Zeitschrift: Mycologia Helvetica
Herausgeber: Swiss Mycological Society
Band: 5 (1992-1993)
Heft: 1

Artikel: Zur Synökologie der Makromyzeten in wichtigen Waldgesellschaften des Berner Mittellands, Schweiz

Autor: Bieri, Ch. / Lussi, S. / Senn-Irlet, B.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1036507

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Mycologia Helvetica 5: 99-127, 1992
© Swiss Mycological Society, ISSN: 0256-310X

Zur Synökologie der Makromyzeten in wichtigen Waldgesellschaften des Berner Mittellandes, Schweiz

Ch. Bieri, S. Lussi, B. Senn-Irlet, O. Hegg

Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität Bern
Altenbergrain 21, CH-3013 Bern

Summary. Macromycetes with special emphasis on ectomycorrhizae-formers were observed in 1987/88 in 4 different forest types of the Swiss plateau: beech-forest (*Galio odorati-Fagetum typicum*, 2 plots) Norway spruce plantation (1 plot), white spruce forest (*Vaccinio myrtilli-Abietetum*, 1 plot) and subalpine Norway spruce forest (*Homogyno alpinae-Piceetum myrtilletosum*, 1 plot). A quantitative recording and a detailed mapping of each fruitbody was carried out in 5 strip plots, each of 1000 m^2.

A total of 158 macromycetes were found. Species diversity of mycorrhizae-formers in the acid subalpine Norway spruce forest and in general in coniferous woods prooved to be richer than in deciduous woods. In contrast to affinities among the phanerogamic vegetation composition the mycoflora of the Norway spruce plantation showed closer affinities to the locally remote white spruce forest than to the locally closely situated beech forests. The subalpine Norway spruce forest revealed a proper phanerogamic flora as well as a proper flora of ectomycorrhizae-formers. The litter saprophytes of all five plots revealed a higher similarity than the ectomycorrhizae-formers. An analysis of the spatial patterns of fruitbodies provides evidence of a precise site constancy of several ectomycorrhizae-formers and a "fungal oasis".

Résumé. Au cours des années 1987/88, des relevés quantitatifs précis des Macromycètes ont été faits sur cinq bandes parcellaires larges de 2 m (1000 m^2 par parcelle), aux étages montagnard et subalpin du Plateau suisse; les espèces mycorhiziques ont été, de plus, cartographiées. Les parcelles appartiennent à 4 associations forestières: *Galio odorati-Fagetum typicum* (2 parcelles), pessière, *Vaccinio myrtilli-Abietetum*, *Homogyno alpinae-Piceetum myrtilletosum*.

Les auteurs ont registré la présence de 158 espèces de Macromycètes au total. La proportion des espèces mycorhiziques est la plus élevée dans la parcelle de l'étage subalpin *Homogyno-Piceetum* de sol tres acide et elle est généralement plus grande en forêt de conifères que dans les deux hêtraies. La flore fongique de la pessière présente moins d'analogie avec celle des hêtraies *Galio odorati*, située à proximité étroitement apparantées sur le plan écologique, qu'avec celle du *Vaccinio myrtilli-Abietetum*, d'altitude plus élevée, et cela malgré l'affinité évidente de la flore phanérogamique dans la pessière et dans les hêtraies. L'*Homogyno-Piceetum* est caracterisé à la fois par une flore phanérogamique et une flore fongique relativement propres. Par rapport à la flore saprophytique de litière les 5 parcelles d'observation présentent plus d'analogie entre elle-mêmes que par rapport à la flore mycorrhizique. L'étude des lieux de croissance des champignons a permis de mettre en évidence, pour quelques espèces mycorhiziques la fidélité à leur station et un cas d'existence d'une "oasis".

Zusammenfassung. Während der Jahre 1987/88 erfolgte die genaue quantitative Erfassung und Kartierung der Mykorrhiza-Pilze sowie die Erfassung der übrigen Makromyzeten in fünf streifenförmigen Aufnahmeflächen (1000 m^2 pro Standort), die in der montanen und subalpinen Stufe des schweizerischen Mittellandes liegen und

zu den Waldgesellschaften *Galio odorati-Fagetum typicum* (2 Flächen), Fichtenforst, *Vaccinio myrtilli-Abietetum* und *Homogyno alpinae-Piceetum myrtilletosum* gehören.

Insgesamt wurden 158 Makromyzetenarten registriert. Der Anteil der Mykorrhiza-Pilze ist im stark sauren subalpinen *Homogyno-Piceetum* am höchsten und allgemein in den Nadelwäldern höher als in den beiden Buchenwäldern. Die Pilzflora des *Fichtenforstes* ist den *Galio odorati-Fageten*, welche benachbart gelegen und mit ihm ökologisch eng verwandt sind, weniger ähnlich als dem höher gelegenen *Vaccinio myrtilli-Abietetum*, obwohl die Blütenpflanzenflora des Fichtenforstes den Fageten klar am nächsten steht. Sowohl bezüglich der Blütenpflanzen- wie der Mykorrhizapilz-Flora besitzt das *Homogyno-Piceetum* eine relativ eigenständige Position. Die 5 Untersuchungsflächen sind sich bezüglich Saprophyten-Flora ähnlicher als bezüglich Mykorrhizapilz-Flora. Durch die Wuchsortsanalyse konnte eine "Pilzoase" und bei bestimmten Mykorrhiza-Pilzarten Ortstreue nachgewiesen werden.

Einleitung

Erste pilzsoziologische Arbeiten stammen aus den Dreissiger Jahren (Höfler 1937, Friedrich 1940). Eine Methodik, welche sich eng an jene von Braun-Blanquet (1928/1964) anlehnt, vermochte sich allerdings aufgrund Organismen-spezifischer Probleme nicht durchzusetzen. Bis heute existieren nur wenige mykozönologische Arbeiten aus pflanzensoziologisch klar definierten Vegetationseinheiten. Sie stammen ferner zum grossen Teil aus Gebieten (Polen, Tschechoslowakei, Ungarn), deren Wälder sich kaum mit den unsrigen vergleichen lassen.

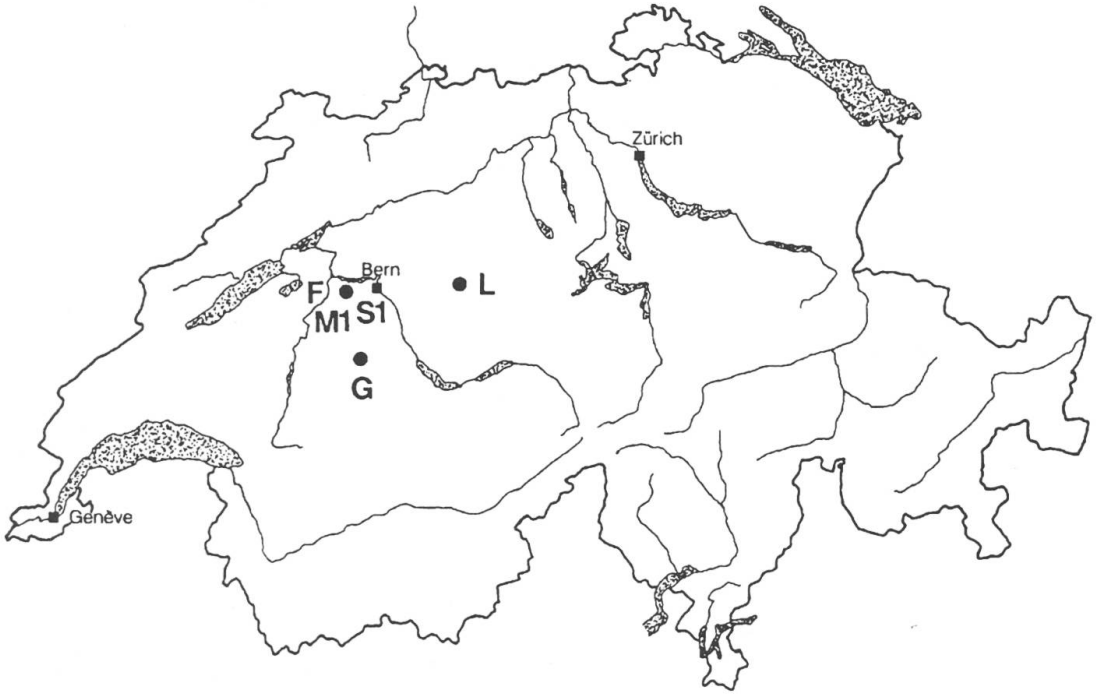
Über die Schweizer Wälder, auch über die weit verbreiteten Gesellschaften, ist pilzsoziologisch nur wenig bekannt. Wichtige Arbeiten stammen von Horak (1963,1985), Irlet (1980) und Senn-Irlet (1987).

Die Vorschläge Barkmans (1976) für einen stärker quantitativ ausgerichteten methodischen Ansatz vermochten der Mykozönologie in letzter Zeit neuen Auftrieb zu geben. Im Rahmen der gross angelegten Untersuchungen zur Erforschung des Einflusses von Luftverschmutzung auf Waldökosysteme rückten ebenfalls mykologische Aspekte erneut ins Rampenlicht. Besonders stark wuchs die Aufmerksamkeit für die Mykorrhiza-Pilze, deren waldökologische Bedeutung schon früher einige Anerkennung fand, die aber in ökologischer Hinsicht wissenschaftlich nur wenig erforscht wurden.

In der vorliegenden Arbeit lag innerhalb der Mykozönologie der Schwerpunkt auf den Mykorrhiza-Pilzen. Die Fruchtkörper dieser Substratgruppe wurden in Streifen von 2 Metern Breite quantitativ erfasst und, darüber hinaus, auch kartiert. Es wurde dabei vorausgesetzt, dass die Fruchtkörperfundorte gleichzeitig auch die Wuchsorte des ganzen Pilzorganismus und auch der mykorrhizierten Wurzeln andeuten, wie es von Laiho (1970) für *Paxillus involutus* und Agerer (1990) für *Russula ochroleuca* tatsächlich nachgewiesen wurde. Genaue Aufzeichnungen der Fruchtkörperwuchsorte sind selten und wurden bisher vor allem von Augustin (1974), Ford et al. (1980)

und Mason et al. (1982) durchgeführt. Sie ermöglichen unter anderem eine Analyse von Verteilungsmuster, Ortstreue und Konkurrenzverhalten.

Als Untersuchungsorte wurden vier typische und im schweizerischen Mittelland häufig auftretende Waldtypen gewählt. Alle Arbeiten erfolgten in fünf markierten Flächen (Fig. 1 und Tab. 1), die auf einer Höhe von 565 bis 1560 m.ü.M. liegen und, mit dem Ziel einer Standortscharakterisierung, auch pflanzensoziologisch und bodenökologisch untersucht wurden.



Figur 1: Lage der Untersuchungsflächen. M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum;* F: Fichtenforst; L: *Vaccinio myrtilli - Abietum;* G: *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum.*

Figure 1: Localities. M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum*; F: Norway spruce plantation; L: *Vaccinio myrtilli - Abietum*; G: *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum.*

Material und Methoden

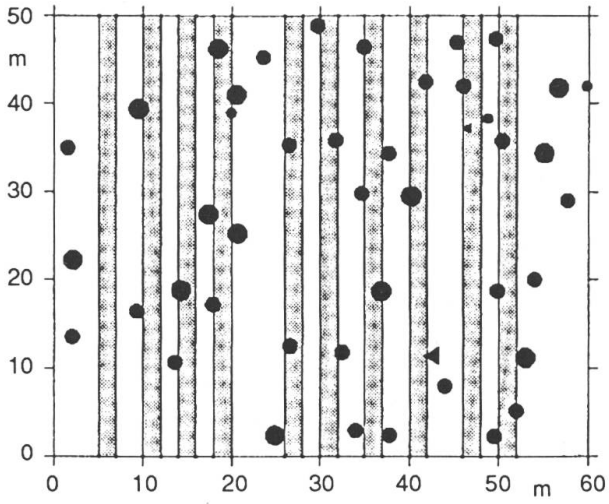
1. Einrichtung der Untersuchungsflächen

Die Festlegung der Flächen erfolgte nach folgenden Kriterien:

- gute Ausbildung des gesuchten Waldtyps
- Homogenität der Fläche und einheitliche Topographie
- Absenz von gesellschaftsfremden Baumarten sowie forstwirtschaftlichen Eingriffen

Innerhalb der Untersuchungsflächen (Grösse 2700 bis 3000 m^2) wurden Streifen von zwei Metern Breite (vergleichbar mit Griesser 1988) mit einer

Gesamtfläche von insgesamt 1000 m² pro Untersuchungsfläche markiert (Fig. 2). Diese Streifen bildeten die eigentliche Pilz-Aufnahmefläche und blieben, um eine Beeinträchtigung der Myzelien zu verhindern, vor Eingriffen wie Tritt und pedologischen Untersuchungen verschont. Die Markierung erfolgte mit Hilfe von unauffälligen Holzpflöcken und am Boden anliegenden Schnüren. In allen Untersuchungsflächen wurden die Bäume kartiert und deren Stammdurchmesser auf Brusthöhe (BHD) gemessen.



Figur 2: Beispiel einer Untersuchungsfläche (S1). Die dunklen Streifen bilden die Aufnahmefläche (1000 m²); *Fagus silvatica* (Kreis) und *Quercus robur* (Dreieck) sind die Bäume in der Fläche, die Grösse der Baumsymbole gibt den Stammdurchmesser (BHD) wieder.

Figure 2: Plot S1. The dark stripes form the plot (1000 m²) where macromycetes have been analysed quantitatively: symbols mark the beech- and oaktrees (*Fagus silvatica*, circles; *Quercus robur*, triangles) within the sites, with their diameters indicated by the size of the symbols.

2. Vegetation

Die Phanerogamen und Moose wurden gemäss der Methode von Braun-Blanquet (1964) erfasst. Berücksichtigt wurden auch Eigenschaften der Bestandesstruktur.

Die Nomenklatur richtet sich bei den Phanerogamen nach Binz/Heitz (1986), bei den Moosen nach Frahm/Frey (1983).

Als Ähnlichkeitskoeffizient wurde der Sörensen-Koeffizient (SQ) verwendet gemäss:

$$SQ = \frac{2c}{a + b}$$

c = Anzahl gemeinsamer Arten in A und B
a = Artenzahl in A
b = Artenzahl in B

3. Pedologische Untersuchungen

Die Bestimmung des Bodentyps erfolgte anhand von ein bis zwei Bodenprofilen pro Fläche.

Die Bodenproben für die Messung von Bodenreaktion (pH) und organischer Substanz wurden aus dem Ah-Horizont an 5 Stellen pro Fläche in 3 zeitlich gestaffelten Wiederholungen entnommen, nach der Probenahme mit einem 2mm-Sieb vom Skelett befreit und bei 105° C getrocknet.

Tabelle 1. Die Untersuchungsflächen im Überblick. - Characterization of the plots.

Kurzbezeichnung:	M1	S1	F	L	G
Name des Waldes	Mädersforst	Spilwald	Forst	Dürsrütiwald	—
Meereshöhe, m	608	565	610	880	1560
Neigung und Exposition	3° Nord	5-10° Südost	—	20° Nord-Nordost	10-15° Süd
Geologie	Grundmoräne (Würm)	"Alluvium"	Grundmoräne (Würm)	polygene Nagelfluh	Gurnigel-Flysch
Bodentyp	saure Mull-Braunerde	saure Mull-Braunerde	saure, leicht modrige Mull-Braunerde	saure Moder-Braunerde	podsoliger Pseudogley
pH (A_h-Horizont)	4.4	4.1	3.7	3.5	3.5
organ. Subst. in % des TG (A_h-Horiz.)	10.2	12.8	22.4	52.5	92.4
Vegetationstyp	Galio odorati-Fagetum typicum (Waldmeister-Buchenwald)	Galio odorati-Fagetum typicum (Waldmeister-Buchenwald)	Fichtenforst	Vaccinio myrtilli-Abietetum (Plateau-Tannenwald)	Homogyno alpinae-Piceetum myrtilletosum (Subalpiner Heidelbeer-Fichtenwald)
Deckung von Baum-	75%	85%	55%	45%	60%
Strauch-,	3%	4%	8%	20%	4%
Kraut- und	70-85%	15-60%	40%	2-30%	35%
Moosschicht	<1%	<1%	75%	5-30%	55%
Artenzahl Phanerogamen	39	37	30	22	15
Artenzahl aller Pilze	44	52	47	65	50
Artenzahl Mykorrhiza-Pilze	9	14	20	26	31
Mykorrhiza-Fruchtkörper 1987 / 88	75 / 38	58 / 86	283 / 311	134 / 1460	131 / 1435

Die Messung des pH erfolgte elektrometrisch in einem Feinerde / dest. Wasser-Gemisch (Verhältnis 1:2.5) nach etwa 12 h. Der Anteil an organischer Substanz im Boden wurde durch Glühen bei 500° C (Schlichting & Blume 1966) bestimmt.

Bei beiden Bodenfaktoren wurde von allen 15 Messungen je der Mittelwert berechnet.

4. Makromyzeten

Von Juni bis November wurden 1987 und 1988 ungefähr alle 3 Wochen in den Aufnahmeflächen die Pilze gesammelt und, falls es sich um Mykorrhiza-Pilze handelte, die Anzahl Fruchtkörper und deren Wuchsort festgehalten. Wuchsen Mykorrhiza-Fruchtkörper einer Art in einem Abstand von weniger als 25 cm, wurden sie in einer Gruppe zusammengefasst und als nur ein Wuchsort vermerkt.

Die Nomenklatur für die Röhrlinge und Blätterpilze folgt Moser (1983). Exsiccate sind am Systematisch-Geobotanischen Institut in Bern hinterlegt.

5. Wuchsortsanalyse

Die Ortstreue einzelner Arten, d.h. das Vorkommen in beiden Jahren an derselben Stelle, und die sich in gemeinsamem Auftreten äussernde Bindung zweier Arten wurden mit Hilfe eines Vierfeldertafeltests nach Pielou (1977) auf statistische Signifikanz geprüft. Ein $1m^2$-Gitternetz bildete den räumlichen Bezugsrahmen für den X^2-Test. Das Mass der Assoziation V nimmt Werte zwischen -1 und +1 ein, hohe Werte stehen für starke Ortstreue respektive Bindung.

Die Untersuchungsflächen

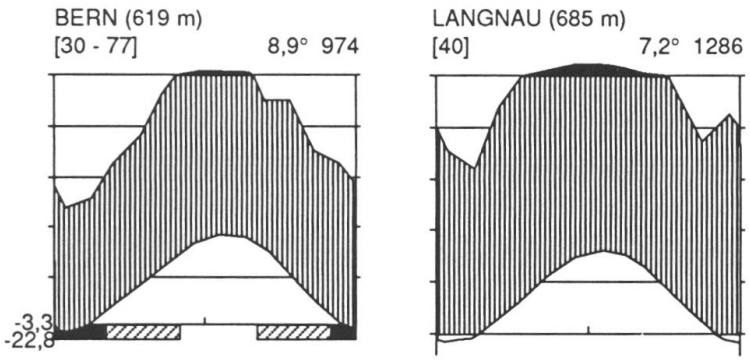
Die Untersuchungsflächen sind in der Tabelle 1 im Überblick dargestellt.

1. Lage und Klima

Im und in der Nähe des grossen zusammenhängenden Waldes "Forst", rund 10 km westlich von Bern (Fig. 1), liegen drei Untersuchungsflächen, zwei Waldmeisterbuchenwälder und ein Fichtenforst, alle in der unteren montanen Stufe mit ähnlichem Boden- und Klimatyp (Fig. 3).

25 km östlich von Bern wurde in der oberen montanen Stufe bei Langnau im Emmental eine weitere Nadelwaldfläche im mehr ozeanisch geprägten kühleren Klimabereich ausgewählt (Fig.3)

Die fünfte Untersuchungsfläche, ein subalpiner Fichtenwald, liegt im Gurnigelgebiet 25 km südlich von Bern und besitzt ein "sehr rauhes Klima" (Schreiber et al. 1977) mit "grossen Niederschlagsmengen" von 160 bis 200 cm/Jahr ("Atlas der Schweiz" 1967).



Figur 3:
Klimadiagramme von Bern und Langnau (aus Walter und Lieth 1960 - 67).

Figure 3:
Climate diagram of Bern and Langnau indicating the mean monthly temperature and precipitation (Walter and Lieth 1960 - 67).

2. Witterung während der Vegetationszeit 1987/1988

Die Phänologie der Pilze und die Abundanz ihres Auftretens sind stark von klimatischen Faktoren wie Niederschlägen und Temperatur abhängig. Deshalb folgen die allgemeinen Witterungsverhältnisse der Untersuchungsjahre 1987/88. Genauere Angaben zu Niederschlags- und Temperaturverläufen sind in Bieri & Lussi (1989) enthalten.

1987: Von Mai bis gegen Ende Juni war es kalt und extrem niederschlagsreich. Während der ersten Hälfte des Monats Juli herrschte sommerliche Wärme, kühl-feuchte Meeresluft brachte dann in der zweiten Monatshälfte wieder lang andauernde Niederschläge. Wie schon im Juli traten im August immer wieder heftige Gewitter auf. Der September zeichnete sich mehrheitlich durch grosse Wärme und Trockenheit aus, erst gegen Monatsende fielen wieder sehr starke Niederschläge. Der Oktober war wechselhaft, insgesamt aber recht trocken und eher warm. Die relativ hohen Temperaturen hielten auch im November an, was übers Ganze gesehen in der Schweiz zum wärmsten Herbst seit 25 Jahren führte.

1988: Die erste Maihälfte zeichnete sich durch einen Wärmeüberschuss, die zweite Hälfte überwiegend durch regnerische und kalte Tage aus. Der Juni war - abgesehen von einem Kaltlufteinbruch nach Monatsbeginn - temperaturmässig ausgeglichen und brachte viele Gewitter. Einige kühl-regnerische Tage sowie einige Tage mit viel Sonnenschein charakterisierten den insgesamt durchschnittlichen Juli. Ähnliches Wetter herrschte im August, der trotz nasskaltem Ende eher zu warm ausfiel. Der September war wechselhaft, sowohl, was Temperatur als auch Niederschlag betrifft. Bei reichlichem Regen folgten sich im Oktober mehrere kleine Wärmeperioden, die sich zu einem beträchtlichen Wärmeüberschuss summierten. Gegen Monatsende trat erstmals Bodenfrost auf.

3. Vegetation und Bodenökologie

In der Tabelle 2 sind die Phanerogamen- und Moosarten der einzelnen Untersuchungsflächen aufgelistet.

Tabelle 2: Pflanzen und Moose der Untersuchungsflächen
Table 2: Plants and mooses of the plots

ARTEN	MMSS 1111 abab	FLLG ab
Baumschicht		
Fagus silvatica	4455	111.
Quercus robur	++++	....
Prunus avium	++..	....
Picea abies	++..	4224
Abies alba	++..	.22R
Pinus mugo uncinata	....	...1
Sorbus aucuparia	....	...R
Strauchschicht		
Fagus silvatica	++11	2++.
Picea abies	++11	R..1
Sambucus nigra	RR++	+...
Sambucus racemosa	..RR	+RR.
Acer pseudoplatanus	++..	RR.
Rubus idaeus	++..	....
Abies alba	++..	.22.
Rhododendron ferrugineum	....	...+
Sorbus aucuparia	....	...+
Krautschicht		
(Arten mit hohem Nährstoff- und Feuchtebedarf)		
Stachys silvatica	+++R	....
Lysimachia nemorum	2111	R...
Impatiens parviflora	R.+R	....
Cardamine fleuxuosa	RRR.	....
Carex remota	+R+R	R...
Scrophularia nodosa	R+..	R...
Sambucus nigra	.+R.	....
Ranunculus ficaria	..1+	....
Circaea lutetiana	..1R	....
Impatiens noli-tangere	..+R	....
Urtica dioeca	.R..	....
Geum urbanum	..R.	....
Festuca gigantea	....	R...
Rubus idaeus (J)	RR..	RR..
Abies alba (J)	....	.+R.
Abies alba (K)	....	..R.
Equisetum silvaticum	....	...R
(Störungszeiger, hoher Nährstoff- und Feuchtebedarf)		
Rubus fruticosus (s.l.)	++R.	+2+.
Galeopsis tetrahit	R+R.	+...
Deschampsia caespitosa	R...	R...

(Tabelle 2, Fortsetzung. Table 2, continued)

ARTEN	MMSS 1111 abab	FLLG ab
Taraxacum officinale	R...	....
Sambucus racemosa (J)	.+..	....
Veronica chamaedrys	....	R...
Juncus effusus	R...	+...
(Basenanzeiger)		
Fraxinus excelsior (J)	R+R.	....
(Arten mit mittlerem Nahrstoff- und Feuchtebedarf)		
Carex silvatica	1+R.	....
Paris quadrifolia	R.R.	....
Galium odoratum	2221	R...
Polygonatum multiflorum	RR+R	R...
Viola reichenbachiana	RR+R	....
Anemone nemorosa	221R	+...
Milium effusum	RRRR	R...
Prunus avium (J)	.RRR	....
Athyrium filix-femina	1+++	1R..
Fagus silvatica (J)	21RR	+...
Oxalis acetosella	2322	21+.
Dryopteris filix-mas	.+R+	R...
Phyteuma spicatum	RRR.	....
Lamiastrum montanum	.R..	....
Moehringia trinervia	.R..	R...
Luzula pilosa	..RR	R...
Fagus silvatica (K)	..R.	....
Phegopteris connectilis	...R	R...
Dryopteris dilatata	RR..	22+R
Acer pseudoplatanus (J)	R+R.	.RR.
Quercus robur (J)	R.R.	..R.
Picea abies (J)	R...	R+R.
Picea abies (K)	....	..R.
Prenanthes purpurea	....	.RR.
Sanicula europaea	....	..R.
(Säurezeiger)		
Luzula luzuloides	+RR.	R...
Veronica officinalis	.R.R	....
Dryopteris carthusiana	RR.R	+RR.
Maianthemum bifolium	..+.	21+.
Carex pilulifera	....	R...
Vaccinium myrtillus	....	.213
Blechnum spicant	....	.RR+
Sorbus aucuparia (J)	....	.R..
Galium rotundifolium	....	..R.

(Tabelle 2, Fortsetzung. Table 2, continued)

ARTEN	MMSS 1111 abab	FLLG ab
Calamagrostis villosa	....	...1
Vaccinium vitis-idaea	....	...1
Nardus stricta	....	...+
Dactylorhiza maculata	....	...R
Gentiana purpurea	....	...R
(Uebrige)		
Poa nemoralis	....	R...
Hieracium silvaticum	....	..R.
Homogyne alpina	....	...+
Gentiana asclepiadea	....	...R
Moose		
Atrichum undulatum	.R.R	....
Polytrichum formosum	....	2312
Thuidium tamariscinum	....	42+.
Hypnum cupressiforme	....	+++.
Dicranella heteromalla	....	.RR.
Plagiomnium affine	....	+R.R
Hylocomium splendens	....	+RR1
Rhytidiadelphus triquetrus	....	1...
Plagiothecium curvifolium	....	RR.R
Lophocolea bidentata	....	R..R
Herzogiella seligeri	....	R...
Plagiochila asplenioides	....	R+.+
Sphagnum capillifolium	....	.+.R
Dicranum scoparium	....	.RR2
Radula complanata	....	.RR+
Rhytidiadelphus loreus	....	.R.1
Plagiomnium undulatum	....	.R.1
Bazzania trilobata	....	.R..
Rhizomnium punctatum	....	.R..
Pleurozium schreberi	....	...1
Sphagnum girgensohnii	....	...1
Dicranodontium denudatum	....	...+
Lepidozia reptans	....	...+
Ptilium crista-castrensis	....	...+
Rhytidiadelphus squarrosus	....	...R
Sphagnum centrale	....	...R

M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum*
F: Fichtenforst
L: *Vaccinio myrtilli - Abietetum*
G: *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum*

Tabelle 3: Die Mykorrhiza-Pilzarten und die Anzahl der 1987/88 gefundenen Fruchtkörper in den einzelnen Untersuchungsflächen.

Table 3: Ectomycorrhizae-formers and number of collected fruit bodies (1987/88) in each plot.

M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum;* F: Fichtenforst / *Norway spruce plantation;*
L: *Vaccinio myrtilli - Abietetum;* G: *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum.*

Mykorrhiza-Pilzarten	M1	S1	F	L	G
Cantharellus cibarius	10				
Cantharellus friesii	9				
Lactarius fluens	7				
Entoloma nidorosum	7				
Lactarius fuliginosus	5				
Amanita vaginata	3	6			
Amanita rubescens	2	2			1
Laccaria laccata	53	10	3	21	
Xerocomus chrysenteron	17	13	6	7	
Lactarius subdulcis		6			
Russula atropurpurea		4			
Entoloma cf *myrmecophilum*		4			
Strobilomyces floccopus		2			
Amanita fulva		2			
Cortinarius delibutus		1			
Russula cyanoxantha		2		3	
Russula nigricans		2	24	2	
Russula ochroleuca		89	155	1007	16
Laccaria amethystina		1	2	25	42
Dermocybe cinnamomea			31		
Lactarius camphoratus			8		
Hygrophorus piceae			3		
Russula violeipes			2		
Russula vesca			2		
Amanita porphyria			2		
Hygrophorus pustulatus			138	25	
Cortinarius fulvescens			127	54	
Russula puellaris			27	1	
Inocybe umbrina			24	111	
Xerocomus badius			24	29	
Tylopilus felleus			1	1	
Lactarius lignyotus			1		23
Hygrophorus olivaceoalbus			9	5	157
Cortinarius anomalus			8	5	4
Cantharellus tubaeformis				31	
Russula amethystina				19	

(Tabelle 3, Fortsetzung)
(Table 3 continued)

Mykorrhiza-Pilzarten	M1	S1	F	L	G
Lactarius necator				9	
Paxillus involutus				6	
Hebeloma crustuliniforme s.l.				3	
Dermocybe sanguinea				3	
Russula densifolia				2	
Cortinarius speciosissimus				1	
Porphyrellus pseudoscaber				1	
Xerocomus subtomentosus				1	
Lactarius thejogalus				204	1
Cortinarius paleiferus				18	407
Cortinarius subtortus					446
Russula emetica					139
Cortinarius brunneus					117
Russula viscida					32
Cortinarius hinnuleus					31
Cortinarius salor					22
Russula integra					14
Cortinarius evernius					13
Lactarius rufus					13
Rozites caperata					11
Cortinarius limonius					11
Chroogomphus helveticus					11
Cortinarius flexipes					9
Cortinarius cf *junghuhnii*					8
Russula decolorans					8
Dermocybe crocea					7
Elaphomyces granulatus					6
Amanita umbrinolutea					4
Cortinarius fasciatus					4
Entoloma turbidum					3
Tricholoma inamoenum					2
Russula erythropoda					2
Inocybe brevispora					2

Tabelle 4: Die saprophytischen Pilzarten der einzelnen Untersuchungsflächen I = selten, II = mehrfach auftretend, III = häufig.

Table 4: Saprophytic fungi and number of collected fruit bodies in each plot. ! = rare, II = numerous, II = abundant

M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum;* F: Fichtenforst / Norway spruce plantation; L: *Vaccinio myrtilli - Abietetum;* G: *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum.*

Saprophyten-Arten	M1	S1	F	L	G
Streu/Humus					
Collybia peronata	II				
Clavulina cinerea	I				
Mycena pura	III	III			
Mycena pelianthina	I	II			
Agrocybe praecox	I	I			
Clitocybe gibba	I	I			
Collybia dryophila	I	I			
Psathyrella murcida	I	I			
Lycoperdon perlatum	I	I	I	I	
Ripartites tricholoma	I	II		I	
Mycena zephirus	I		III	II	
Collybia butyracea	I		I	III	
Clitocybe vibecina	II	III	III	III	II
Collybia butyracea var. *asema*		I			
Marasmius lupuletorum		I			
Marasmius wynnei		I			
Peziza arvernensis		I			
Pseudoclitocybe cyathiformis		I			
Clavulina cristata		I		III	
Cystoderma amianthinum		I	I	II	II
Entoloma conferendum		I	I	I	II
Clitocybe clavipes			I		
Hygrophoropsis aurantiaca			I		
Lycoperdon foetidum			I		
Macrolepiota rhacodes			I		
Strobilurus esculentus			I		
Mycena rosella			I	III	
Entoloma cetratum			I		II
Mycena galopoda			III	III	III
Cystoderma carcharias				II	
Phallus impudicus				II	
Clitocybe pausiaca				I	
Clitocybe umbilicata				I	
Collybia fodiens				I	
Collybia tuberosa				I	
Mycena purpureofusca				I	
Mycena flavoalba				I	II
Mycena oortiana				I	I
Micromphale perforans					III
Collybia maculata					II
Collybia cf *peronata*					I
Mycena epipterygia					I
Mycena longiseta					I
Mycena rorida					I
Tephrocybe putida					I

(Tabelle 4, Fortsetzung)
(Table 4 continued)

Saprophyten-Arten	M1	S1	F	L	G
Holzabbauer auf Zweigen etc.					
Tubaria cf *furfuracea*	I				
Coprinus cf *domesticus*	I	I			
Coprinus domesticus	I	I			
Cyathus striatus	I	I			
Macrotyphula fistulosa	I	I			
Mycena galericulata	I	I			
Neobulgaria pura	I	I			
Polyporus varius	I	I			
Oudemansiella radicata	II	I			
Marasmius rotula	III	III			
Pholiota lenta	I	I	II		
Oudemansiella platyphylla	III	III		II	
Hypholoma fasciculare	II			I	
Armillariella mellea s.l.	III		II	II	
Calocera viscosa	I		I	II	
Mycena rubromarginata	II	III	II	II	
Armillariella tabescens		I			
Ascotremella faginea		I			
Bisporella citrina		I			
Hydropus subalpinus		I			
Stropharia cyanea		I			
Psathyrella candolleana		I			
Psathyrella hydrophila		I			
Polyporus brumalis			I		
Pulveroboletus cf *hemichrysus*			I		
Gymnopilus hybridus			II	II	
Femsjonia pezizaeformis				I	
Galerina camerina				I	
Mycena maculata				I	
Pholiota astragalina				I	
Pholiota spec.				I	
Marasmius androsaceus				I	I
Holzabbauer an Strünken					
Hypholoma sublateritium	I				
Kuehneromyces mutabilis	I				
Xylaria polymorpha	I				
Xylaria hypoxylon	II	I	II		
Pluteus atricapillus	II	I	I	I	
Mycena alcalina	I			I	I
Pseudohydnum gelatinosum			I		
Hypholoma capnoides			II	III	
Tricholomopsis rutilans			I	I	II
Xeromphalina campanella				I	
Hypholoma marginatum				II	I
Parasiten					
Cordyceps ophioglossoides					I

M1 *Galio odorati-Fagetum typicum* Ellenberg und Klötzli 1972

Es handelt sich hier um die nährstoffreichere Variante des im schweizerischen Mittelland stark verbreiteten Waldmeisterbuchenwaldes. Der Kronenschluss dieses eher jungen Buchenbestandes (durchschnittlicher Brusthöhendurchmesser aller Stämme über 10 cm beträgt 32 cm) ist nicht ganz vollständig, was in der Krautschicht ein stellenweise starkes Vorkommen von lichtliebenden Störungszeigern bewirkt. In der Strauchschicht finden sich einige Fichten und Weisstannen. Die Krautschicht wird von den charakteristischen Frühlingsgeophyten *Anemone nemorosa, Oxalis acetosella* und *Galium odoratum* dominiert. Ökologisch betrachtet nimmt der Standort eine Mittelstellung ein und bietet mit seiner tiefgründigen, biologisch aktiven Sauren Braunerde gute Bedingungen bezüglich Nährstoff- und Wasserhaushalt.

S1 *Galio odorati-Fagetum typicum* Ellenberg und Klötzli 1972

Dieser Standort weist sehr ähnliche ökologische Bedingungen auf wie M1. Grosse Buchen bilden einen dicht geschlossenen Bestand von hohem Alter (durchschnittlicher BHD 49 cm). An einigen Stellen stehen in der Strauchschicht dichte Gruppen von Jungbuchen.

F Fichtenforst

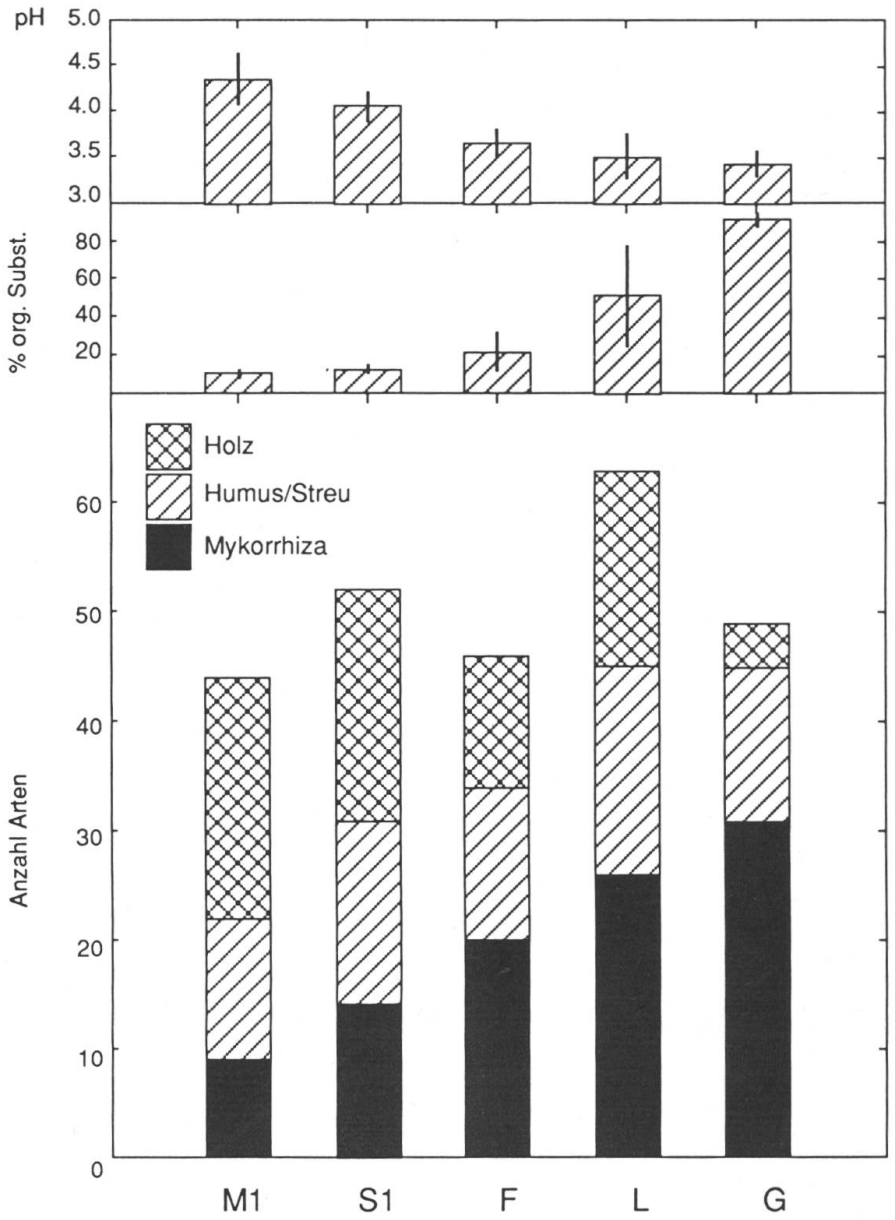
Die vor etwa hundert Jahren wohl an Stelle eines *Galio odorati-Fagetums* angepflanzten Fichten bilden einen praktisch reinen Fichtenwald mit einem durchschnittlichen BHD von 41 cm, der aber in der Strauchschicht dank seiner lichten Struktur doch einige junge Buchen aufkommen lässt. *Dryopteris dilatata, Oxalis acetosella* und *Maianthemum bifolium* bestimmen den Aspekt der Krautschicht. F ist bezüglich seiner Bodeneigenschaften saurer und biologisch weniger aktiv als M1 und S1, weist aber ansonsten zu diesen Flächen eine grosse ökologische Ähnlichkeit auf.

L *Vaccinio myrtilli-Abietetum* Kuoch 1954

Als Plenterwald mit Bäumen sehr unterschiedlichen Alters (durchschnittlicher BHD 32 cm) lässt sich der Bestand nicht klar in Baum- und Strauchschicht aufgliedern. Der Aspekt wird je zur Hälfte bestimmt von mächtigen alten Weisstannen und Fichten. In der Krautschicht dominieren *Vaccinium myrtillus, Dryopteris dilatata* und *Rubus fruticosus*. Durch den Einfluss der Nordexposition wird das feucht-kühle Klima der Fläche verstärkt. Zusammen mit dem zur Staunässe neigenden Boden fördert dies das Auftreten der Nadelbäume auf Kosten der Buche. Der stark saure Boden besitzt aufgrund der geringen biologischen Aktivität eine bis zu 10 cm dicke Rohhumusauflage.

G *Homogyno alpinae-Piceetum myrtilletosum* Mayer 1984

Schlanke Plattenfichten und einige Bergföhren bilden einen relativ offenen Bestand, der in der Strauchschicht durch wenige Exemplare von *Sorbus*

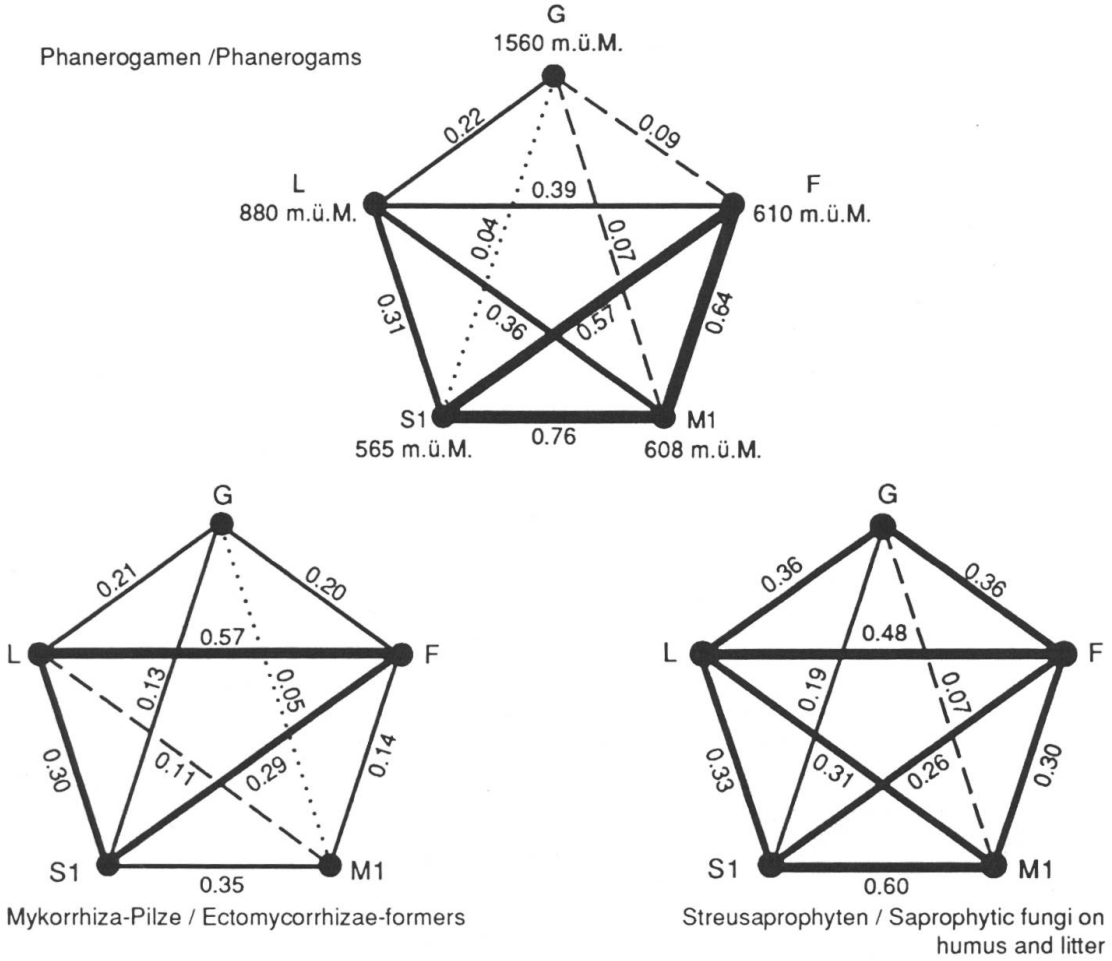


Figur 4: Anteil der einzelnen Substratgruppen an der Gesamtartenzahl, in Zusammenhang mit pH und organischer Substanz.

Figure 4: Percentagaes of the ecological groups in relation to total species number, compared with pH and organic matter.

M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum*; F: Fichtenforst / Norway spruce plantation; L: *Vaccinio myrtilli-Abietetum*; G: *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum.*

aucuparia und *Rhododendron ferrugineum* ergänzt wird. In der Krautschicht treten vor allem *Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea* und *Calamagrostis villosa* auf. Die Fichten weisen einen durchschnittlichen BHD von 23 cm und eine Höhe von nur etwa 15 m auf, obwohl sie zum weitaus überwiegenden Teil gegen 100-jährig sind. Das offenbar eingeschränkte Wachstum wird durch den stark tonhaltigen, durch Staunässe physiologisch flachgründigen Boden erklärt. Verstärkt wird die wachstumsfeindliche Tendenz durch die sehr saure Bodenreaktion, wahrscheinlich grosse Nährstoffarmut und eine daraus resultierende geringe biologische Aktivität, welche die Akkumulation einer ca. 20 cm dicken Rohhumusauflage zur Folge hatte.



Figur 5: Ähnlichkeit von Phanerogamen-, Mykorrhiza- und Streusaprophyten-Flora der einzelnen Untersuchungsflächen, berechnet anhand der gemeinsamen Arten mit Hilfe des Sörensen-Quotienten (Hegg 1963).

Figure 5: Resemblences in the flora of phanerogams, ectomycorrhizae-formers and saprophytic fungi on humus and litter respectively of each site, calculated on the base of species held in common (Sörensen index after Hegg 1963).

M1/S1: *Galio odorati - Fagetum typicum*; **F:** Fichtenforst / Norway spruce plantation; **L:** *Vaccinio myrtilli - Abietetum*; **G:** *Homogyno alpinae - Piceetum myrtilletosum.*

Resultate

1. Artenzahl

In den Tabellen 3 und 4 sind die Pilzfunde der einzelnen Untersuchungsflächen aufgelistet. Die insgesamt 158 meist auf Artrang bestimmten Pilze verteilen sich auf 103 *Agaricales*, 22 *Russulales*, 10 *Boletales*, 8 *Aphyllophorales*, 4 *Gasteromycetes*, 3 *Heterobasidiomycetes* und 8 *Ascomycetes*.

Nach zweijähriger Untersuchung wies das *Vaccinio myrtilli-Abietetum* (L) mit 63 Arten die reichste Mykoflora auf. Die übrigen Aufnahmeflächen (*Galio odorati-Fagetum* M1/S1, *Fichtenforst* F, *Homogyno alpinae-Piceetum* G) zeigten in der Artenzahl nur geringe Unterschiede (zwischen 44 und 52 Arten). In allen fünf Aufnahmeflächen war die Anzahl der Pilzarten grösser als die der Phanerogamen.

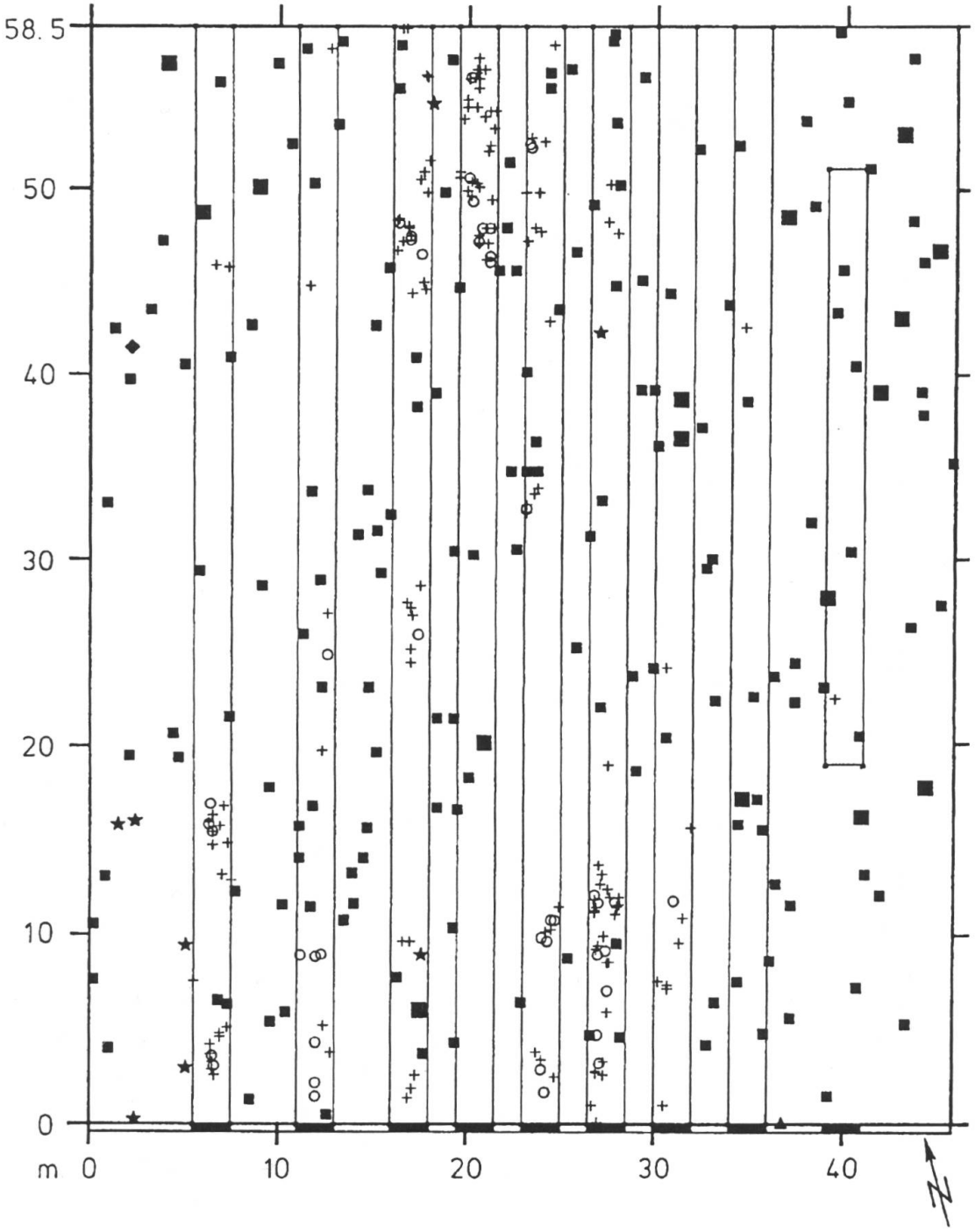
Fasst man die beobachteten Mykorrhiza-Pilzarten nach systematischen Gesichtspunkten zusammen, so fällt auf, dass im subalpinen *Homogyno-Piceetum* bezüglich Artenzahl und Abundanz die *Cortinariaceen* dominieren. In den montanen, von Nadelholz dominierten Flächen L und F überwiegen dagegen *Russulaceen* gefolgt von *Cortinariaceen* und einem beachtlichen Anteil von *Boletales*. In den reinen *Fageten* M1 und S1 bilden die *Amanitaceen* zusammen mit den *Russulaceen* die artenreichste Gruppe.

2. Abundanz

Im *Vaccinio myrtilli-Abietetum* und im *Homogyno-Piceetum* ergaben sich zwischen 1987 und 1988 - im Gegensatz zu den übrigen Flächen - bezüglich Abundanz der Mykorrhizapilz-Fruchtkörper grosse Unterschiede (vgl. Tabelle 1). Die Zahl der im Jahre 1988 aufgetretenen Fruchtkörper betrug hier im Vergleich zu 1987 das 12-fache. In der Tabelle 5 sind pro Aufnahmefläche die abundantesten Mykorrhiza-Pilzarten aufgeführt.

Tab. 5. Die abundantesten Mykorrhiza-Pilzarten in jeder Untersuchungsfläche.
The most abundant mycorrhizae-formers of each plot.

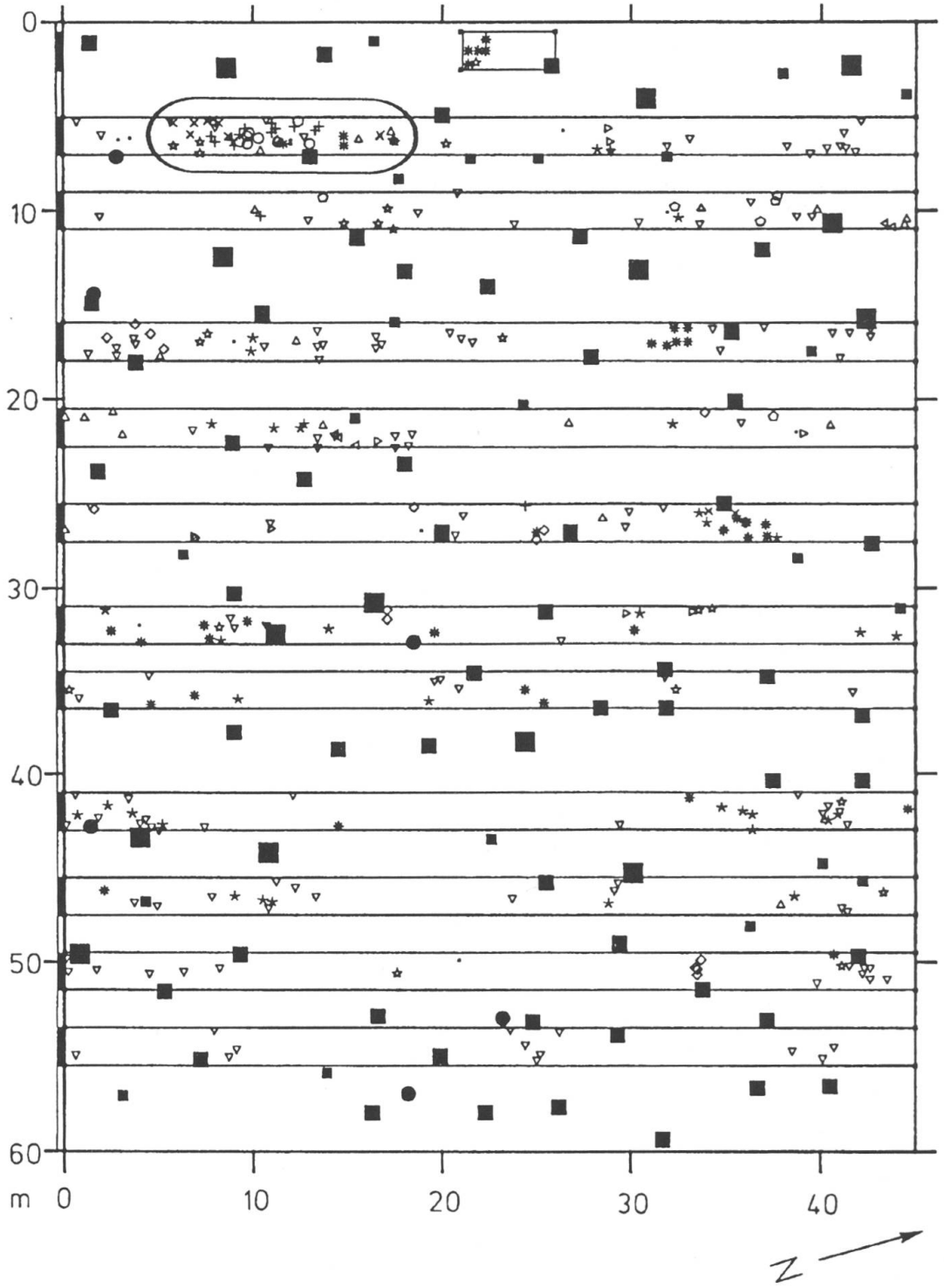
FLÄCHE		MYKORRHIZA-PILZART
M1	Galio odorati-Fagetum typicum	*Laccaria laccata, Xerocomus chrysenteron*
S1	Galio odorati-Fagetum typicum	*Russula ochroleuca, Xerocomus chrysenteron*
F	Fichtenforst/Norway spruce pl.	*Russula ochroleuca, Hygrophorus pustulatus, Cortinarius fulvescens*
L	Vaccinio myrtilli-Abietetum	*Russula ochroleuca, Lactarius theiogalus, Inocybe umbrina*
G	Homogyno alpinae-Piceetum myrtilletosum	*Cortinarius paleiferus, Cortinarius subtortus, Hygrophorus olivaceoalbus, Russula emetica*



Figur 6: Ortstreue. **Figure 6:** Site constancy.

Cortinarius subtortus in the Homogyno-Piceetum (G): ○ 1987, + 1988

Bäume - trees: ■ *Picea abies*, ▲ *Abies alba*, ◆ *Sorbus aucuparia*, ★ *Pinus mugo uncinata*



Figur 7: "Pilzoase" Sämtliche Mykorrhizapilze 1987/88 im Fichtenforst F.

Figure 7: "Fungal oasis" All ectomycorrhizae formers from 1987/88 in plot F (Norway spruce plantation). + *Inocybe umbrina*, ○ *Cortinarius anomalus*, × *Dermocybe cinnamomea*, △ *Xerocomus badius*, ▽ *Russula ochroleuca*, ☆ *Russula puellaris*, ◇ *Russula nigricans*, ★ *Hygrophorus pustulatus*, ▶ *Hygrophorus olivaceoalbus*, ✳ *Cortinarius fulvescens*, ⬟ *Xerocomus chrysenteron*, ◀ *Lactarius camphoratus*, ▪ übrige Mykorrhizapilze. ■ *Picea abies*, ● *Fagus silvatica*.

Mit oft hoher Abundanz kam unter den Saprophyten *Clitocybe vibecina* als einziger Pilz in allen fünf Untersuchungsflächen vor. Andere häufige Saprophyten, die jedoch fast ausschliesslich in den *Galio odorati-Fageten* festgestellt wurden, sind *Marasmius rotula, Mycena pura* und *Oudemansiella platyphylla.* In den drei Nadelwaldflächen F, L und G wurde der Holzsaprophyt *Mycena galopoda* in grosser Anzahl gefunden. Vor allem im *Vaccinio myrtilli-Abietetum* wuchsen einige weitere saprophytische Arten hoher Abundanz: *Clavulina cristata, Collybia butyracea, Hypholoma capnoides, Mycena rosella.*

3. Bodeneigenschaften und Substratgruppen der Pilze (Figur 4)

Beim Vergleich aller fünf Untersuchungsflächen geht die Erhöhung der Anzahl Mykorrhiza-Arten mit abnehmendem pH und einem damit zusammenhängenden steigenden Gehalt an organischer Substanz parallel.

Die Artenzahl der Streu- und Holzsaprophyten bleibt in allen Flächen ziemlich konstant. Eine Ausnahme bildet das *Homogyno-Piceetum* mit einer bloss geringen Zahl von Holzabbauern. Häufig vertretene Gattungen der Streuabbauer sind *Clitocybe, Collybia* und *Mycena* mit nach Literatur meist unspezifischen pH-Ansprüchen.

4. Floristische Ähnlichkeit der Untersuchungsflächen (Figur 5)

Die beiden *Galio odorati-Fageten* (M1, S1) und der *Fichtenforst* (F), an dessen Standort früher ebenfalls ein *Galio odorati-Fagetum* bestand, zeigen eine eng verwandte Phanerogamenflora. Eine geringere Ähnlichkeit mit diesen Flächen weist das *Vaccinio myrtilli-Abietetum* (L) auf, das *Homogyno-Piceetum* (G) nimmt eine eigenständige Stellung ein.

In der Mykorrhiza-Pilzflora hingegen besteht zwischen dem *Fichtenforst* und dem *Vaccinio myrtilli-Abietetum* eine starke Verwandtschaft. Die *Fageten* und der *Fichtenforst* weisen unter sich eine mässige bis geringe Ähnlichkeit auf. Erneut eine recht eigenständige Stellung zeigt das *Homogyno-Piceetum.*

Bezogen auf die Streusaprophyten lässt sich allgemein eine grössere Ähnlichkeit der Untersuchungsflächen feststellen. Eine grosse Verwandtschaft liegt innerhalb der *Fageten* und zwischen dem *Fichtenforst* und dem *Vaccinio myrtilli-Abietetum,* eine geringe zwischen den *Fageten* und dem *Homogyno-Piceetum* vor.

5. Wuchsortsanalyse

Tabelle 6 listet diejenigen Pilze auf, die in den Jahren 1987/88 ortstreu waren. Als Beispiel für deutliche Ortstreue sind in Fig. 6 die Funde von *Cortinarius subtortus* im *Homogyno-Piceetum* dargestellt.

Tabelle 6. Ortstreue Pilze. Fungi with a high site constancy.

PILZART	FLÄCHE	ASS. KOEFF. V
Cortinarius anomalus	F	+ 0.31 *
Cortinarius salor	G	+ 0.29 *
Cortinarius subtortus	G	+ 0.29 **
Hygrophorus pustulatus	F	+ 0.10 **
Hygrophorus pustulatus	L	+ 0.35 *
Inocybe umbrina	F	+ 0.47 *
Laccaria laccata	L	+ 0.27 *
Lactarius lignyotus	G	+ 0.33 *
Lactarius theiogalus	L	+ 0.12 **
Russula amethystina	L	+ 0.25 *
Russula emetica	G	+ 0.12 *
Russula ochroleuca	G	+ 0.23 *
Xerocomus badius	F	+ 0.17 **
Xerocomus chrysenteron	F	+ 0.35 *

V : Assoziations-Koeffizient; coefficient of association
** : signifikant mit p = 0,05; significant, p = 0.05
* : dito, Stichprobenzahl ist jedoch gering; dito, with small sample size

Im *Fichtenforst* konnte ein Bereich mit besonders stark erhöhtem Pilzauftreten, eine sogenannte "Pilzoase" (Friedrich 1940) beobachtet werden. Im markierten Abschnitt der Fig. 7 wuchsen über beide Jahre 9 Mykorrhiza-Arten in einer Fruchtkörperdichte von 3.0 Fruchtkörpern pro m^2, während die Fruchtkörperdichte in der ganzen Aufnahmefläche bloss 0.6 Fruchtkörper pro m^2 betrug. Ein ähnlich grosser Bereich mit höherer Dichte weist 6 Arten und eine Dichte von nur mehr 1.6 Fruchtkörpern pro m^2 auf. Die vier wichtigsten Arten der Pilzoase sind *Inocybe umbrina, Cortinarius anomalus, Dermocybe cinnamomea* und *Xerocomus badius.* Durch die gemeinsamen Vorkommen an dieser Stelle zeigen *Inocybe umbrina* und *Cortinarius anomalus* eine signifikante Bindung (V = 0.44).

Diskussion

1. Abundanz der Mykorrhiza-Pilze im ökologischen Kontext

In Tab. 5 wurden die abundanten Mykorrhiza-Pilze speziell aufgeführt. Dies geschah, weil unserer Ansicht nach diese Pilzarten - zumindest diejenigen mit Fruchtkörpern ansehnlicher Biomasse - einen wichtigen ökologischen Platz einnehmen. Geht man wie Agerer (1990) davon aus, dass hohe Fruchtkörperzahl im Boden mit starkem Auftreten der entsprechenden Mykorrhiza korreliert, ist es wohl nicht vermessen anzunehmen, dass sich ein

bedeutender Teil der Nährstoff- und Wasserversorgung der Bäume über diese Pilze abwickelt.

In den beiden *Galio odorati-Fageten* liessen sich keine deutlich abundanten Arten feststellen. Umso mehr fiel die hohe Abundanz in den Nadelwaldflächen auf, besonders im *Vaccinio myrtilli-Abietetum* und im *Homogyno-Piceetum*, welche gleichzeitig die sauersten Böden aufweisen. Erstaunlich war im Jahre 1988 das massive Auftreten von *Russula ochroleuca* im *Vaccinio myrtilli-Abietetum*. Am 13. Oktober wurden von dieser Art 717 Fruchtkörper gefunden. Auch Tyler (1989) beobachtete - allerdings in Laubwäldern - auf zahlreichen Untersuchungsflächen Südschwedens stark abundantes Pilzauftreten. Er stellte fest, dass bei den meisten Mykorrhiza-Arten die Fruchtkörperproduktion auf sehr sauren und besonders auf rohhumusreichen Böden deutlich höher war als auf basenreicheren Böden. Immer noch vorausgesetzt, dass zwischen dem Ausmass von Mykorrhizierung und Fruchtkörperauftreten Übereinstimmung besteht, lässt sich die hohe Abundanz in unserem Falle vielleicht dadurch erklären, dass Buchen auf mittlerem Standort, weil sie weniger auf die Mykorrhiza-Pilze angewiesen sind, einen geringeren Mykotrophiegrad aufweisen als Fichten auf stark sauren Böden. Im subalpinen Gurnigel (Fläche G) könnten möglicherweise die Mykorrhiza-Pilze aufgrund der schwierigen Bodenverhältnisse eine für die Bäume besonders wichtige Rolle als Nährstoffversorger spielen. Die Pilze ihrerseits profitieren vielleicht von einem Überschuss der Bäume an C-Assimilationsprodukten, welcher im Verlauf der Vegetationsperiode auf dieser im allgemeinen strahlungsreichen Höhenstufe auftreten könnte.

2. Substratgruppen der Makromyzeten im ökologischen Kontext

Während in den Nadelwäldern und vor allem im *Homogyno alpinae-Piceetum* mit sehr niedrigem pH und ausgesprochen viel organischer Substanz (Rohhumusschicht) eine hohe Zahl Mykorrhiza-Pilzarten gefunden wurde, war in den Buchenwäldern die Anzahl Arten aus dieser Substratgruppe deutlich tiefer (Fig. 4). Beruft man sich auf das Prinzip des kompetitiven Ausschlusses (Crawley 1986), auf die Theorie also, dass im Grunde genommen eine Art innerhalb einer Gemeinschaft alle anderen verdrängen müsste, so lässt sich in den Buchenwäldern diese vergleichsweise geringe Diversität eher als "Normalfall" betrachten. Die höhere Anzahl Mykorrhiza-Pilze in den Nadelwaldflächen, vor allem in L und G, liesse sich dadurch erklären, dass hier die Heterogenität des Bodens eine grössere Anzahl ökologischer Nischen zulässt. Wenn mehr als ein Faktor Minimumcharakter aufweist, ist gemäss Tilman (1986) in einem bestimmten Bereich knapper Nährstoffversorgung zu erwarten, dass bereits kleine Inhomogenitäten es vielen verschiedenen Arten ermöglichen, an bestimmten Stellen im Bodenraum gegenüber den anderen einen Konkurrenzvorteil zu erlangen.

Auch innerhalb verschiedener Buchenwaldtypen ist es möglich, eine ausgesprochen unterschiedliche Anzahl Mykorrhiza-Arten zu anzutreffen. Jahn, Nespiak und Tüxen (1967) fanden beispielsweise im Wesergebirge auf tiefgründigeren Böden in besser wüchsigen *Luzulo-Fageten* und ähnlich in *Melico-Fageten* deutlich weniger Mykorrhiza-Arten als in den "ärmeren" Buchenwäldern, die gemäss diesen Autoren vor allem an fallaubarmen, krautfreien und moosreichen Stellen eigentliche "Pilzparadiese" darstellen.

Mit der oben erwähnten Theorie bleibt jedoch die Frage unbeantwortet, aus welchem Grunde bei den Streusaprophyten die Artenzahl in den 5 Flächen relativ konstant bleibt. Es ist allerdings festzuhalten, dass die Ernährungssituation in dieser Gruppe, die auf keine externe Energiequelle zurückgreifen kann, grundsätzlich verschieden ist. Unklar bleibt ebenfalls, weshalb im *Homogyno-Piceetum* G die Anzahl der Holzabbauer im Vergleich mit den übrigen Flächen sehr klein ist. Möglicherweise sind die Existenzbedingungen (kühles Klima, Austrocknungstendenz, Mineralstoffmangel) derart schwierig, dass dadurch eine Verengung des Artenspektrums eintritt. Eine vergleichbare Verringerung der Diversität ist auch bei der Anzahl Phanerogamen-Arten zu beobachten (vgl. Tab. 1), die in den basenärmeren Flächen tiefer und im *Homogyno-Piceetum* klar am tiefsten ist.

Der Anteil Mykorrhiza-Pilze an der Gesamtartenzahl beträgt im *Homogyno-Piceetum* 63%. Dies entspricht nach Rücker et al (1990) der in "autochthonen" Nadelwäldern üblichen Relation. Vergleichsweise tief ist der Anteil Mykorrhiza-Pilze im *Vaccinio myrtilli-Abietetum* (41%), was den Verhältnissen im *Fichtenforst* (43%) entspricht und von Rücker et al. sowie von Schmid-Heckel (1985) in Forsten auf ehemaligen Buchenwaldstandorten gefunden wurde.

3. Floristische Ähnlichkeit im ökologischen Kontext

Der sehr grossen Ähnlichkeit der Phanerogamenflora innerhalb der drei benachbarten Flächen *Galio-odorati Fagetum* M1/S1 und *Fichtenforst* F steht eine eher kleine Verwandtschaft der Mykorrhiza-Pilzflora gegenüber. Die geringe Anzahl gemeinsamer Mykorrhiza-Pilze in den beiden *Fageten* beruht vielleicht auf den - zwar geringen - ökologischen Unterschieden der beiden Flächen, die sich in dieser Substratgruppe im Gegensatz zu Phanerogamen und Streusaprophyten am stärksten ausdrückt. Die Mykorrhiza-Pilzflora des *Fichtenforstes* unterscheidet sich wohl deshalb von den benachbarten *Fageten*, weil die bestandesbildende Fichte zu einem gewissen Teil mit anderen Mykorrhiza-Partnern vergesellschaftet ist als die Buche. Es ist darüber hinaus anzunehmen, dass im *Fichtenforst* der nadelstreuhaltige Oberboden, welcher auch eine hohe Moosdeckung aufweist, den Mykorrhiza-Pilzen andere Lebensbedingungen bietet als ein Boden mit einer mehrheitlich aus Buchen-

blättern bestehenden Streuauflage, wobei die unterschiedliche Bodenflora und -fauna in ihren Wechselwirkungen mit dem Substrat selbst wieder die Entwicklung des Bodens beeinflusst. Wohl mit demselben Hintergrund weist auch die Flora der Streusaprophyten zwischen den *Fageten* und dem *Fichtenforst* eine nur mässige Verwandtschaft auf. Im Gegensatz dazu manifestieren sich die Unterschiede in den Phanerogamen kaum. Die grosse Ähnlichkeit der Phanerogamenflora zwischen den *Fageten* und dem *Fichtenforst* reflektiert offenbar die Tatsache, dass an der Stelle des Fichtenforstes früher ein *Galio odorati-Fagetum* bestand.

Zwischen *Fichtenforst* und *Vaccinio myrtilli-Abietetum* besteht bezüglich der Phanerogamenflora eine mässige Verwandtschaft, die beiden Flächen stehen sich jedoch - parallel zur erwähnten Ähnlichkeit beim Prozentanteil Mykorrhiza-Pilze - bezüglich Flora der Mykorrhiza-Pilze und Streusaprophyten deutlich näher. Dies erstaunt, weil Baumbestände, Altersstruktur (gleichaltriger Fichtenbestand und Weisstannen/Fichten-Plenterwald), Klima der Standorte und Aufbau des Bodens doch merklich verschieden sind.

Das *Homogyno-Piceetum* besitzt eine recht eigenständige Phanerogamen- und Mykorrhizapilz-Flora, die sich nur wenig mit den beiden übrigen Nadelwaldflächen (F und L) vergleichen lässt, obwohl diese ebenfalls mehrheitlich mit Fichte bestockt sind und auch saure Böden aufweisen. Diese Eigenständigkeit steht wohl mit den recht verschiedenen klimatischen Bedingungen (Kälte, kürzere Vegetationsperiode) und der Charakteristik des podsolierten und pseudovergleyten Bodens in Zusammenhang. Die Streusaprophyten zeigen hingegen ein etwas anderes Verhalten, indem sie zu den beiden tiefer gelegenen Nadelwaldflächen eine vergleichsweise höhere Ähnlichkeit zeigen.

Ganz allgemein sind sich die fünf Untersuchungsflächen in der Flora der Streusaprophyten ähnlicher als in der Mykorrhiza-Pilzflora. Für die ökologische Differenzierung unserer Waldflächen kommt somit den Mykorrhiza-Pilzen eine grössere Bedeutung zu als den Streusaprophyten.

4. Vergleich mit anderen mykozönologisch untersuchten Waldflächen:

Unter den Buchenwäldern nimmt das *Galio odorati-Fagetum* (M1 und S1) eine ökologische Mittelstellung ein. Die meisten Blütenpflanzen und Pilze dieser Gesellschaft weisen ein breites ökologisches Spektrum auf und kommen gerne auch in anderen Waldgesellschaften vor, was von Senn-Irlet (1987) für den nahe gelegenen Bremgartenwald bei Bern ebenfalls bestätigt wird. 48% der Arten von M1 und 42% der Arten von S1 sind in der selben Assoziation des Bremgartenwaldes (Senn-Irlet 1987) gefunden worden. Von den 15 Arten, die Bon & Gehu (1973) für das *Asperulo-Fagion* angeben, wuch-

sen in S1 *Lactarius subdulcis, Mycena pelianthina, Russula solaris, Strobilomyces floccopus* und in M1 nur gerade *Lactarius subdulcis* und *Mycena pelianthina.*

Rund die Hälfte (55%) der Pilze im *Fichtenforst* (F) kamen ebenfalls in den Fichtenforsten des Bremgartenwaldes vor (Senn-Irlet 1987). Smarda (1973) untersuchte in Mähren während zwei Jahren vernässte Fichtenwälder (*Bazzanio-Piceetum*), in denen er viele Mykorrhiza-Pilzarten (87 Arten) feststellte. 80% der Mykorrhizapilz-Arten aus F sind in dieser Gesamtliste enthalten. Mit der vorliegenden Arbeit methodisch stark verwandt ist die Untersuchung von Rücker et al. (1990). 55 bzw. 48% der *Agaricales, Russulales* und *Boletales* vom *Fichtenforst* wurden ebenfalls in den zwei in den österreichischen Zentralalpen gelegenen *Luzulo-Piceeten* (Df 2 bzw. Df 3) festgestellt. Ähnlich sieht ein Vergleich des *Homogyno-Piceetums* mit Dauerbeobachtungsfläche 2 dieser Autoren aus (49%).

In der Artenliste der von Haas (1971) untersuchten alten Fichtenbestände auf der Schwäbischen Alb finden sich 43% der Arten des *Vaccinio myrtilli-Abietetums* (L). Von den Mykorrhiza-Pilzarten sind 69% in der erwähnten Artenliste von Smarda (1973) enthalten.

Bezüglich Mykoflora lässt sich das *Homogyno alpinae-Piceetum* (G) gut mit den 900 m^2-Probeflächen von Schmid-Heckel (1985), die auf subalpiner Stufe in den nördlichen Kalkalpen gelegen sind, vergleichen: 36% der in G gefundenen Arten wurden auch im *Bazzanio-Piceetum* "Kühroint" festgestellt und 34% in dem mit Fichte bestockten *Aposeridio-Fagetum* "Röth". Eine weitere Vergleichsmöglichkeit bieten die pilzsoziologischen Untersuchungen im subalpinen Dischmatal bei Davos (Horak 1963), die unter anderem auch dem Fichtenwald (über 1600 müM) galten. 35% der in G festgestellten Mykorrhiza-Arten stehen ebenfalls im Verzeichnis der Mykorrhiza-Pilze unter *"Picea abies"* (Horak 1963).

5. Wuchsortsanalyse

Der vor allem in Tab. 6 angewendete Vierfeldertafel-Test ist in seiner Aussagekraft zu relativieren. Nach Ford et al. (1980) vermag er bloss einen Trend anzugeben, weil zwei wichtige Voraussetzungen, nämlich die Unabhängigkeit benachbarter Quadrate sowie gleichmässige Wachstumschancen der Fruchtkörper in der ganzen Fläche, nicht gegeben sind. Zum einen existieren bekanntlich in einer Fläche Stellen mit ungünstigeren Wachstumsbedingungen, zum anderen sind Pilze sehr oft clusterförmig verteilt, vor allem, wenn *ein* Pilzmyzel mehrere Fruchtkörper hervorbringt.

Für die Feststellung von Wuchsortstreue sind 2 Jahre Untersuchungszeit knapp, dennoch konnte sie in einigen Fällen anhand des in beiden Jahren ähnlichen Verteilungsmusters beobachtet werden. Wuchsortstreue bei Pilzen ist ein allgemein bekanntes Phänomen. Trotzdem ist dieser Aspekt in der

wissenschaftlichen Literatur kaum beachtet, so dass sich die in Tab. 6 aufgelisteten Daten nicht in entsprechenden Bezug setzen lassen.

Nach Friedrich (1940) weist die Bezeichnung "Pilzoase" für das in Fig. 7 dargestellte Phänomen darauf hin, dass gute Wasserversorgung durch stärkeren Einfluss von Grund- und Sickerwasser für die hohe Pilzdichte verantwortlich sein könnte. Ob dies zutrifft oder ob andere ökologische Faktoren zugrunde liegen, bleibt offen.

Augustin (1974) konnte in einem *Fago-Quercetum* nachweisen, dass *Russula nigricans* und *Russula foetens* eigene Areale behaupten, in die keine fremden Täublingsarten eindringen. Ähnliches berichtet Murakami (1987) aus einem immergrünen Lorbeerwald in Japan für *Russula densifolia* und *Russula laurocerasi*. Nicht als klares Resultat, sondern bloss als Vermutung konnten wir festhalten, dass sich im *Fichtenforst* die Mycelbereiche bei *Russula nigricans* und *Russula ochroleuca* kaum überschneiden. Statistisch lässt sich dies jedoch durch den Vierfeldertafeltest nicht erhärten. Dazu ist zu bemerken, dass einerseits die Datenmenge nicht genügt und dass anderseits der erwähnte Test durch die strikte Quadrateinteilung kleinräumig differenzierten Ausschluss-Mustern wohl nicht gerecht wird. Besser dafür geeignet erscheint das von Pielou (1977) vorgeschlagene Mass S für Segregation vollständig bekannter Populationen, das sich in der Berechnung auf die Art des nächststehenden Nachbars bezieht. Durch die Beschränkung auf Aufnahmestreifen, die zu systematischen Informationslücken führt, stösst hier allerdings unsere Untersuchungsmethodik an Grenzen.

Wie die wenigen bisherigen Arbeiten im Bereich Wuchsortsanalyse zeigen, wäre es durchaus möglich und angesichts des grossen Wissensdefizits auch zweifellos wünschenswert, durch weitere Untersuchungen zu diesem Thema einen tieferen Einblick in die Aut- und Synökologie der Mykorrhiza-Pilze zu erhalten. Die vor allem durch neue molekularbiologische Methoden in Blickweite gerückte Artidentifikation von Mykorrhizen dürfte hier zusätzliche Impulse geben.

Verdankungen

Wir danken Dr. Simon Egli (Birmensdorf) und Dr. Klaus Ammann (Bern) für ihre wertvolle Beratung. Ein Dank gebührt auch Dr. W. Pankow (Basel) für seine Anregungen und der SEVA (Bern) für die finanzielle Unterstützung. Wir danken ausserdem allen weiteren Personen, die uns ihre Hilfe gewährten.

Bibliographie

Agerer, R., 1990: Gibt es eine Korrelation zwischen Anzahl der Ektomykorrhizen und Häufigkeit ihrer Fruchtkörper? Z. Mykol 56 (1): 155-158.

Augustin, A., 1974: Über die Verteilung einiger Täublingsarten auf kleinstem Raum. Z. Pilzk. 40: 215-220.

Atlas der Schweiz 1967: Klima und Wetter II. Eidg. Landestopographie, Wabern-Bern.

Barkman, J. J., 1976: Algemene inleiding tot de oecologie en sociologie van macrofungi. Coolia 19: 57-66.

Bieri, Ch. & S. Lussi, 1989: Synökologie der Mykorrhiza-Pilze und anderer Makromyzeten in wichtigen Waldgesellschaften des Berner Mittellandes. Lizentiatsarbeit am Syst.-Geobot. Inst. Bern, 234 pp.

Binz, A. & Chr Heitz, 1986: Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. Schwabe Basel. 18. überarb. Auflage.

Bon, M., & J.-M.Gehu, 1973: Unités supérieures de végétation et récoltes mycologiques. Doc. mycol. 6: 1-40.

Braun-Blanquet, J. 1964: Pflanzensoziologie; Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Auflage. Springer Verlag, Wien, 865 pp.

Crawley, M., 1986: The Structure of Plant Communities. In: Crawley M.J. (Editor). Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications Oxford, 496 pp.

Ford D., P.A. Mason & J. Pelham, 1980: Spatial patterns of sporophore distribution around a young birch tree in three successive years. Trans. Br. mycol. Soc. 75 (2): 287-296.

Frahm, J-P. & W. Frey, 1983: Moosflora. Ulmer Verlag Stuttgart, 525 pp.

Friedrich, K., 1940. Untersuchungen zur Ökologie der höheren Pilze. G. Fischer Verlag, Jena, 52 pp.

Griesser, B., 1988: Kartierung der Pilzflora (Makromyzeten, Ektomykorrhiza) in einem Grauerlenstandort. Poster an der Jahresversamml. der Schweiz. Naturforsch. Ges. in Lausanne.

Haas, H., 1971: Makromyzetenflora und Kernfäulebefall älterer Fichtenbestände auf der Schwäbischen Alb. Mitt. des Vereins f. forst. Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 20: 49-59.

Hegg, O., 1963: Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant. Beitr. Geob. Landesaufn. 46, Huber Verlag, Bern, 188 pp.

Höfler, K., 1937: Pilzsoziologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 55: 606-622.

Horak, E. 1963: Pilzökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe (*Piceetum subalpinum* und *Rhodoreto-Vaccinietum*) der Rhätischen Alpen (Dischmatal, Graubünden). Mitt. Schweiz. Anst. Forst. Versuchsw. 39 (1): 112 pp.

Horak, E., 1985: Die Pilzflora (Makromyceten) und Ökologie in fünf Pflanzengesellschaften der montan-subalpinen Stufe des Unterengadins. Ergeb. wissenschaftl. Untersuch. schweiz. Nationalpark 12 (6): 337-476.

Irlet, B., 1980: Waldgesellschaften der Umgebung von Bern und ihre Pilzflora. Lizentiatsarbeit am Syst.-Geobot. Inst. Bern, 135 pp.

Jahn, H., Nespiak A., Tüxen R. 1967: Pilzsoziologische Untersuchungen in Buchenwäldern des Wesergebirges. Mitt. Flor.-soz. Arb'gem. N.F. 11/12: 159-197.

Laiho, O,. 1970: *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont of forest trees. Acta Forest. Fenn. 106: 1-72.

Mason, P.A., F. T. Last, J. Pelham & K. Ingleby, 1982: Ecology of some fungi associated with an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). Forest Ecology and Management 4: 19-39.

Moser, M,. 1983: Die Röhrlinge und Blätterpilze. 5. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 533 pp.

Murakami, Y,. 1987: Spatial distribution of Russula species in *Castanopsis cuspidata* forest. Trans. Br. mycol. Soc. 89 (2): 187-193.

Pielou, E. C., 1977: Mathematical Ecology. Wiley, New York, 384 pp.

Rücker, T., H. Wittmann & T. Peer, 1990: Mykozönologische Untersuchungen in Fichtenwäldern im Bundesland Salzburg, Österreich. Mycologia Helvetica 4 (1): 75-98.

Schlichting, E. & H. P. Blume, 1966: Bodenkundliches Praktikum. Paul Parey Verlag, Hamburg, 209 pp.

Schmid-Heckel, H. 1985:. Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen Kalkalpen. Mykologische Untersuchungen im Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 8, Berchtesgaden, 201 pp.

Schreiber, K. F., N. Kuhn, C. Hug, R. Häberli & C. Schreiber, 1977: Wärmegliederung der Schweiz. EJPD, Bern.

Senn-Irle,t B., 1987: Macromycetes as an element of forest structure in the region of Bern (Switzerland). In: Pacioni G. Studies on fungal communities, L`Aquila. 195-219.

Smarda, F., 1973: Pilzgesellschaften einiger Fichtenwälder Mährens. Acta Sc. Nat. Brno 7 (8): 1-44.

Tilman, D., 1986: Resources, Competition and the Dynamics of Plant Communities. In: Crawley M.J. (Editor). Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications Oxford, 496 pp.

Tyler, G., 1989: Edaphical distribution patterns of macrofungal species in deciduous forest of south Sweden. Acta Oecologica, Oecol. Gener. 10 (3): 309 -326.

Walter, H., Lieth H. 1960-1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Gustav Fischer Verlag, Jena.