>	klar	54,8	6,31	3,6	42	46
19,6		1 <i>Cirsium tuber.</i>	klar	49,5	6,06	1,6	27	29

Tabelle 4. Bodenuntersuchungen – Mai 2003
Table 4. Soil analyses – May 2003

Pedologische Untersuchungen im Kalkarer Moor – Mai 2003
Hexenring der *Calocybe gambosa* (Mairitterling) im *Cirsio tuberosi*-Molinietum

Probenentnahme: 31.05.2003 – Temperatur: 13,5...25,9 °C – Niederschlag im Mai: 36 mm
Habitat 1–10 *Cirsio tuberosi* - Molinietum, 11+12 *Arrhenatheretum elatioris* typicum

Probe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Humus 0–15cm (Mull) – Horizont nHv												
Dichte	0,66	0,62	0,54	0,68	0,67	0,61	0,61	0,62	0,65	0,63	0,69	0,59
Feuchte (%)	52,4	50,4	48,9	37,8	44,8	45,5	51,9	51,8	48,8	47,7	41,3	34,8
pH (CaC ₁₂)	5,96	5,82	5,26	5,44	5,51	5,52	5,37	5,49	5,56	5,49	5,28	5,59
Glühverlust H	55,1	51,4	49,1				48,6	53,7			36,3	
C-total (%)	24,7	23,5	24,6				24,8	25,7			17,8	
N-total (%)	2,03	1,89	2,12				2,03	2,17			1,59	
C/N	12,2	12,4	11,6				12,2	11,8			11,3	
F = H : C	2,23	2,18	1,99				1,96	2,09			2,04	
NH ₄ ⁺ -N (ppm)	21	474	623	18	5	7	777	456	199	369	529	20
NO ₃ ⁻ -N (ppm)	29	148	164	45	38	312	332	171	121	161	77	26
N _{act} (ppm)	50	622	787	63	43	319	1109	627	320	530	606	46
Kalium ppm	251	624	676				249	533			381	
Phosphor ppm	19,7	35,3	51,2				20,3	34,2			37,3	
Phosphat ppm	60,3	108	156,7				62,1	104,7			114,1	

LEYER (1995): *Juncetum subnodulosi* (K31023pp K, 42 ppm P); *Caricetum lepidoc.* (K2 1073ppm K, 24ppm P); *Cirsio*-Molinietum (M2 515ppm K, 3ppm P); *Arrhenatheretum* (A24648 ppm K; 61ppm P

Tabelle 5. Störzone des Hexenringes von *Calocybe gambosa* – April-Aspekt 2003Table 5. Disturbance area of the fairy ring of *C. gambosa* – April aspect 2003

**Hexenring der *Calocybe gambosa* (Mairitterling)
im *Cirsio tuberosi*-Molinietum**

Lage: ~5 m Südwest des Salicetum cinereae.
Zuwachszone des Hexenringes 2003 ~60 cm
im Vergleich zum Vorjahr Probe 3 = Probe 8
(020517), Probe 6 = Probe 13 (020517)

Auflagehorizont: Streu, Niedermoortorf (nHv)
Mull gut vererdet – ab ~20 cm tonig
Temperatur: 13,5...25,9 °C
Niederschläge: Mai 36 mm –

Untersuchungen der Bodenproben (0–15 cm)
Entnahme: 31.05.03 / Analyse: 02.06.03

Probenextrakt ppm
1:5 CaC₁₂ (0,0125 mol/L) mg / 1000 g

Nr.	Organischer Horizont	cm	Vegetation	Farbe des Extraktes	F%	pH	NH ₄	NO ₃	N _{act}
1	nHv, Mull schwarz	0	<i>Selinum carvif.</i> <i>Potentilla erect.</i>	klar	52,4	5,96	21	29	50
2	Geruch pilzig nekrotische Zone	30	Myzel <i>Rumex acetosa</i>	S00Y50 M00	50,4	5,82	474	148	622
3	gebleichte Streu nekrotische Zone	60	3 Fruchtkörper <i>Cerastium hol.</i>	S00Y80 M30	48,9	5,26	623	164	787
4	Mull, nHv vererdet	90	<i>Rumex acetosa</i> <i>Crepis biennis</i>	S00Y60 M10	37,8	5,44	18	45	63
	Mull, nHv vererdet	120	<i>Cirsium vulgar.</i> <i>Galium album</i>						
5	Mull, nHv vererdet	150	<i>Festuca rubra</i> <i>Colchicum aut.</i>	klar	44,8	5,50	5	38	43
6	Mull, nHv vererdet	210	<i>Cirsium vulgar.</i> <i>Cerastium hol.</i>	S00Y30 M00	45,5	5,52	7	312	319
7	gebleichte Streu nekrotische Zone	240	2 Fruchtkörper Myzel	S10M70 M10	51,9	5,70	777	332	1109
8	nekrotische Zone	270	Myzel <i>Festuca rubra</i>	S10Y50 M00	51,8	5,49	456	171	627
9	nekrotische Zone	300	Myzel <i>Cirsium tuber.</i>	klar	48,8	5,56	199	121	320
10	90 cm recht- winklig v. Nr. 3	60	<i>Cerastium hol.</i> 5 Fruchtkörper	S10Y70 M10	47,7	5,49	369	161	530

<i>Arrhenatheretum elatioris typicum</i> Glatthaferwiese				Farbe des Extraktes	F%	pH	NH ₄	NO ₃	N _{act}
11	nekrotische Zone	0	<i>Dactylis glomer.</i>	S10Y70 M10	41,3	5,28	529	77	606
12	sandig-kiesig Braunerde, Ah	30	<i>Sanguisorba of.</i> <i>Colchicum aut.</i>	klar	34,8	5,59	20	26	46

Tabelle 6. Bodenuntersuchungen – Oktober 2002

Table 6. Soil analyses – October 2002

Boden-Stickstoffwerte											
1.–3. <i>Marasmius oreades</i> , <i>Cirsio-Molinietum</i> , 4.–6. <i>Macrolepiota rachodes</i> , Hexenring, <i>Populus tremula</i> , 7. <i>Clitocybe nebularis</i> , <i>Cirsio-Molinietum</i> , 8. <i>Agaricus macrosporus</i> , <i>Molinietum</i> , 9. <i>Agaricus sylvaticus</i> , <i>Rhannus catharticus</i> , 10. <i>Agaricus sylvaticus</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , 11. <i>Collybia confluens</i> , <i>Rhannus catharticus</i>											
Bodenextrakt	mit CaCl ₂ 1 : 5 extrahiert – 02. 10. 2002										
Proben	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Färbung	S00 Y80 M10	S00 Y50 M00	S00 Y40 M00	S00 Y50 M00	S00 Y40 M00	S00 Y40 M00	S00 Y80 M00	klar	S00 Y90 M20	S00 Y70 M00	S00 Y70 M00
Feuchte %	42,9	45,9	51,4	43,2	40,1	42,2	42,1	56,1	47	43,5	34,7
Korrektur •F	9,5	10,1	11,3	9,5	99,3	9,3	12,6	10,3	9,6	8,2	
pH (CaCl ₂)	5,69	6,26	5,83	4,81	4,27	4,49	5,23	5,44	6,02	4,26	4,49
NH ₄ -N (ppm)	502	612	456	575	210	217	506	196	704	373	388
NO ₃ -N (ppm)	21	41	132	86	120	162	57	34	149	63	32
N _{act}	523	653	588	661	330	379	563	230	853	436	420

Tabelle 7. Fulvinsäuren in der Streuschicht

Table 7. Fulvinsäuren in der Streuschicht

Fulvinsäuren in der Streuschicht des <i>Cirsio tuberosi</i> – <i>Molinietum</i>				
Probe	Integrationsfläche mAU*s, 280 nm	relative Peakhöhe mAU	~ Konzentration mg FA / l*	korrigiert mg FA / kg*
<i>Clitocybe nebularis</i> 02–2003				
1	175,7	4,1	~50	~705
2	2.461,4	51,4	~550	~5.775
14	791,8	21,5	~200	~2.640
19	2.720,8	71,2	~650	~4.940
<i>Calocybe gambosa</i> 07–2003				
1	259	7	~ 60	~700
2	2.918	75	~ 670	~7.400
3	15.170	369	~ 3470	37.100
5	415	11	~ 100	~990
7	11.205	282	~ 2560	~29.400
8	2.916	75	~ 670	~7.700
9	972	26	~ 220	~2.400
10	7.152	187	~ 1630	~17.100
11	6.794	180	~ 1550	~14.300
12	382	10	~ 90	~700

*Die Absolutwerte sind mit großer Unsicherheit behaftet.

Tabelle 8. Ökophysiologische Gruppen der Basidiomyceten

Table 8. Ökophysiologische Gruppen der Basidiomyceten

Ökophysiologische Gruppen der Basidiomyceten

Enzymquellen	Enzyme			Metabolit	Referenzen
<i>Coriolus (Trametes) hirsutus</i>	LiP	MnP	LAC	FA CO ₂	EGGERT et al. 1996
<i>Nematoloma frowardii</i>	LiP	MnP	LAC		HOFRICHTER et al.
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	LiP	MnP	LAC		EGGERT et al 1995
<i>Lentinus tigrinus</i>		MnP	LAC	CO ₂	STEFFEN et al.
<i>Pleurotus ostreatus</i>		MnP	LAC		PALMIERI et al. 1997
<i>Trametes versicolor</i>		MnP	LAC		
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>		LAC	‡ CA		EGGERT et al 1995
<i>Agaricus bisporus</i>		MnP	LAC	‡ FA	LANKINEN et al. 2001
<i>Agrocybe dura</i>		MnP	LAC		STEFFEN at al. 2002
<i>Agrocybe praecox</i>		MnP	LAC		STEFFEN at al. 2002
<i>Collybia dryophila</i>		MnP	LAC		HOFRICHTER 2001
<i>Stropharia rugosoannulata</i>		MnP	LAC		FRITSCHKE et al.
<i>Calocybe gambosa</i>			LAC	‡ FA N _{min}	HOFRICHTER 2003
<i>Clitocybe nebularis</i>		?MnP	LAC	‡ FA N _{min}	HOFRICHTER 2003
<i>Marasmius oreades</i>				N _{min}	
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	–	–	–	–	STEFFEN et al. 2000
<i>Lepista saeva</i>			?	N _{min}	
<i>Mykorrhiza</i>	?		?	?	–

‡ Bleichen von Huminstoffen, N_{min} Stickstoff-Mineralisierung

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [158](#)

Autor(en)/Author(s): Winterstein Dietmar

Artikel/Article: [Hexenring der Nebelkappe \[*Clitocybe nebularis* \(Bätsch: Fr.\) Kummer\] in einer Knollenkratzdistel-Pfeifengraswiese \[*Cirsio tuberosi*-Molinietum\] - Einfluss auf Vegetation und Edaphon - Fairy Ring of Cloudy Funnelcap \(*Clitocybe nebularis*\) in the *Cirsio tuberosi*-Molinietum-Community - Influence on Vegetation and Soil 113-143](#)