

Was haben Pilze wie die Saftlinge (Gattung *Hygrocybe* s. l.) auf magerem Grünland zu suchen?

What are waxcaps (genus *Hygrocybe* s. l.) looking for on nutrient poor grassland?

Barbara Ruthsatz

Auf der Au 28, 54296 Trier, Germany;
E-Mail: ruthsatz@uni-trier.de

Zusammenfassung

Ungeklärt ist noch immer welche Ernährungsstrategien die Saftlinge (*Hygrocybe* s.l.: *Hygrocybe*, *Cuphophyllus* und *Gliophorus*) auf Magerwiesen haben. Woher beziehen sie ihren Stickstoff und Kohlenstoff, insbesondere da sie auf N-Mineraldünger empfindlich reagieren? Können sie die notwendigen Verbindungen saprotroph aus dem Boden aufnehmen oder sind sie biotroph auf Pflanzen angewiesen? Das Vorkommen von Saftlingen wurde im NW von Rheinland-Pfalz im Großraum Trier zwischen Eifel und Hunsrück seit 2010 auf über 100 Grünlandflächen dokumentiert. Von 12 häufigen Saftlingsarten wurden im Herbst 2014 und 2015 Fruchtkörper entnommen und auf ihren Gehalt an Nährstoffen (C, N, P) sowie den der stabilen Isotope $\delta^{15}\text{N}$ ‰ und $\delta^{13}\text{C}$ ‰ hin untersucht und mit denen aus Blättern von *Plantago lanceolata* und *Sanguisorba minor* verglichen, die als Mischproben auf den gleichen Wiesen 2016 gesammelt wurden.

Die Variabilität der Messwerte ist zwischen und innerhalb der *Hygrocybe*-Arten sehr groß. Die Fruchtkörper enthalten etwa doppelt so viel P und N wie die Kräuter. Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Pilze sind alle positiv, jedoch mit großen Unterschieden zwischen den Arten (Mittelwerte: 8,2 bis 13,7 ‰). In den Pflanzenblättern sind die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte überwiegend negativ. Bezogen auf 47 Wiesen lag das Mittel für *Plantago* bei -2,8 (-6,4 bis +0,2), für *Sanguisorba* bei -1,9 (-4,2 bis +0,9). Die Mittelwerte für $\delta^{13}\text{C}$ sind mit ca. -29 ‰ in Pilzen und Pflanzen fast gleich.

Die Übereinstimmung zwischen den $\delta^{13}\text{C}$ -Werten erlaubt die Annahme, dass sich die Pilze ihren Kohlenstoff aus den Assimilaten der Pflanzen holen. Für einen solchen Mechanismus liegen jedoch nur für *Plantago* und *Cuphophyllus virgineus* Beobachtungen über eine direkte Verbindung von Hyphen und Pflanzenwurzeln vor. Für ihre N-Versorgung böte sich die organische Substanz der Magerwiesenböden an, die von den Pilzen saprotroph aufgeschlossen werden könnte. Im Oberboden von sehr ähnlichen Magerwiesen liegen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte zwischen +3 und +8 ‰ und sind damit denen der 12 *Hygrocybe*-Arten ähnlich. Korrelationen zwischen den Gehalten in Pilzen und Kräutern könnten auf biotrophe Austauschvorgänge zwischen Pilzen und Pflanzen hinweisen. Positive Korrelationen zwischen dem Gehalt an P in *C. virgineus* und *C. pratensis* mit denen von *Plantago* bzw. *Sanguisorba* könnten als Stofftransfer von den Pilzen zu den Pflanzen gedeutet werden. Korrelationen zwischen den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten von *Plantago* und denen von *C. virgineus* sowie *C. fornicatus*, wie auch zwischen *Sanguisorba* und *H. quieta*, *G. irrigatus* sowie *H. intermedia* könnten als Transfer von N von Pilzen zu Pflanzen gedeutet werden.

Abstract

It is still uncertain which nutrition strategy waxcap fungi (*Hygrocybe* s. l.: *Hygrocybe*, *Cuphophyllus* und *Gliophorus*) are pursuing on nutrient-poor grasslands. Where do they get nitrogen and carbon from, especially since they are sensitive to mineral N-fertilizer? Are they able to extract it from soil organic matter in a saprotrophic manner or are they biotrophic, depending on plants? Waxcap species have been studied in western Rhineland-Palatinate (Germany) on over 100 grasslands from 2010 until 2017. In 2014 and 2015, fruit bodies of 12 frequent waxcap species have been collected and analysed regarding their content of nutrient elements (C, N, P) and stable isotopes $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ and $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$. The results were compared with the elements in the leaves of two plant species (*Plantago lanceolata*, *Sanguisorba minor*) collected from the same grasslands in 2016.

The contents varied strongly between the twelve species but also between the samples of each species. The fungi contained twice as much N and P than the forbs. The $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ values of the fungi were positive and showed great differences between the species (means: 8.2 to 13.7‰), while the plant leaves showed predominantly negative values. From 47 grasslands, the mean value of *Plantago* was -2.8 and of *Sanguisorba* -1.9. With -29‰ the mean values of $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ in fungi and plants were nearly the same.

The great similarity between the $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ values of fungi and plants allows the assumption that the fungi get C from assimilates of the plants. However, a direct contact between fungi mycelium and plant roots has only been observed for *Plantago* and *C. virgineus*. The N source of the fungi might be the organic matter in the soils of nutrient-poor grasslands, which the fungi might be able to decompose in a saprotrophic manner. The $\delta^{15}\text{N}$ values of the upper soil layers in similar grasslands vary between +3 and +8‰, which corresponds to the range in the waxcaps in this study.

Significant correlations between N, P, ^{13}C and ^{15}N in plants and fungi indicate possible biotrophic exchange of substances. Positive correlations for P between *C. virgineus* and *C. pratensis* with those of *Plantago* or *Sanguisorba* may be a proof for a transfer of substances from fungi to plants. Correlations between $\delta^{15}\text{N}$ of *Plantago* and the waxcaps *C. virgineus* and *C. fornicatus* as well as between *Sanguisorba* and *H. quieta*, *G. irrigatus* and *H. intermedia* can be seen as a transfer of N-compounds from fungi to plants.

Keywords: Fungi-plant element transfer, C, N, P, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, meadows trophic levels, *Plantago lanceolata*, *Sanguisorba minor*

1. Einleitung

Seitdem mir viele meist auffällig bunt gefärbte Fruchtkörper von Lamellenpilzen auf den mageren Wiesen aufgefallen waren (RUTHSATZ & BOERTMANN 2011, RUTHSATZ 2014), hat es mich interessiert, warum gerade diese Arten dort vorkommen. Die 12 untersuchten Saftlinge (Gattung *Hygrocybe* s. l. n. BOERTMANN 2010) werden auf Grund neuer genetischer Untersuchungen und morphologischer Merkmale (LODGE et al. 2014) neben der Gattung *Hygrocybe* teilweise zu *Cuphophyllus* und *Gliophorus* gestellt, wobei die Artnamen erhalten geblieben sind. Die meisten von ihnen sind in West- und Mitteleuropa vorwiegend an mageren Grünlandstandorte gebunden und wurden dort schon vielfach beschrieben (ARNOLDS 1992, KRIEGLSTEINER 2001, BEISENHERZ 2000, 2002, GRIFFITH et al. 2004, BRESINSKY 2008, 2009 u. a.). Aber auf die Frage, warum dies so ist, können noch keine gesicherten Antworten gegeben werden (ARNOLDS 1981, 1982, 2001, GRIFFITH 2004, GRIFFITH & RODERICK 2008, LODGE et al. 2014 u. a.). Besonderes Interesse galt auch ihrer ausgeprägten Empfindlichkeit gegenüber Stickstoffdüngung und Kalkung der Flächen (ARNOLDS 1989, KUYPER 2013, HALBWACHS et al. 2013b). Die meisten dieser Pilze stehen auf der Roten Liste Deutschlands (BFN 2016) und anderer Länder Europas.

Da man die Myzelien dieser Arten nicht in Kultur nehmen kann, um ihre Ernährungsweise aufzuklären, bleibt fraglich, ob sie überwiegend saprotroph leben oder zumindest teilweise biotroph z. B. mit Pflanzen in Verbindung stehen. Insbesondere ist die Versorgung der Pilze mit organischem Kohlenstoff und Stickstoff noch ungeklärt. Deshalb habe ich versucht, über die Elementgehalte ihrer Fruchtkörper und zweier Vergleichspflanzen aus den betroffenen Wiesen diesem Geheimnis näher zu kommen. Als Bezugspflanzen wurden die weit verbreiteten Arten *Plantago lanceolata* und *Sanguisorba minor* ausgewählt und auf die gleichen Elemente hin analysiert. Beide Pflanzen sind ausdauernd und haben weite ökologische Amplituden, so dass sie auf fast allen Flächen vorkamen.

Die Untersuchungsergebnisse sind Teil einer umfassenderen Studie, für die im Raum Trier seit 2010 das Vorkommen von Saftlingen auf Magerwiesen beobachtet und seit 2012 dort jährlich erscheinende Fruchtkörper gesammelt wurden. Nur an denen der Jahre 2014 und 2015 wurde darin ein breiteres Spektrum von Elementen analysiert, wovon in dieser Arbeit nur C, N, P und die stabilen Isotope $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$ behandelt werden sollen. Ziel dieser und weiterer Untersuchungen ist die Klärung der Ernährungsweise dieser Pilzgruppe. Bisher ist nicht bekannt, ob sie und andere Wiesenpilze sich saprotroph aus der Humussubstanz des Bodens oder biotroph von lebenden Pflanzen mit Stickstoff oder Kohlenstoff versorgen (ARNOLDS 1981, 1992, GRIFFITH 2004, GRIFFITH & RODERICK 2008) sowie ggf. auch P- und N-Verbindungen an die Pflanzen weitergeben, wie für Mykorrhiza-Pilze vielfach nachgewiesen (GEBAUER & TAYLOR 1999, MAYOR et al. 2009, SEITZMAN et al. 2011, HOBIE & HÖGBERG 2012 u. a.). Durch den Vergleich zwischen den Gehalten der Pilze mit zwei Wiesenpflanzen sollten Hinweise auf mögliche Elementquellen und -transfers aufgedeckt werden. Dazu können Konzentrationsvergleiche und Korrelationen zwischen den Gehalten von Pilzen und eventuellen Wirtspflanzen auf den gleichen Standorten geeignet sein.

Pflanzen, bzw. einige ihrer Enzyme, sind in der Lage, zwischen den Isotopen ^{12}C und ^{13}C zu unterscheiden und bevorzugen das jeweils leichtere Element (FARQUHAR et al. 1989). Ähnliches gilt auch für die Unterscheidung zwischen ^{14}N und ^{15}N (GRIFFITH 2004). Untersuchungen zur Ernährungsweise von Pilzen anhand von stabilen Isotopen wurden überwiegend in Wald-Ökosystemen durchgeführt (TAYLOR et al. 1997, GEBAUER & TAYLOR 1999, HENN & CHAPELA 2001, HOBIE et al. 2001, 2012, SEITZMANN et al. 2011 u. a.). Dabei ging es vor allem um Mykorrhiza- und saprotroph lebende Pilze, wobei die Nährstoffquellen und Austauschpartner bekannt waren. Ektomykorrhiza- und saprotroph lebende Pilze unterscheiden sich in ihren $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werten dadurch, dass die ersteren C von benachbarten Pflanzen erhalten und N an diese weitergeben. Es bestehen klare Unterschiede in den ^{15}N - und ^{13}C -Mustern zwischen Mykorrhiza- und saprotroph lebenden Pilzen in Wäldern – die sog. „ECM-SAP-Divide“ – mit einer höheren Anreicherung von ^{15}N in Ektomykorrhiza-Pilzen sowie einer stärkeren Abreicherung von ^{13}C als bei saprotroph lebenden Pilzen im gleichen Lebensraum (HOBIE et al. 1999, KOHZU et al. 1999, TAYLOR et al. 2003, SEITZMANN et al. 2011).

Bisher sind jedoch nur in *Plantago*-Wurzeln Hyphen von *Cuphophyllus virgineus* nachgewiesen worden (HALBWACHS et al. 2013a, TELLO et al. 2014). Die Analysen der beiden Kräuter sollten außerdem dazu dienen, Hinweise auf die durchschnittliche N-Versorgung der Grünlandflächen zu erhalten, was sich anhand ihrer Werte von $\delta^{15}\text{N}$ als aussagekräftig erwiesen hatte (AMUNDSON et al. 2003, KAHMEN et al. 2008, CRAINE et al. 2009, WATZKA et al. 2006). Den Hintergrund dazu bilden Abbauprozesse und Mineralisationsvorgänge der organischen Substanz im Boden, so dass den Pflanzen an $\delta^{15}\text{N}$ abgereicherte Verbindungen zugänglich gemacht werden.

Mineralstoffgehalte von Fruchtkörpern wurden bisher überwiegend bei Speisepilzen untersucht (KALACĀ 2016 u. a.). Auch über diejenigen von Grünlandpflanzen ist wenig bekannt, da man sich von Seiten der Tierhaltung fast ausschließlich mit Gräsern und Leguminosen befasst hat und dort auch nur für diejenigen Elemente, die für die Tierernährung besonders relevant sind (MENGEL 1991, FINCK 2007 u. a.). Im Rahmen der Untersuchung der N-Bindung durch Leguminosen auf mageren Wiesen wurden von KLATT (2008) jedoch u. a. *Plantago lanceolata* und *Sanguisorba minor* als Vergleichskräuter ausgewählt und auf ihren Gehalt an den beiden stabilen Isotopen hin analysiert. In der vorliegenden Arbeit werden nur die C-, N-, P-Gehalte und ¹⁵N‰- und ¹³C‰-Werte der Fruchtkörper von 12 relativ häufigen Saftlingen der Gattungen *Hygrocybe*, *Cuphophyllus* und *Gliophorus* vorgestellt, die überwiegend auf basenarmen bis mäßig basenreichen Standorten vorkommen und mit denen der beiden Kräuter verglichen, um daraus Rückschlüsse auf einen möglichen Stoffaustausch zwischen Pilzen und Kräutern ziehen zu können.

2. Untersuchungsgebiet

Die für die Elementuntersuchungen von Saftlingen und Begleitpflanzen ausgewählten Grünlandflächen entsprechen überwiegend Wiesen meiner früheren Untersuchungen (RUTHSATZ 2009, RUTHSATZ & BOERTMANN 2011, RUTHSATZ 2014). Ausgenommen wurden nur Flächen über stark kalkreichen Keuper- und Devon-Gesteinen sowie Muschelkalk, weil diese nur kleinflächig vertreten sind und überwiegend nur seltene Saftlinge aufweisen. Das Untersuchungsgebiet umfasst die Landkreise Trier-Saarburg, Bernkastel-Wittlich und Bitburg-Prüm des Landes Rheinland-Pfalz sowie wenige Wiesen von angrenzenden Gebieten. Es handelt sich um Flächen mit Böden über Verwitterungsmaterial aus Devonschiefern, Taunusquarzit, Buntsandstein und Rotliegendem, die von basenarmen Lösslehmen bzw. auf alten Moselterrassen von basenreicheren Ablagerungen überdeckt sein können. Die mageren, an Saftlingen reichen Wiesen können als artenreiche Glatthaferwiesen der Tieflagen, an Kennarten verarmte Goldhaferwiesen und Magerwiesen der Hochlagen mit Übergängen zu wechselfeuchten Borstgrasrasen angesprochen werden. Die Höhenlage der Wiesen reicht von 160 m NN in Seitentälern der Mosel und an der Saar bis auf 500–600 m NN in den Hochlagen von Hunsrück und West-Eifel. Insgesamt ist das Untersuchungsgebiet deutlich subozeanisch geprägt mit warmen, mäßig trockenen Sommern und milden, niederschlagsreichen Wintern. Regelmäßig treten im zeitigen Frühjahr und frühen Herbst niederschlagsarme Perioden auf.

Nur wenige der Wiesen liegen in ausgewiesenen Schutzgebieten, einige sind als schutzwürdige Biotope kartiert. Die meisten werden je nach Witterung ein- bis zweimal jährlich gemäht, nicht oder nur wenig gedüngt und nur selten nachbeweidet. Viele davon sind oder waren bisher in sog. Vertragsnaturschutzprogrammen, die durch staatliche Unterstützung den Minderverdienst bei extensiver Nutzung ausgleichen sollen. Für geschützte Biotope und Naturschutzgebiete bestehen meist Pflegeprogramme, die jährliche Mahd ohne oder mit geringer Düngung beinhalten.

3. Methoden

Die in den Herbstmonaten 2014 und 2015 im Großraum Trier auf mageren Wiesen gesammelten Fruchtkörper wurden auf ihre Gehalte an C, N, P und den stabilen Isotopen ¹⁵N und ¹³C untersucht. Um eine hinreichend breite Vergleichsbasis zu erreichen, wurden nur die Arten einbezogen, die auf mindes-

tens sieben unterschiedlichen Flächen gefunden wurden und von denen insgesamt neun Proben vorlagen. Damit konnten 12 Arten mit einer hinreichend großen Fallzahl in diese Untersuchung einbezogen werden (Tab. 1a).

Die Datenbasis ist allerdings heterogen, weil für Saftlinge geeignete Wiesen im Untersuchungsraum unterschiedlich verteilt vorkommen, diese Pilze je nach Witterung Fruchtkörper ausbilden oder nicht und sich die Nutzung bzw. Pflege der Grünlandflächen gelegentlich ändert (Mahdtermine, Nachweidegänge, Brachezeiten, Düngerart und -menge). Grundstock aller Vergleiche zwischen Pilzen und Kräutern sind 47 Graslandflächen, auf denen sowohl *Plantago* als auch *Sanguisorba* vorkommen. Insgesamt wurden auf 107 Flächen mit *Plantago* und 57 mit *Sanguisorba* im Herbst 2014 und 2015 Fruchtkörper der 12 dort häufigen *Hygrocybe*-Arten gesammelt. Diese bilden die Grundlage für Tabelle 1a. Ausdehnung und Langlebigkeit der Myzelien sind weitgehend unbekannt und können nur auf Grund von Beobachtungen vor Ort eingeschätzt werden. Die Untersuchungen wurden mit Pilzproben aus zwei Jahren und jährlich mehrfachen Suchgängen pro Jahr durchgeführt.

3.1 Sammlung und Vorbereitung der Pilz- und Pflanzenproben

Die untersuchten, extensiv genutzten Grünlandflächen wurden seit 2010 jeweils in den Herbstmonaten - wenn möglich mehrfach - besucht und alle dort vorkommenden Saftlinge notiert. Auf 110 dieser Flächen wurden 2014 und 2015 während der Besuche einzelne vollständige Fruchtkörper (Hut zusammen mit Stiel) gesammelt. Die Fruchtkörper wurden abends von Pflanzenresten und Boden auf ihrer Oberfläche gereinigt, im Gefrierfach von Kühlschränken aufbewahrt und anschließend gefriergetrocknet. Im Jahr 2014 erschienen Saftlinge aus Witterungsgründen schon im August, 2015 erst im September, waren aber in beiden Jahren bis November zu finden.

Aus Pilzgruppen wurde nur je einer entnommen. Auf großen Flächen wurden gelegentlich auch mehrere Exemplare einer Art gesammelt, sofern sie weit entfernt voneinander (mind. 10–20 m) bzw. auf deutlich anderen Kleinstandorten (flachgründig-steiniger, an Hangkanten usw.) gewachsen waren und daher wohl zu getrennten Myzelien gehörten. Bei häufig in Gruppen auftretenden Arten war das eindeutig (*H. coccinea*, *H. chlorophana*, *C. virgineus*, *H. ceracea*, *H. conica* u. a.), bei gelegentlich einzeln erscheinenden Fruchtkörpern wie von *H. intermedia*, *H. punicea*, *C. pratensis* oder *G. irrigatus* war die Entscheidung schwieriger.

Die Wiesen wurden im Herbst mehrfach abgegangen und dann Exemplare entnommen. Gelegentlich stammen pro Jahr mehrere Exemplare einer Art von der gleichen Parzelle (Anzahl der beprobten Wiesen und Fruchtkörper s. Tab. 1a). Diese Aufsammlungen wurden 2014 und 2015 in gleicher Weise durchgeführt. Im Frühjahr 2016 wurden Mischproben der Blätter von *Plantago lanceolata* sowie im Herbst 2016 von *Sanguisorba minor* auf den Untersuchungsflächen gesammelt und luftgetrocknet. Über die jeweiligen Flächen verteilt wurden dabei aus 20 und 30 Grundrosetten der beiden Arten nur je 1, selten 2 gut entwickelte Blätter entnommen.

3.2 Analysen der Pilzproben

Die getrockneten Pilze wurden in einer Kugelmühle (MM200 der Firma Retsch) fein gemahlen und in Roth-Scintillations-Messflaschen bis zur Einwaage gelagert. 2–3 mg wurden eingewogen und auf $\delta^{15}\text{N}$ -, $\delta^{13}\text{C}$ -Verhältnisse sowie auf die Konzentrationen von N (%) und C (%) untersucht. Als Analysegerät diente ein Elementar Analysator (Flash EA 1112, ThermoFinnigan, Bremen, Germany) mit Isotopen-Verhältnis-Massen-Spektrometer Kopplung (DeltaV Advantage, ThermoFinnigan, Bremen, Germany). Die Kohlenstoff- und Stickstoffverhältnisse werden in der δ -Notierung in Promille (‰) relativ zu den internationalen Standards PDB (Pee Dee Belemnite) für Kohlenstoff und Luft für Stickstoff, entsprechend folgender Berechnung angegeben: $\delta^2\text{X} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \cdot 1000$, wobei ^2X das stabile Isotop darstellt und R_{sample} sich auf das Isotopenverhältnis der Probe und R_{standard} auf das Isotopenverhältnis des korrespondierenden Standards bezieht (FRY 2006). Zur Qualitätskontrolle wurden Standardabweichungen von $\pm 0,2$ ‰ zwischen Parallelproben zugelassen. Als interne Standards für die Isotopen- und Konzentrationsbestimmungen wurde Acetanilid (IVA 33802155) und Kasein sowie Weizen (IVA 33802157) eingesetzt.

3.3 Analysen der Pflanzenproben

Die Bestimmung von $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$ sowie von Gesamt-N (%) und Gesamt-C (%) wurden zusammen mit den Pilzproben durchgeführt. Der P-Gehalt des Pflanzenmaterials wurde in folgender Weise bestimmt: Von dem getrockneten und feingemahlten Pflanzenmaterial wurden ca. 0,1 g mit 3 ml konzentrierter HNO_3 und 1,5 ml H_2O_2 (suprapur) in einem 30 ml Aufschlussgefäß mittels eines Mikrowellen-Aufschlussgerätes der Firma CEM bei maximal 190° für 30 min aufgeschlossen und die Lösung mit destilliertem Wasser auf 50 ml aufgefüllt. PO_4 wurde mit der Phosphor-Molybdän-Blau-Methode am Photometer bei 880 nm gegen eine Eichreihe vermessen (SCHLICHTING et al. 1995).

3.4 Statistische Methoden

Die Berechnung der bivariaten Korrelationen zwischen den Elementgehalten von Pilzen und Pflanzen sowie der Wilcoxon Test wurden mit der Software SPSS der Universität Trier durchgeführt. Die Signifikanzniveaus * und ** entsprechen p : $\leq 5\%$ und $\leq 1\%$. Auch die Boxplot-Darstellungen wurden mit SPSS erstellt.

4. Ergebnisse

4.1 Saftlinge

Wichtige Kennwerte der Elementgehalte der 12 Saftlingsarten wurden in Tabelle 1a zusammengefasst. Um die Unterschiede zwischen den Arten anschaulicher hervorzuheben, wurden für N, P und die $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte Boxplot-Abbildungen zusammengestellt (Abb. 1). Die N-Gehalte der Fruchtkörper erreichen rund 4 bis 8 %. Die niedrigsten Gehalte hatten *C. fornicatus* und *C. virgineus*, die höchsten *H. chlorophana*. Die Werte der dazwischen angeordneten Arten gingen fließend ineinander über. Die P-Gehalte schwankten zwischen 3000 und ca. 8000 mg/kg. Am geringsten waren sie bei *H. punicea*, *H. coccinea* und *H. quieta*. Die weiteren 10 Arten wurden zwar nach ihren Mittelwerten ansteigend geordnet, insgesamt überlappten sie sich jedoch stark aufgrund der weiten innerartlichen Streuung ihrer Gehalte. Auch die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Pilze ließen sich anhand ihrer Mittelwerte abstufen von *H. intermedia* und *H. coccinea* mit niedrigen Gehalten bis zu *C. fornicatus*, *G. irrigatus* und *G. psittacinus* mit hohen Gehalten. *Hygrocybe conica* fiel durch seine extrem weite Streuung der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte auf. Auch die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Saftlinge ließen sich nach ihren Mittelwerten abstufen, jedoch nur schwierig gegenseitig abgrenzen.

4.2 *Plantago lanceolata* und *Sanguisorba minor*

Die Elementgehalte der Blätter der beiden Pflanzen unterschieden sich. Die Konzentrationen an P und N waren bei *Plantago* signifikant höher als bei *Sanguisorba* (Tab. 1b und 2). Für $\delta^{15}\text{N}$ waren die Werte bei *Plantago* deutlich stärker negativ als von *Sanguisorba*, alles gemessen an den Probenpaaren von 47 Wiesen mit beiden Arten. Diese Differenzen dürften in den unterschiedlichen Beprobungsterminen begründet sein, denn viele ausdauernde Pflanzen verlagern wichtige Nährstoffe im Herbst in ihre Speichergewebe. Da auf drei der Wiesen Mischproben von *Sanguisorba* im Frühjahr und Herbst gesammelt wurden, konnte nachgewiesen werden, dass dies hier der Fall ist. Die Gehalte an P und N waren in den Herbstproben um 10–15 % niedriger als im Frühjahr. Auch waren auf zwei der drei Flächen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte um ca. 20 % höher, also weniger stark abgereichert. Die Gehalte an Kohlenstoff sowie die Verhältnisse des Isotops ^{13}C waren in beiden Arten weitgehend gleich. Allerdings

Tabelle 1a. Kennwerte der Elementgehalte der 12 *Hygrocybe*-Arten; gesammelt in 2014 und 2015. Erläuterungen: Mit: Mittelwert, Max: Maximum, Min: Minimum, Mabw: Mittelabweichung, Mabw%: Mabw in % des Mittelwertes, Span: Max-Min. P in mg/kg.

Table 1a. Features of the element contents of the 12 species of *Hygrocybe*, collected in 2014 and 2015. Explanations: Mit: mean, Max: maximum, Min: minimum, Mabw: standard deviation, Mabw%: variation coefficient, Span: range. P in mg/kg.

Art	<i>H. ceracea (cer)</i> : 7 Flächen, 9 Proben						<i>H. chlorophana (chl)</i> : 23 Flächen, 35 Proben					
	Mit	Max	Min	Mabw	Mabw%	Span	Mit	Max	Min	Mabw	Mabw%	Span
N%	6,0	7,0	5,2	0,4	7,2	1,8	7,3	8,5	6,4	0,6	7,8	2,1
C%	42,5	45,1	39,0	1,9	4,4	6,0	44,1	46,1	38,7	0,9	2,1	7,4
P	7243	9899	4434	1251	17,3	5465	6553	8521	4725	743	11,3	3796
$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	12,0	14,1	10,4	1,2	9,9	3,7	11,6	13,7	9,8	0,7	6,0	3,9
$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	-28,7	-28,1	-29,3	0,3	1,1	1,2	-29,4	-28,0	-30,7	0,5	1,7	2,7
Art	<i>H. coccinea (coc)</i> : 25 Flächen, 32 Proben						<i>H. conica (con)</i> : 10 Flächen, 11 Proben					
N%	6,3	7,6	5,1	0,5	8,0	2,5	5,3	7,3	3,5	0,7	13,5	3,7
C%	43,4	45,6	39,6	1,4	3,4	6,0	44,3	47,3	40,3	1,5	3,3	7,0
P	4453	5972	3073	519	12,4	2899	6187	8189	4547	1073	17,3	3642
$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	9,8	13,8	6,5	1,2	12,4	7,3	8,2	15,7	2,6	4,6	56,7	13,1
$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	-29,2	-28,3	-31,0	0,5	1,6	2,6	-29,3	-28,1	-30,3	0,4	1,3	2,2
Art	<i>C. fornicatus (for)</i> : 10 Flächen, 13 Proben						<i>H. intermedia (int)</i> : 12 Flächen, 15 Proben					
N%	4,1	5,1	3,5	0,4	8,8	1,7	5,3	7,0	4,8	0,5	9,5	2,2
C%	41,4	42,7	38,4	0,7	1,7	4,3	42,2	43,7	40,8	0,5	1,3	2,9
P	5813	8800	4035	917	14,9	4765	5536	7368	3512	958	17,3	3855
$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	13,5	15,8	5,9	1,7	12,2	9,8	8,8	10,6	7,3	0,8	9,4	3,3
$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	-29,6	-28,6	-30,6	0,6	1,9	2,1	-29,2	-28,5	-29,9	0,4	1,3	1,4
Art	<i>G. irrigatus (irr)</i> : 10 Flächen, 12 Proben						<i>C. pratensis (pra)</i> : 24 Flächen, 31 Proben					
N%	5,4	6,2	4,7	0,4	7,8	1,5	5,2	6,4	3,5	0,5	10,0	2,9
C%	42,3	45,7	36,3	2,0	4,7	9,5	41,8	51,6	38,0	1,2	2,7	13,7
P	6255	6937	5148	458	7,3	1790	5902	9417	3428	938	16,1	5989
$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	13,7	16,7	11,2	1,4	10,0	5,6	12,6	16,2	6,0	1,5	11,7	10,1
$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	-29,9	-29,1	-30,6	0,4	1,3	1,5	-29,7	-28,7	-30,9	0,5	1,8	2,2
Art	<i>G. psittacinus (psi)</i> : 12 Flächen, 13 Proben						<i>H. punicea (pun)</i> : 10 Flächen, 14 Proben					
N%	5,1	5,7	3,9	0,4	8,5	1,8	5,5	7,3	4,2	0,6	12,4	3,0
C%	42,6	45,7	38,0	2,0	4,6	7,7	43,9	45,6	39,4	1,3	2,5	6,2
P	6534	8382	4370	864	13,2	4012	4039	5042	3012	586	15,6	2030
$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	15,0	18,5	13,0	1,1	7,4	5,4	12,0	14,5	10,1	0,9	7,7	4,4
$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	-28,9	-28,0	-29,4	0,3	1,1	1,3	-28,9	-28,2	-29,7	0,4	1,2	1,5
Art	<i>H. quieta (qui)</i> : 12 Flächen, 18 Proben						<i>C. virgineus (virg)</i> : 11 Flächen, 15 Proben					
N%	5,8	7,6	4,4	0,6	11,0	3,2	4,3	5,1	3,5	0,4	9,1	1,6
C%	43,3	44,7	39,5	0,8	1,9	5,2	42,8	44,8	38,6	1,5	3,4	6,2
P	4631	7131	3532	699	15,1	3599	6923	8293	4806	807	11,7	3486
$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	13,2	17,0	7,8	1,4	10,9	9,2	12,0	15,2	8,4	1,9	16,1	6,8
$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	-28,9	-28,1	-29,6	0,4	1,3	1,4	-29,1	-27,8	-30,9	0,4	1,5	3,1

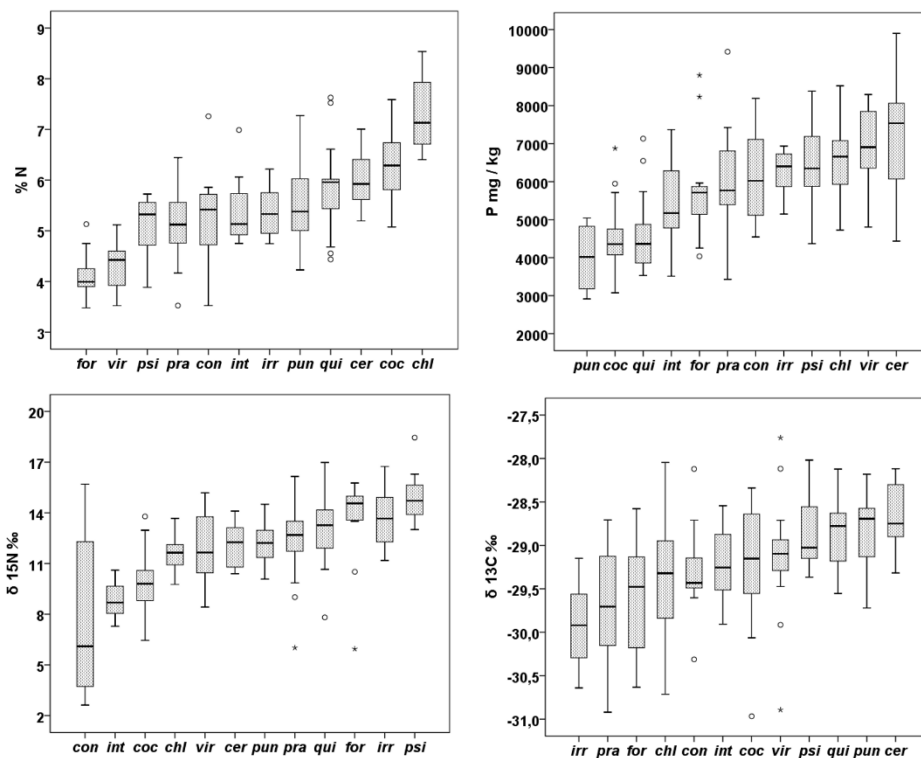


Abb. 1. Boxplot-Diagramme der N%, P%, $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ und $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ Werte von 12 *Hygrocybe* s. l.-Arten.

Fig. 1. Boxplot diagrams of N%, P%, $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ and $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ values of 12 species of *Hygrocybe* s. l.

variierten auch hier die Einzelwerte stark. Bei beiden Arten waren die Mittelwert-Abweichungen der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte recht weit: 43 % bei *Plantago* und 54 % bei *Sanguisorba*. Insgesamt waren sie bei den Kräutern deutlich abgestuft und umfassten Werte von +0,2 bis -6,4 für *Plantago* und +0,9 bis -4,2 für *Sanguisorba*. Hierbei dürfte der Einfluss von regional unterschiedlichen Niederschlägen keine Rolle spielen, weil zum Zeitpunkt der Probenahme im Frühjahr und im Herbst die Böden überall gut durchfeuchtet waren. Die weiten Spannen ließen sich bei der vorliegenden, großräumigen Untersuchung eher zu einem allerdings undeutlichen Trophiegradienten der Probeflächen in Beziehung setzen, der sich anhand ihrer Vegetation, Nutzungsgeschichte und aktuellen Nutzung zwar erkennen, aber im Einzelnen nicht genauer begründen ließ. Solche Zusammenhänge wurden auch von WATZKA et al. (2006) in ähnlichen Landschaften nachgewiesen.

Im Untersuchungsgebiet bei Trier wurden stark negative $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (< -4) nur auf Borsgrasrasen oder stark verhärgerten Magerrasen gemessen. Diese Flächen sind auf Grund ihrer Hängigkeit oder Flachgründigkeit nie beackert worden. Werte von -4 bis ca. -2,5 treten am häufigsten auf und treffen auf Flächen zu, die seit 30–50 Jahren nicht mehr beackert und wohl seitdem auch nicht mineralisch gedüngt wurden - es sei denn mit Festmist. Bei fehlender mechanischer oder biologischer Bodendurchmischung reichert sich $\delta^{15}\text{N}$ in tieferen Bodenschichten an (EVANS 2007). Für Werte von -2 bis +1,5 $\delta^{15}\text{N}$ in den als Trophie-Indikatoren verwendeten Vergleichspflanzen kommen meinen Beobachtungen nach folgende Ursachen infrage: längere Brachephasen mit gelegentlicher Mulchpflege, Düngereintrag aus

Tabelle 1b. Kennwerte der Elementgehalte der Vergleichspflanzen. Erläuterungen s. Tabelle 1a.

Table 1b. Features of the element contents of the comparative plants. Explanations s. Table 1a.

Elem.	<i>Plantago lanceolata</i> von 47 Flächen						<i>Sanguisorba minor</i> von 47 Flächen					
	Mit	Max	Min	Mabw	Mabw%	Span	Mit	Max	Min	Mabw	Mabw%	Span
N%	2,8	4,3	2,1	0,3	11,5	2,2	2,1	3,0	1,5	0,3	15,0	1,5
C%	44,9	46,3	41,7	0,4	1,0	4,5	45,4	46,7	43,8	0,6	1,4	2,9
P	2741	4093	1459	492	18	2634	2057	3479	1266	357	17	2213
$\delta^{15}\text{N}\%$	-2,8	0,2	-6,4	1,2	43	6,6	-1,9	0,9	-4,2	1,0	54	5,1
$\delta^{13}\text{C}\%$	-29,0	-27,8	-30,0	0,3	1,1	2,2	-29,3	-28,6	-29,9	0,3	0,9	1,3

Tabelle 2. Vergleich der mittleren Elementgehalte der 12 *Hygrocybe*-Arten mit denen von *Plantago lanceolata* und *Sanguisorba minor*. Grundlage: 47 Flächen mit beiden Kräutern.

Table 2. Comparison between the mean element contents of the 12 species of *Hygrocybe* with those of *Plantago lanceolata* and *Sanguisorba minor*. Base: 47 areas with both forbs.

Elem.	<i>Hygrocybe</i> : Mittel: 12 Arten	<i>Plantago</i>	Vergleich	<i>Sanguisorba</i>	Korrelation <i>Plant./San.</i>
N %	5,7	2,8	>	2,1	–
C %	43,0	44,9	=	45,4	0,335*
P mg/kg	5741	2741	>	2057	–
$\delta^{15}\text{N}\%$	11,7	-2,8	<	-1,9	0,608**
$\delta^{13}\text{C}\%$	-29,3	-29,0	=	-29,3	–

Nachbaräckern, gelegentlicher Düngung durch Jagdpächter, Düngung vor Neu- oder Anschlussverträgen zum Vertragsnaturschutz mit der Landwirtschaft sowie Nutzerwechsel und Düngung insbesondere im Zuge von Flurbereinigungsverfahren.

4.3 Vergleiche und Korrelationen zwischen den Elementgehalten der Pilze und Kräuter

Während die Werte von $\delta^{13}\text{C}$ der Pilze denen der beiden Pflanzen (Tab. 1a, b) sehr ähnlich waren, weichen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Pflanzen und Pilze sehr stark voneinander ab. Letztere sind bei den Saftlingen alle positiv, bei den beiden Pflanzen überwiegend negativ. Da es sich bei den Ergebnissen der Analysen von *Plantago lanceolata* und *Sanguisorba minor* um Mittelwerte aus Mischproben von 108 Flächen für *Plantago* bzw. 58 für *Sanguisorba* handelt, waren diese Werte besser abgesichert als die der Pilze, dennoch waren die Wertespanspannen überall recht groß. In Tabelle 2 wurden in stark vereinfachter Form die Elementgehalte der Pilze denen von *Plantago* und *Sanguisorba* gegenübergestellt. Hierfür wurden die Gehalte aller Saftlinge gemittelt. Außerdem wurden nur die 47 Flächen herangezogen, auf denen beide Kräuter vorkamen. Der höhere N-Gehalt der Pilze könnte auf seinen Anteil im Chitin-Gerüst der Pilzhyphen sowie im Eiweißgehalt der Sporen tragenden Lamellen zurückzuführen sein (GRIFFIN 1994).

Um Hinweise für einen möglichen Stoffaustausch zwischen Saftlingen und auf den Magerwiesen häufigen Kräutern bzw. für gemeinsame Quellen zu finden, wurden Korrelationen zwischen den Elementgehalten beider Gruppen auf den jeweilig gleichen Flächen berechnet. Statistisch signifikante Ergebnisse wurden in Tabelle 3a und b zusammengestellt. Vergleiche

Tabelle 3a. Signifikante (* $p \leq 5\%$, ** $p \leq 1\%$.) Korrelationen (n. Pearson) zwischen den Elementgehalten der 12 *Hygrocybe* s. l.-Arten und den Gehalten der Mischproben von *Plantago lanceolata* ($n = 47$).

Table 3a. Significant (* $p \leq 5\%$, ** $p \leq 1\%$) correlations (after Pearson) between the element contents of the 12 species of *Hygrocybe* s. l. and the contents of the mixed samples of *Plantago lanceolata* ($n = 47$).

Arten	<i>chlo</i>	<i>coc</i>	<i>prat</i>	<i>quie</i>	<i>virg</i>	<i>forn</i>	<i>irri</i>	<i>cera</i>	<i>int</i>	<i>pun</i>	<i>psit</i>	<i>con</i>
Elem. / n	28	27	20	16	11	12	9	9	8	15	10	7
P	–	–	–	–	0,607*	–	–	–	–	–	–	–
$\delta^{15}\text{N}\%$	–	–	–	–	0,694*	0,753**	–	–	–	–	–	–
$\delta^{13}\text{C}\%$	–	–	0,486*	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Tabelle 3b. Signifikante (** $p \leq 1\%$, * $p \leq 5\%$) Korrelationen (n. Pearson) zwischen den Elementgehalten der 12 *Hygrocybe* s. l.-Arten und den Gehalten der Mischproben von *Sanguisorba minor* ($n = 47$).

Table 3b. Significant (** $p \leq 1\%$, * $p \leq 5\%$) correlations (after Pearson) between the element contents of the 12 species of *Hygrocybe* s. l. and the contents of the mixed samples of *Sanguisorba minor* ($n = 47$).

Arten	<i>chlo</i>	<i>coc</i>	<i>prat</i>	<i>quie</i>	<i>virg</i>	<i>forn</i>	<i>irri</i>	<i>cera</i>	<i>int</i>	<i>pun</i>	<i>psit</i>	<i>con</i>
Elem. / n	26	26	16	14	14	11	10	8	7	6	7	5
P	–	–	0,637**	–	–	–	–	–	–	–	–	–
$\delta^{15}\text{N}\%$	–	–	–	0,685**	–	–	0,696*	–	0,806*	–	–	–
$\delta^{13}\text{C}\%$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

zwischen den Gesamtgehalten an N und C zwischen Pilzen und Kräutern sind wenig sinnvoll, weil das Myzelgerüst der Pilze überwiegend aus N-haltigem Chitin besteht und nicht vorwiegend aus Zellulose wie bei den Pflanzen.

Signifikante Ergebnisse zeigten sich bei den folgenden Korrelationen: Bei den beiden auf Wiesen keineswegs seltenen Saftlingen *C. virgineus* und *C. pratensis* bestanden positive Korrelationen zum P-Gehalt von *Plantago* bzw. *Sanguisorba*. Interessant ist die Beobachtung, dass einige Saftlinge deutlich positive Korrelationen der Werte für $\delta^{15}\text{N}$ mit den beiden Kräutern aufweisen, nämlich *C. virgineus* und *C. fornicatus* mit *Plantago* und *H. quieta*, *G. irrigatus* und *H. intermedia* mit *Sanguisorba*. Signifikante Korrelationen zwischen dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von *Plantago* und Saftlingen gab es nur bei *C. pratensis*.

5. Diskussion

5.1 Datenbasis und Interpretationsansätze

Da man die allermeisten Saftlinge in großen Teilen von Mitteleuropa fast ausschließlich auf Magergrünland findet, muss zwischen ihnen und diesem Lebensraum eine enge Beziehung oder sogar Abhängigkeit bestehen. Mit diesem Untersuchungsansatz wird versucht, Hinweise für einen Stoffaustausch zwischen Saftlingen und Pflanzen der Magerwiesen zu finden, die auf dem Vergleich von Konzentrationen und Korrelationen wichtiger Nährstoffe beruhen. Dies allein mit den auf einer großen Anzahl von Wiesen im Herbst gesammelten

Fruchtkörpern von 12 Saftlingsarten und zwei Vergleichskräutern von den gleichen Wiesen zu versuchen, ist unbefriedigend. Die entsprechenden Myzelien kann man aber nicht sammeln und eine Kultur der Arten unter normierten Bedingungen ist auch nicht möglich. Die Entnahme von Bodenproben war mir derzeit nicht möglich. Um eine hinreichend große Anzahl von Pilzproben zu erreichen, wurden die Fruchtkörper in den Herbstmonaten von zwei aufeinander folgenden Jahren gesammelt. Für einen Wertevergleich zwischen den beiden Jahren fanden sich nur bei drei Saftlingsarten mehr als drei Fälle, in denen Pilzkörper in 2014 und 2015 von den gleichen Flächen gesammelt wurden: *H. chlorophana* ($n = 9$), *H. quieta* ($n = 5$), *H. coccinea* ($n = 4$). Anhand eines Wicoxon Tests konnten nur für *H. chlorophana* und *H. quieta* signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) in Bezug auf $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ nachgewiesen werden. Vermutlich waren die Vergleichsjahre so unterschiedlich, dass die Wirtspflanzen Zucker mit unterschiedlicher Diskriminierung angeliefert haben und er im trockenen Jahr weniger an $\delta^{13}\text{C}$ abgereichert war. Bei *H. coccinea* dürfte die Fallzahl nicht ausgereicht haben. Für $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$, C%, P% und N% waren die Vergleichswerte bei keiner Art signifikant unterschiedlich.

5.2 Heterogenität der Elementkonzentrationen in Pilzen und Pflanzen

Die Anzahl der Saftlinge auf den untersuchten Wiesen war in den insgesamt 6 bis 8 Beobachtungsjahren sowohl pro Jahr als auch zwischen den Grünlandflächen sehr unterschiedlich, wovon sich etwa 10 % als besonders reich an Saftlingsarten erwiesen. Wie an der an seltenen Arten reichen Flora abzulesen, geht es in der untersuchten Graslandserie überwiegend um recht magere, vielfach auch flachgründige und lange Zeit als Heu-Wiesen genutzte Flächen, die offensichtlich schon lange weitgehend düngereif bewirtschaftet und nur gelegentlich nachbeweidet wurden.

Im Einzelnen fällt es schwer, die unterschiedlichen Analysenergebnisse der 12 Saftlingsarten zu interpretieren. Warum gerade *H. conica* eine sehr weite $\delta^{15}\text{N}$ -Amplitude hat oder *H. chlorophana* besonders N-reich ist, bleibt bisher ungeklärt. Dies kann nur auf große zwischen- und innerartliche Varianz sowie spezielle Anpassungen der Arten zurückgeführt werden. Ob dabei auch Substratunterschiede ihrer Ernährungsweise eine große Rolle spielen, ist nicht geklärt. Für die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte ergeben sich zwischen den Saftlingen sehr weite Überschneidungen und damit Ähnlichkeiten zwischen den Werten. Warum aber die Fruchtkörper dieser Pilzgruppe recht hohe und durchgehend positive $\delta^{15}\text{N}$ -Werte haben, bleibt weiterhin ungeklärt (GRIFFITH 2004, SEITZMAN et al. 2011). Als mögliche N-Quelle könnte der Humus im Boden dienen, dessen Zusammensetzung eine große Variationsbreite aufweist (AMUNDSON et al. 2003, KRISZAN et al. 2009) und dessen Werte für $\delta^{15}\text{N}$ auf vergleichbaren Wiesen in den oberen 10 cm z. B. nach KAHMEN et al. (2008) zwischen 3 und 7 liegen. Da der Gehalt an $\delta^{15}\text{N}$ besonders in ungestörten Böden mit der Tiefe deutlich zunehmen kann (EVANS 2007 u. a.), könnte es auch sein, dass die Myzelien der Saftlingsarten zusammen mit den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen unterschiedlich weit in den Boden eindringen können.

Der im Vergleich zu den Blättern der beiden Pflanzen sehr hohe P-Gehalt der Saftlingskörper könnte zumindest teilweise auf dem Anteil der an Eiweißen und DNA reichen Lamellen beruhen, denn sie tragen die Sporen der Pilze. Leider wurde nicht zwischen Hut und Stiel der Pilze unterschieden (TAYLOR et al. 1997, HOBIE et al. 2012).

Die Beobachtung, dass Pflanzen an bestimmten Standorten deutlich stärker negative (abgereicherte) $\delta^{15}\text{N}$ -Werte aufweisen je magerer die Böden sind, wurde schon mehrfach beschrieben (HÖGGER 1997, KAHMEN et al. 2008, KRISZAN et al. 2009 u. a.). Die Abbauprozesse der organischen Substanz sind mit einer Diskriminierung des Isotops ^{15}N verbunden.

Die von Pflanzen meist leicht verwertbaren Ammonium- und Nitrat-Ionen sind an $\delta^{15}\text{N}$ abgereichert. Der im Boden verbleibende, organisch gebundene Stickstoff wird dadurch zunehmend mit $\delta^{15}\text{N}$ angereichert.

Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von Pflanzenblättern geben bis zu einem gewissen Grad auch Auskunft über die aktuellen Mineralisationsvorgänge in den durchwurzelteten Bodenhorizonten. Zu diesen Ergebnissen kamen KAHMEN et al. (2008) auf Grund von Untersuchungen der Vegetation und der Böden von magerem Grasland, die denen der vorliegenden Untersuchungen recht ähnlich sind. Die Autoren schließen daher darauf, dass die $\delta^{15}\text{N}$ -Signatur der Blätter die Aktivität der N-Mineralisation im Boden widerspiegelt: Je höher die Verfügbarkeit von Ammonium- und Nitrat-Ionen ist, desto weniger negativ sind die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Pflanzenblätter und umgekehrt. Dadurch kann aus dem Gehalt an $\delta^{15}\text{N}$ in Pflanzenblättern auf die Verfügbarkeit von N für Pflanzen geschlossen werden und damit auf den Trophiegrad der Böden. Unter den 20 von KAHMEN et al. (2008) untersuchten Pflanzen war auch *Plantago lanceolata*. Dieser Trend ist bei Mineralisation von Nitrat noch ausgeprägter als bei der Bildung von Ammonium.

Da mir keine Bodenproben zur Verfügung standen, habe ich die N- und P-Gehalte der Blätter als Hinweis auf die Nährstoffversorgung der beiden Pflanzen verwendet und Korrelationen zwischen den N%- und P%-Gehalten und ihren $\delta^{15}\text{N}$ -Werten berechnet. Auf der Grundlage von 108 *Plantago*- und 57 *Sanguisorba*-Blattproben ergaben sich signifikante Ergebnisse für beide Arten. Bei *Plantago* betrug die Korrelation n. Pearson: 0,457 ($p < 0,005$) und n. Spearman: 0,405 ($p < 0,005$), für *Sanguisorba* war sie n. Pearson mit 0,276 ($p < 0,05$) und n. Spearman mit 0,342 ($p < 0,005$) etwas geringer. Damit dürften auch die in den Pflanzen bestimmten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Blattproben die Nährstoffversorgung der Wiesen für die darauf wachsenden Pflanzen widerspiegeln.

Einige der untersuchten Graslandflächen dieser Studie dürften in letzter Zeit wohl doch mit Mineral-Stickstoff-Dünger oder gelegentlich organischem Dünger versorgt worden sein. Da Mineraldünger aus Luftstickstoff gewonnen wird und Mist und Gülle weniger stark abgereicherten ^{15}N enthalten, sind in einigen Fällen sogar positive $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in den Pflanzenblättern gemessen worden. Die von KAHMEN et al. (2008) untersuchten *Plantago*-Blätter hatten zwischen -3 bis -8 $\delta^{15}\text{N}$ -Werte. Es steht also außer Frage, dass man mit der Bestimmung des ^{15}N -Isotops im Pflanzenaufwuchs zumindest den aktuellen Trophiegrad der Böden im Wurzelraum der Pflanzen einschätzen kann.

5.3 Korrelationen zwischen den Elementgehalten der 12 Saftlingsarten und denen der Vergleichskräuter

Die positive Korrelation des P-Gehaltes von *C. virgineus* mit derjenigen von *Plantago lanceolata* und von *C. pratensis* mit *Sanguisorba minor* könnte ein Hinweis auf eine Weitergabe des P von Pilz zu Pflanze sein, denn Pilze können sich ohne Frage auf magerem Grünland leichter mit P versorgen als Pflanzen. Viele Pilze sind durch Ausscheidung von Chelaten und organischen Säuren in der Lage schwerlösliche P-Verbindungen für sich verfügbar zu machen (BODDY et al. 1989, JENNINGS 1995). Für die Pflanzen besteht auf diesen Magerwiesen mit Sicherheit gelegentlich ein P-Mangel.

Bei dem Vergleich zwischen den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten von Saftlingen und denjenigen von auf den gleichen Wiesen wachsenden *Plantago*- und *Sanguisorba*-Pflanzen konnten für fünf Arten positive Korrelationen errechnet werden: *C. virgineus* und *C. fornicatus* mit *Plantago* und *H. quieta*, *G. irrigatus* und *H. intermedia* mit *Sanguisorba*. Ob die Pilze wirklich N-Verbindungen wie Aminosäuren an die Pflanzen zurückgeben, von denen sie ihren Kohlen-

stoff beziehen, ist bisher nicht sicher nachgewiesen. Es wäre aber möglich, wie man für Mykorrhiza-Pilze wahrscheinlich machen konnte (KOIDE et al. 2008). Dafür muss der Pilz seine komplexen N-Verbindungen in leichter transportable Verbindungen wie Glutamat oder Glutamine umwandeln. Die daran beteiligten Enzyme bevorzugen Stoffe mit dem leichteren ^{14}N , so dass als Folge einer Weitergabe von ^{14}N -haltigen Stoffen an Pflanzen sich gleichzeitig in den Pilzen diejenigen mit ^{15}N anreichern könnten (HOBBIE et al. 2009). Damit könnte auch erklärt werden, warum die absoluten Werte von $\delta^{15}\text{N}$ in den Pilzen stark angereichert, bei den Pflanzen jedoch deutlich abgereichert sind. Auch für die Werte von $\delta^{13}\text{C}$ gibt es eine signifikante Korrelation zwischen *Plantago* und *C. pratensis*. Allerdings ist nicht sicher, ob dabei nicht die unterschiedlichen Witterungsverhältnisse das Ergebnis beeinflusst haben. Die absoluten Werte sind sowohl bei Pilzen als auch bei Pflanzen äußerst gering. Für andere Biotrophien wie die arbuskuläre Mykorrhiza von Pilzen mit Pflanzen konnte dies schon nachgewiesen werden (COURTY et al. 2015).

Durch die Abstufung der Graslandflächen nach einem Trophie-Gradienten anhand der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und ihrer signifikanten Korrelation zu den N- und P-Gehalten von *Plantago* und *Sanguisorba* wurde deutlich, dass das Vorkommen der Saftlinge auf schwach bis stark vermagerte Flächen beschränkt ist, wobei es große Unterschiede zwischen den Pilzarten gibt. Allerdings konnte nicht nachgewiesen werden, dass die Anzahl der Saftlingsarten pro Fläche direkt an den Grad der Trophie gebunden ist. Dies ist auch nicht zu erwarten, weil die Werte für $\delta^{15}\text{N}$ nur die aktuelle Stickstoffversorgung der Wiesen widerspiegeln und die Saftlingsarten offensichtlich darüber hinaus weitere ökologische Ansprüche an ihre Wuchsorte stellen. Dazu gehören u. a. der Feuchtegrad und Wärmegenuss im Jahreslauf sowie der pH-Wert der Böden. Das Vorkommen sehr seltener Arten sowohl von Pflanzen als auch von Pilzen an besonders mageren Standorten dürfte besonders mit deren seit langem gleichbleibend extensiven Nutzung zusammenhängen, die ihre Lebensabläufe nicht beeinträchtigt.

Sofern eine enge Beziehung bzw. eine Abhängigkeit der Kohlenstoffversorgung der Pilze von Pflanzen besteht, die Pflanzen jedoch auch ohne die Pilze überleben können, so könnte vielleicht auch die fast toxisch erscheinende Wirkung von Mineralstickstoffdüngung und Kalkung verständlicher werden. Pilze können sowohl organische N-Verbindungen als auch Ammonium und Nitrat als N-Quellen nutzen (GRIFFIN 1994, JENNINGS 1995), weshalb Mineralstickstoff kein Schadstoff für sie sein kann. Werden Wiesen mit mineralischen Düngern versorgt, so fördert das unmittelbar das Pflanzenwachstum. Dadurch fällt die Notwendigkeit für die Pflanzen weg, sich ggf. mit Pilzen zu arrangieren, denen sie für den gelieferten N gleichzeitig C in Form von Zuckern liefern müssen. Vielleicht sind die Pflanzen in der Lage das Eindringen von Pilzhyphen in ihre Wurzeln zu verhindern, sofern sie ausreichend mit N versorgt sind. Damit entfielen die obligate C-Quelle für die Pilze. Auch eine Kalkung kann in Böden zur Steigerung der Mineralisation besonders von Nitrat führen. Die Mehrzahl der Saftlinge ist zum anderen an mäßig saure bis neutrale Standorte angepasst und könnte zumindest vorübergehend durch eine Kalkung direkt geschädigt werden.

Zur Frage, welche Strategie die Saftlinge auf den Magerwiesen verfolgen, um sich mit den notwendigen Nährstoffen zu versorgen, kann anhand der vorgelegten Daten vermutet werden, dass es sich um eine Form von vielleicht endotropher Mykorrhiza handelt, mit der sie sich von Pflanzen mit Kohlenstoff versorgen. Stickstoff und Phosphor werden sie jedoch saprotroph aus dem Bodensubstrat aufnehmen. Zur vereinfachten Unterscheidung von mycotrophen und saprotrophen Pilzen kann man anhand ihrer $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte die vielfach beschriebene ECM/SAP-Grenze heranziehen (HENN & CHAPELA 2001, HOBBIE et al. 2001, TAYLOR et al. 2003, SEITZMANN et al. 2011). Für die Zuordnung der Werte sollte

man jedoch möglichst Pilze beider Gruppen aus dem gleichen Ökosystem heranziehen. Aus meinen Untersuchungen liegen mir wenige Werte für saprotrophe Pilze von den gleichen Magerwiesen vor. Hierzu gehören z. B. *Mycena aetites* ($\delta^{15}\text{N}\text{‰}$: 0,469; $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$: -26,094‰) und *Mycena flavo-alba* ($\delta^{15}\text{N}\text{‰}$: 0,298; $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$: -25,749‰), die sicher saprotroph dort leben. Ihre ^{15}N -Werte sind deutlich niedriger und ^{13}C -Werte deutlich positiver als die der Saftlinge. Auch bei diesem Vergleich würde man die Saftlinge als biotroph lebende Pilze einstufen.

Die Saftlinge sind in Mitteleuropa offensichtlich auf Flächen angewiesen, die nicht stark beschattet werden und deren Nutzung ihren Lebensrhythmus nur wenig beeinträchtigt. Mageres, extensiv bewirtschaftetes Grünland scheint dafür besonders geeignet zu sein. Die Ergebnisse der Untersuchung lassen vermuten, dass zumindest einige von ihnen auf die Versorgung mit organisch gebundenem Kohlenstoff durch Pflanzen angewiesen sein könnten. Ob eine Bindung an bestimmte Arten besteht oder viele auch unterschiedliche Partner nutzen können, ist unbekannt, könnte jedoch ggf. mit $\delta^{13}\text{CO}_2$ -Begasung der Wirte geklärt werden. Mit Pilz- und Pflanzenproben aus unmittelbarer Nachbarschaft, die zum gleichen Zeitpunkt entnommen werden, könnte eine weitere Klärung der Verbindungen zwischen ihnen bringen. Am effektivsten wäre wohl die Beprobung potentieller Wirte und darin eine molekulare Pilzdetektion (Barkoding). Die Stickstoffversorgung der Saftlinge könnte anhand detaillierter Bodenanalysen untersucht werden, die sowohl unterschiedliche Bodenhorizonte als auch Humusformen bzw. organische Bestandteile im Boden berücksichtigen.

Danksagung

Besonders möchte ich wiederum Herrn David Boertmann dafür herzlich danken, dass er mir bei der Bestimmung der Saftlingsarten geholfen hat, die je nach Jahreszeit und Standortbedingungen eine große Variabilität aufweisen. Auch den beiden Gutachtern gilt mein Dank, die meinen Text sehr gründlich und kenntnisreich korrigiert und hinterfragt sowie durch Literaturhinweise meine Kenntnisse erweitert haben. Diese Arbeit wäre nicht zustande gekommen, wenn mir nicht Freunde und ehemalige Mitarbeiter dabei tatkräftig geholfen hätten. Deshalb möchte ich mich sehr herzlich bei Dorothee Krieger und Bernhard Backes für die Aufbereitung und chemische Analyse der Pilz- und Pflanzenproben bedanken. Bei den umfangreichen Geländearbeiten haben mir vor allem Martina Hebler, Beate Jacob und Karsten Schittek bei Wind und Wetter fleißig geholfen. Für die vielen und eingehenden Gespräche zu Möglichkeiten des Zusammenlebens von Pilzen und Pflanzen und zur statistischen Auswertung der Datensätze möchte ich meinem Kollegen Willy Werner herzlich danken. Herrn Prof. Dr. Frank Thomas danke ich dafür, dass die Untersuchungen im Labor des Geobotanischen Institutes der Universität Trier durchgeführt werden konnten. Mein Dank gilt besonders dem anonymen Gutachter, der wesentlich zur Präzisierung der Fragestellung und Strukturierung der Ergebnisse beigetragen hat.

Literatur

- AMUNDSON, R., AUSTIN, A.T., SCHUUR, E.A.G., YOO, K., MATZEK, V., KENDALL, C., UEBERSAX, A., BRENNER, D. & BAISDEN, W.T. (2003): Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. – *Glob. Biogeochem. Cycles* 17: 1–10.
- ARNOLDS, E. (1981): Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, The Netherlands. – Dissertation, Wageningen University: 401 pp.
- ARNOLDS, E. (1982): Ecology and coenology of macrofungi in grassland in Drenthe, the Netherlands. Vol. 2. Parts 2 & 3. Autecology and taxonomy. – Gantner Verlag K.G., Vaduz: 501 pp.
- ARNOLDS, E. (1989): The influence of increased fertilization on the macrofungi of a sheep meadow, The Netherlands. – *Opera Bot.* 100: 7–21.
- ARNOLDS, E. (1992): 5. Macrofungal communities outside forests. – In: WINTERHOFF, W. (Ed.): *Fungi in Vegetation Science*: 113–149. Junk, Den Haag.

- ARNOLDS, E. (2001): The future of fungi in Europe. – In: MOORE, D., NAUTA, M.M., EVANS, S.E. & ROTHEROE, M. (Eds.): Fungal Conservation. Issues and Solutions: 64–80. Br. Mycol. Soc. Symp. Ser.
- BEISENHERZ, M. (2000): Untersuchungen zur Ökologie und Systematik der Gattung *Hygrocybe* (*Agaricales*). – Dissertation, Universität Regensburg: 170 pp.
- BEISENHERZ, M. (2002): Zur Ökologie und Taxonomie der Saftlinge und Ellerlinge (*Hygrocybe*, *Agaricales*). – Regensbg. Mykol. Schr. 10: 3–65.
- BODDY, L., MARCHANT, R. & READ, D.J. (1989): Nitrogen, phosphorus and Sulphur utilization by fungi. – Symp. Br. Mycol. Soc. 1988: 299 pp.
- BOERTMANN, D. (2010): The genus *Hygrocybe*. – Fungi of Northern Europe. Vol 1. 2d. revised ed. – Narajana Press, Denmark: 200 pp.
- BRESINSKY, A. (2008): Beiträge zur Mykoflora Deutschlands (2): Die Gattungen *Hydropus* bis *Hypsizygus* mit Angaben zur Ökologie und Verbreitung der Arten. – Regensb. Mykol. Schr. 15: 1–304.
- BRESINSKY, A. (2009): Juwelen im Pilzreich: Saftlinge und Schnecklinge. – Der Tintling 61 (4): 13–27.
- BFN (Bundesamt für Naturschutz) (2016): Rote Liste gefährdeter Tier, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Bd. 8: Pilze (Teil 1) - Großpilze. – Naturschutz und Biologische Vielfalt, Bonn: 440 pp.
- COURTY, P.-E., DOUBKOVÁ, P., CALABRESE, S., NIEMANN, H., LEHMANN, M.F., VOSÁTKA, M. & SELOSSE, M.-A. (2015): Species- dependent partitioning of C and N stable isotopes between arbuscula mycorrhizal fungi and their C3 and C4 hosts. – Soil Biol. Biochem. 82: 52–61.
- CRAINE, J.M., ELMORE, A.J., WANG, L. et al. (2009): Research review. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. – New Phytol. 183: 980–992.
- EVANS, R.D. (2007): Soil nitrogen isotope composition. – In: MICHENER, R. & LAJTHA K.: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science, 2nd ed.: 83–98. Blackwell Publishing.
- FARQUHAR, D.G., EHLERINGER, J.R. & HUBRIK, K.T. (1989): Carbon isotope discrimination and photosynthesis. – Ann. Rev. Plant. Phys. 40: 503–537.
- FINCK, A. (2007): Pflanzenernährung und Düngung in Stichworten. 6. Aufl. – Borntäger: Berlin: 253 pp.
- FRY, B. (2006): Stable Isotope Ecology. – Springer, New York: 308 pp.
- GEBAUER, G. & TAYLOR, A.F.S. (1999): ¹⁵N natural abundance in fruit bodies of different functional groups of fungi in relation to substrate utilisation. – New Phytol. 142: 93–101.
- GRIFFIN, D.H. (1994): Fungal Physiology. – John Wiley and Sons, New York: 458 pp.
- GRIFFITH, G.W. (2004): The use of stable isotopes in fungal ecology. – Mycologist 18: 177–183.
- GRIFFITH, G.W., BRATTON, J.H. & EASTON, G. (2004): Charismatic megafungi, the conservation of waxcap grasslands. – Br. Wildl. 31: 7–33.
- GRIFFITH, G.W. & RODERICK, K. (2008): 15. Saprophytic Basidiomycetes in Grasslands: Distribution and function. – In: BODDY, L., FRANKLAND, J.C. & VAN WEST, P. (Eds.): Ecology of saprophytic Basidiomycetes: 275–297. Br. Mycol. Soc. Symp. Ser.
- HALBWACHS, H., DENTINGER, B.T.M., DETHERIDGE, A.P., HARASCH, P. & GRIFFITH, G.W. (2013a): *Hyphae* of waxcap fungi colonize plant roots. – Fungal Ecol. 6: 487–492.
- HALBWACHS, H., KARASCH, P. & GRIFFITH, G.W. (2013b): The diverse habitats of *Hygrocybe* - peering into an enigmatic lifestyle. – Mycosphere 4: 773–792.
- HENN, M.R. & CHAPELA, I.H. (2001): Ecophysiology of ¹³C und ¹⁵N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of saprotrophic-mycorrhizal divide. – Oecologia 128: 480–487.
- HOBBIE, E.A. & HÖGBERG, P. (2012): Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. – New Phytol. 196: 367–382.
- HOBBIE, E.A., MACKO, S. & SHUGART, H. (1999): Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. – Oecologia 118: 353–360.
- HOBBIE, E.A., SÁNCHEZ, F.S. & RYGIWICZ, P.T. (2012): Controls of isotopic patterns in saprotrophic and ectomycorrhizal fungi. – Soil Biol. Biochem. 48: 60–68.
- HOBBIE, E.A., WEBER, N.S. & TRAPPE, J.M. (2001): Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence. – New Phytol. 150: 601–610.
- HOBBIE, J.E., HOBBIE, E.A., DROSSMANN, H., CONTE, M., WEBER, J.C., SHAMHART, J. & WEINROBE, M. (2009): Mycorrhizal fungi supply nitrogen to host plants in Arctic tundra and boreal forests: ¹⁵N is the key signal. – Can. J. Microbiol. 55: 84–94.
- HÖGBERG, P. (1997): ¹⁵N natural abundance in soil-plant systems – New Phytol. 137, 179–203.
- JENNINGS, D.H. (1995): The physiology of fungal nutrition. – Cambridge University Press: 622 pp.

- KAHMEN, A., WANEK, W. & BUCHMANN, N. (2008): Foliar $\delta^{15}\text{N}$ values characterize soil N cycling and reflect nitrate or ammonium preference of plants along a temperate grassland gradient. – *Oecologia* 156: 861–870.
- KALLAČ, P. (2016): Edible Mushrooms: Chemical composition and nutritional Value. – Academic Press, Elsevier, Amsterdam: 236 pp.
- KLATT, S. (2008): Der Beitrag heimischer Leguminosen zur Stickstoffversorgung artenreicher Wiesen im westlichen Hunsrück (Rheinland-Pfalz). – Diss. Bot. 1–204.
- KOHZU, A., YOSHIOKA, T., ANDO, T., TAKAHASHI, M., KOKA, K. & WADA, E. (1999): Natural C-13 and N-15 abundance of field-collected fungi and their ecological implications. – *New Phytol.* 144: 323–330.
- KOIDE, R.T., SHARDA, J.N., HERR, J.R. & MALCOLM, G.M. (2008): Ectomycorrhizal fungi and the trophic-saprotrophy continuum. – *New Phytol.* 178:230–233.
- KRIEGLSTEINER, G.J. (2001): *Hygrophoraceae*. – In: KRIEGLSTEINER, G.J. (Ed.): Die Großpilze Baden-Württembergs. Bd. 3: Ständerpilze I: 30–117. Ulmer, Stuttgart.
- KRISZAN, M., AMELUNG, W., SCHELLBERG, J., GEBBING, T. & KÜHBAUCH, W. (2009): Long-term changes of the $\delta^{15}\text{N}$ natural abundance of plants and soil in a temperate grassland. – *Plant Soil* 325: 157–169.
- KUYPER, T.W. (2013): Die Auswirkungen von Stickstoffeinträgen auf Artengemeinschaften von Pilzen. – *Z. Mykol.* 79: 565–581.
- LODGE, D.J., PADAMSEE, M., MATHENY, P.B., AIME, M.C., CANTRELL, S.A., BOERTMANN, D., KOVALENKO, A., VIZZINI, A., DENTINGER, B.T.M. & KIRK, M. (2014): Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in *Hygrophoraceae* (*Agaricales*). – *Fungal Divers.* 64: 1–99.
- MAYOR, J.R., SCHUUR, E.A.G. & HENKEL, T.W. (2009): Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes. – *Ecol. Lett.* 12: 171–183.
- MENDEL, K. (1991): Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. – Fischer, Jena: 466 pp.
- RUTHSATZ, B. (2009): Schutzwürdigkeit von Mähwiesen und ihrer Flora an Beispielen von Landschaften im westlichen Rheinland-Pfalz. – *Tuexenia* 29: 121–144.
- RUTHSATZ, B. (2014): Safflingswiesen im Raum Trier. – Ein Aufruf zu Ihrem nachhaltigen Schutz. – *Dendrocopos* 41: 177–195.
- RUTHSATZ, B. & BOERTMANN, D. (2011): Safflinge (*Hygrocybe*) als Indikatoren alter, magerer Wiesen im Großraum Trier. – *Tuexenia* 31: 153–171.
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.-P. & STAHR, K. (1995): Bodenkundliches Praktikum. 2. Aufl. – Blackwell, Berlin: 295 pp.
- SEITZMAN, B.H., QUIMETTE, A., MIXON, R.L., HOBBI, E.A. & HIBBETT, S.S. (2011): Conservation of biotrophy in *Hygrophoraceae* inferred from combined stable isotope and phylogenetic analyses. – *Mycologia* 103: 280–290.
- TAYLOR, A.F.S., FRANSSON, P.M., HÖGBERG, P., HÖGBERG, M.N. & PLAMBOEG, A.H. (2003): Species level patterns in ^{13}C und ^{15}N abundance of ectomycorrhizal and saprotrophic fungal sporocarps. – *New Phytol.* 159: 757–774.
- TAYLOR, A.F.S., HÖGBOM, L., HÖGBERG, M.N., LYON, A.J.E., NASHOLM, T. & HÖGBERG, P. (1997): Natural ^{15}N abundance in fruit bodies of ectomycorrhizal fungi from boreal forests. – *New Phytol.* 136: 713–720.
- TELLO, S.A., SILVA-FLORES, P., AGERER, R., HALBWACHS, H., BECK, A. & PERSOH, D. (2014): *Hygrocybe virginea* is a systemic endophyte of *Plantago lanceolata*. – *Mycol. Process.* 13: 471–475.
- WATZKA, M., BUCHGRABER, K. & WANEK, W. (2006): Natural ^{15}N abundance of plants and soils under different management practices in a montane grassland. – *Soil Biol. Biochem.* 38: 1564–1576.