

Bestimmen bei Acker-Kratzdisteln (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) heterotrophe Wachstumsfaktoren das Auftauchen und die Verteilung in der Landschaft?

*Do heterotrophic growth factors determine occurrence and distribution of the creeping thistle (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) in the landscape?*

Hartmut Heilmann

Arbeitskreis Standortphysiologie der Gesellschaft für Boden, Technik, Qualität (BTQ),
Birkenstr. 10, 74592 Kirchberg an der Jagst
hartmut.heilmann@t-online.de



DOI 10.5073/jka.2016.452.019

Zusammenfassung

Mixotrophe Pflanzen verbinden autotrophe und heterotrophe Ernährung miteinander, indem sie autotrophe Aspekte (Nutzung von Energie aus der Sonne) mit Aspekten heterotropher Ernährung mithilfe von Parasitismus, Probiose, Symbiose oder Saprotrophie miteinander verbinden. Vollscharotzer – also rein heterotrophe Pflanzen - wie Kleeteufel (*Orobanche minor*, L.) und Seide (*Cuscuta epithymum* ssp. *trifolii*) zeigen infolge ihres Parasitismus eine unerlässliche Bindung an spezifische Wirtspflanzen. Andere chlorophyllfreie Pflanzen wie Vogelnestwurz (*Neottia nidus-avis*, L.) sind durch ihre saprotrophe Lebensweise auf bestimmte Waldstandorte beschränkt. Andere Orchideen nutzen unterschiedliche Probiosen und Symbiosen. Auch Acker-Kratzdisteln (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) treten auf unterschiedliche Weise als mixotrophe Pflanzen auf und entwickeln sich auf dieser Grundlage zu Konkurrenzpflanzen. Ihr Auftreten lässt auf unterschiedliche Ernährungsmuster schließen. Der Übersichtsbeitrag diskutiert diese Aspekte anhand neuer Forschungen, gibt auf dieser Grundlage Hinweise für die praktische Regulierung und formuliert offene Fragen.

Stichwörter: Acker-Kratzdistel, *Cirsium arvense*, heterotrophe Ernährung bei grünen Pflanzen, Mixotrophie, Unkrautregulierung

Abstract

Mixotrophic plants take - aside the sun's energy - energetic advantage of organic sources which can be described as parasitism, probiosis, symbiosis or saprotrophism. Holoparasites like broomrape (*Orobanche minor* L.) or clover dodder (*Cuscuta epithymum* ssp. *trifolii*) are limited to their host plants. Orchids live on different probioses and symbioses. Also thistles (*Cirsium arvense* L.) occur as mixotrophic plants and develop to weeds. Their occurrence shows different nutritional patterns. Aspects of new scientific results are discussed. Hints to regulation of thistles on this basis are given.

Keywords: *Cirsium arvense*, creeping thistle, heterotrophic growth factors, mixotrophy, regulation of weeds

Einleitung

Bis vor kurzer Zeit wurden in der Ökologie Pflanzen allgemein als „Produzenten“, Tiere als „Konsumenten“ angesehen und heterotrophe Aspekte bei höheren Pflanzen als Ausnahme angesehen, eine Erscheinung, welche eher bei Pilzen und niederen Pflanzen anzutreffen wäre (ODUM, 1980). Allerdings weisen auch höhere Kormophyten von der kleinsten bis zur größten Blütenpflanze heterotrophe Ernährungsaspekte auf. So ist das Auftreten der kleinsten Blütenpflanzen aus der Familie der Lemnaceen an eutrophe Gewässer gebunden; sie wachsen saprotroph, unter Aufnahme von Zuckern auch unter Abwesenheit von Licht (FRIEDRICH, 2005). Die 140 cm Blütendurchmesser erreichenden Rafflesiaceen – die größten Blütenpflanzen - sind chlorophyllfreie Vollparasiten auf Holzgewächsen Indonesiens (STRASBURGER, 1971). Misteln (*Viscum album* L.) sind als Halbparasiten in Unterarten auf bestimmte Arten von Tannen, Kiefern und Laubbäumen beschränkt. Orchideen in ihrer mykotrophen Lebensgemeinschaft sind in ihrem Auftreten an saprotrophe und probiotische Aspekte gebunden. Bei den meisten von ihnen handelt es sich um mykoheterotrophe Arten, welche bis zur Chlorophyllfreiheit wie bei Vogelnestwurz (*Neottia nidus-avis* L.) entwickelt sein können (PRESSER, 2000). Allen mixotrophen Pflanzen ist gemeinsam, dass sie als teilautotroph anzusprechen sind und von ihrem heterotrophen Aspekt existentiell abhängen. Hier soll der Frage der Übertragbarkeit des Musters

„Reguliere einen Organismus durch Regulation seiner heterotrophen Quelle“ und seine Übertragbarkeit hinsichtlich der Acker-Kratzdistel nachgegangen werden.

Material und Methoden

Es wurde die Hypothese geprüft: „Bei der Distel gibt es keine saprotrophen Ernährungsbeiträge aus dem Boden“. Dazu wurden im August 2012 nach der Getreideernte von Äckern ökologisch wirtschaftender Betriebe, von denen keiner mit dem Stoppelhobel arbeitet, 7 Paarungen von Bodenproben mit den Varianten „ohne Disteln“ und „mit Disteln“ gezogen. Es wurden von zwei Äckern Beispiele irregulären Auftretens (I1 und I2), sowie entsprechende Herkunft diskreten Auftretens gewählt, wozu zwei Distelnester (N1 und N2) sowie ein Ring in einem Maisfeld (mit drei Wiederholungen) herangezogen wurden. Zur Analytik wurde im Labor des Fachgebietes Bodenbiologie (Institut für Bodenkunde und Standortslehre, Universität Hohenheim) der extrahierbare Anteil an Kohlenstoff bestimmt. Die Extraktion der organischen C-Verbindungen erfolgte mit 0,5 M Kaliumsulfatlösung. Anschließend wurde der organische Kohlenstoff (TOC = total organic carbon) am TOC-Analysator (Analytik Jena Multi N/C 2100S) bestimmt (Abb. 1).

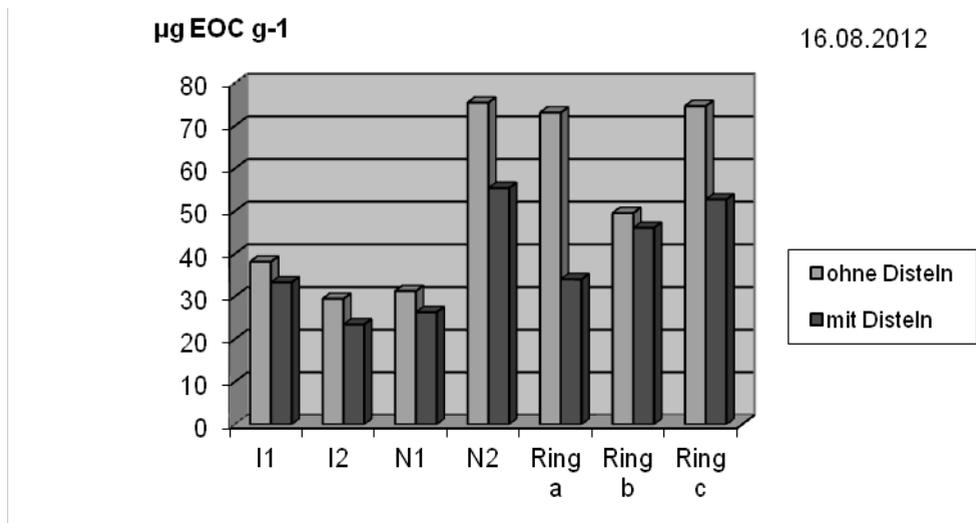


Abb. 1 Extrahierbare organische Substanz ($\mu\text{g EOC g}^{-1}$).

Fig. 1 Extractable organic substance ($\mu\text{g EOC g}^{-1}$).

Ergebnisse

Der Unterschied in den Analysewerten des extrahierbaren organischen Kohlenstoffs (Abb. 1) bei den Bodenproben „ohne Disteln“ zu „mit Disteln“ ist nach T-Test signifikant gesichert (Irrtumswahrscheinlichkeit: 2,95 %). Seine Aussage bezieht sich darauf, dass in den Bodenarealen „ohne Disteln“ in jeder der sieben Proben – im Durchschnitt 37 % - mehr an extrahierbaren organischen Substanzen (im Maß des daran beteiligten Kohlenstoffs) verfügbar war. Die Disteln haben also bei jedem untersuchten Variantenpaar den Anteil extrahierbarer organischer Substanz vermindert.

Diskussion

Acker-Kratzdisteln und Orchideen des Epipactis-Typs weisen entsprechend langjährigen Erfahrungen Gemeinsamkeiten auf. Beide kommen stärker nach trockenen Sommern bzw. nach feuchten Wintern. Sie kennen spontanes Auftreten und Ausbleiben sowie eine im Boden unter Abwesenheit von Licht stattfindende Embryogenese. Beide treten zusammen auf. Beide kennen

z.T. mehrjährige Dormanz. Die Breitblättrige Stendelwurz (*Epipactis helleborine* L.) tritt nicht nur als Solitärform auf, die - in einigen Fällen über zwei Jahrzehnte lang - streng an Waldbäume gebunden ist, sondern daneben auch als wandernde Form, welche verbreitet mit der Acker-Kratzdistel assoziiert auftritt. Eine Arbeitsgruppe des Arbeitskreises Standortphysiologie der Gesellschaft für Boden, Technik, Qualität (BTQ) prüfte die Gleichheit der Blüten und stellte fest, dass sich keine Unterschiede fanden, also beide eindeutig als *E. helleborine* anzusprechen sind. Die Solitärform (Abb. 2) besteht aus einer viergliedrigen Biozönose, von welcher zwei über dem Boden zu sehen sind: die Orchidee und der zugehörige Baum. Die Wurzelsymbiose der Orchidee vom endophytischen Typ steht in Verbindung mit dem pilzlichen Ektosymbionten des Baumes. Da der Baum keinen Vorteil aus dieser Lebensgemeinschaft zieht, kann er nach der Definition von DE BARY (1879) nicht als Partner einer Symbiose angesprochen werden, sondern muss als Probiotant gelten.



Abb. 2 Breitblättrige Stendelwurz (*Epipactis helleborine* L.) als Solitärform an Blaufichte.

Fig. 2 Single sprout type of broad-leaved Helleborine (*Epipactis helleborine* L.) near blue spruce.

Die wandernde Form (Abb. 3) tritt verbreitet in Parks und Vorgärten unter Bodendeckern auf. Die Biozönose aus Orchidee und endophytem Pilzsymbionten nutzt die vergehende Biomasse aus Blättern und Nadeln als saprotrophe Lebensgrundlage, welche ihr Auftreten einerseits ermöglicht und andererseits begrenzt. Hier treten in der Ausbreitung waagerechte Rhizome auf. Nach dem Fällen einer Omorika-Fichte in einem Kirchberger Garten fielen im Folgefrühjahr die assoziierten Orchideen, nämlich Breitblättrige Stendelwurz vom solitären Typ und Weißes Waldvögelein (*Cephalanthera damasonium*, Miller) spontan aus und kamen nie wieder. Die Acker-Kratzdistel wächst dort heute noch.



Abb. 3 Breitblättrige Stendelwurz (*Epipactis helleborine* L.) als wandernde Form unter Bodendeckern.

Fig. 3 Creeping type of broad-leaved Helleborine (*Epipactis helleborine* L.) under ground cover.

Cirsium arvense tritt in vier Ernährungsformen auf

Wie bei *Epipactis helleborine* sind bei *Cirsium arvense* unterschiedliche Ausbreitungsformen zu beobachten. Normalerweise geht es mit Bodenverdichtungen einher (HEYL-WEILBURG, 1937). Wer im ökologischen Landbau Stoppelbearbeitung in hinreichendem Flächenumfang selber durchgeführt hat, kennt aus eigener Erfahrung den normalerweise höheren Bearbeitungswiderstand in Zonen von Distelbewuchs (MARKL und HAMPL, 1996). Diese auch in Spatendiagnosen seit Jahrzehnten dokumentierten Phänomene korrelieren aber nicht oder höchst selten mit Bodenbelastungen, welche durch Bearbeitungsgeräte o.ä. bewirkt hätten sein können. Zwerger prüfte die Hypothese, Disteln würden durch Bodenverdichtungen gefördert, indem er sie in Fässern mit unterschiedlich verdichtetem Substrat wachsen ließ; sie waren alle gleich wüchsig (ZWERGER, 2001). Wenn man diese „Verdichtungen“ im Kulturland über zwölf Monate des Jahres ausgräbt, stellt man nämlich fest, dass es sich um Verschleimungen handelt (HEILMANN, 2014). Man sollte von der Beobachtung her unterscheiden zwischen Distelwüchsigkeit und Disteltriebbarkeit. Distelwüchsigkeit behandelt die Frage, ob sie kommt und Triebbarkeit, wie stark sie treibt.

Unproblematisches Auftreten der Acker-Kratzdistel

Die Bezeichnung „unproblematisch“ wurde gewählt, weil die Distel hier als zwar unerwünschte, aber im Grunde unproblematische Kulturbegleitpflanze auftaucht und nicht unbedingt Ertragsminderungen bei Kulturpflanzen bewirkt. Ertragsminderungen bei Disteln, Quecke und Ampfer beruhen meist auf dem mit ihnen einhergehenden Bodenzustand. Bodenverdichtungen und pH-Wert-Minderungen (HEILMANN, 2011) sind bei diesem Auftreten nicht beobachtbar. Konkurrenz tritt kulturabhängig ggf. bei den Wachstumsfaktoren Licht und Wasser auf. Die Erscheinung tritt gern in Gärtnereien auf, welche – im Gegensatz zu landwirtschaftlichen Betrieben – über das Jahr immer wieder freien Boden zwischen Kulturpflanzen aufweisen. Dadurch können Disteln keimen und bleiben ohne sommerliche Bodenbearbeitung bis zur herbstlichen Ernte stehen. Im Frühjahr sprießen sie dann aus dem gut gefüllten Vorrat ihrer Rhizome. LIBBERT (1993) weist darauf hin, dass trotz dieser dissimilatorischen Phase die Pflanze als autotroph anzusehen ist, weil die Vorräte auf autotrophen Prozessen beruhen.

Nestweises Auftreten

Distelnester weisen im Frühjahr pH-Wert-Erniedrigungen und Bodenverdichtungen auf und bewirken auf dieser Grundlage eine ausgesprochene Kulturpflanzenunterdrückung; die anderen Flächen der gleichen Äcker sind nach den Beobachtungen der Forschungsgruppe der BTQ oft vollkommen distelfrei (HEILMANN, 2011). Bei dieser Ausbreitungsform handelt es sich um eine Biozönose, in welcher die Bodengare zusammenbricht, um in einer „Verdichtung“ zu enden. Die Distelwüchsigkeit beschränkt sich auf das Nest und die Triebigkeit dort ist in der Mitte am höchsten. Außerhalb des Nestes kommen praktisch keine Keimlinge auf und auch die Triebigkeit ist gering (Abb. 4).



Abb. 4 Nestweises Auftreten von Acker-Kratzdisteln.

Fig. 4 Nest of creeping thistle.

Ringförmiges Auftreten

Zuweilen zeigen sich Muster des Distelaufreitens, welche an jenes des Hexenringpilzes *Marasmius oreades* auf Grünland erinnern (Abb. 5). Bei beiden Phänomenen sind pH-Wert-Erniedrigungen und Bodenverdichtungen feststellbar. Bei beiden sind Wirkungen auf die Wüchsigkeit von Pflanzen über dem Boden beobachtbar. Die Rhizome beschränken sich in ihrer Entwicklung auf das durch die Pilzwirkung geprägte Bodenareal. Auch wenn die Disteln früh weggehackt oder durch Herbizide behandelt wurden, bleibt der befallene Bestand geschädigt. Distelwüchsigkeit und -triebbarkeit beschränken sich auf den Ring.



Abb. 5 Ringförmiges Auftreten von Acker-Kratzdisteln in Mais.

Fig. 5 Ring of creeping thistle in maize.

Irreguläres Auftreten

Durch Klee grasbau macht man in der Landwirtschaft die Erfahrung, dass über mehrere Jahre die Gare des Bodens so gut ist, dass die Erträge zufriedenstellend und das Unkrautwachstum gering sind. Über die Jahre nimmt die Gare aber ab, wird der Boden in der Bearbeitung wieder schwerzügiger und nimmt das Unkraut zu. Das kann so weit gehen, dass kein Quadratmeter eines Ackers mehr frei von Disteln ist, die aber alle unterschiedlich stark treiben. Auch die Gare – ablesbar an Bodenstruktur und pH-Wert - ist im Bodenkörper ungleichmäßig. Die Distelwüchsigkeit erstreckt sich auf die ganze Fläche und die Disteltrieblichkeit hängt von den Bodenzonen ab.

Zu diesem Formenkreis ist auch das Spontanaufreten von *C. arvensis* zu rechnen, welches von uns bisher neunmal nachgewiesen wurde. Das drastischste Beispiel war ein großflächiges Auftreten in einer Gärtnerei, wo 30 Jahre nie Disteln gewesen waren (Abb. 6). Nach Maßnahmen des Gewächshausbaus trieben sie im Frühjahr dort, wo im Winter die Baumaschinen geparkt und gedreht hatten. Die Relevanz der Beobachtung ist: Disteln können auch da aus dem Boden kommen, wo sie weder Licht noch Sonne genießen konnten, weil sie offensichtlich andere organische Quellen für ihr Wachstum nutzen können.



Abb. 6 Spontanaufreten der Acker-Kratzdistel nach 30 Jahren Distelfreiheit.

Fig. 6 Spontaneous occurrence of the creeping thistle after 30 years of thistle absence.

Zur Regulierung von Pflanzen mit heterotrophen Aspekten in der Landschaft

In der vom Menschen unbeeinflussten Natur taucht die Acker-Kratzdistel sehr selten auf. Auf Sturmschäden im Wald oder an Schilfrändern kann man sie als Rohhumuszehrer interpretieren. In einem solchen Zusammenhang setzen sie sozusagen den dissimilatorischen Biomassefluss des Bodens fort und gehören von daher zur Homöostase des Standortes (ODUM, 1980). Wenn der überschwängliche Abbau organischer Substanz endet oder von Brennesseln, Himbeeren, Brombeeren, Holunder und anderen Eutrophiezeigern aufgenommen wird, gehen sie sofort zurück. Da von uns Gareschäden und Garezusammenbruch regelmäßig als Grundlage stärkerer Verunkrautung angetroffen werden (HEILMANN, 1999), sei auf das Stichwort „Gare“ kurz näher eingegangen. Ein Handbuch für den praktischen Landwirt widmet dem ein eigenes Kapitel und führt u.a. aus (DIECKMANN, 1943): „Wie gares Brot und ungarer Teig sich unterscheiden, so ist gares Land von totem, unfruchtbarem Boden verschieden... Oft ist der frische „Erdgeruch“ wahrnehmbar... Der Schwerpunkt der ganzen Feldbestellung liegt in dieser Gare und der Landwirt, der das nicht begriffen hat und nicht für die Gare sorgt, soll einen anderen Beruf ergreifen.“ Auch analytisch ist nachgewiesen (HEIJDEN et al., 1998), dass ein gut entwickeltes mikrobielles System im Boden Einflüsse auf Ertrag und Begleitpflanzen hat. Oft ist die unter die Garegrenze reichende Bodenbearbeitung Grundlage für starke Verunkrautung, weil der Boden mit seinen organischen Umsetzungen an die physiologischen Bodenschichten gebunden ist, Gare entwickelt sich bodentiefenabhängig unterschiedlich. Im Falle des unproblematischen Distelaufreitens ist zu wissen, dass die Bedeutung der herbstillen Assimilation als Grundlage des Frühjahrsriebes meist unterschätzt wird. Hier wie bei den drei anderen Typen gilt: nach der sommerlich-herbstlichen Ernte muss man den Boden mikrobiell umstimmen und in gute Gare verwandeln.

Auf den benutzten Schleimbegriff sollte kurz eingegangen werden. Da in Bodenkunde und Pflanzenernährung der Schleimbegriff nicht verankert ist, muss darauf hingewiesen werden, dass er pedologisch visuell zeigbar und analytisch erfassbar ist. Diese Bodenzonen verkleben eher und krümeln oder bröckeln nicht. Die waagrecht streichenden Rhizome von *C. arvensis* sind hier zu finden. Diese organische Bodenfraktion verstehen wir als Fraktion organischer niedermolekularer Verbindungen, welche mikrobiell leicht umsetzbar ist. Sie ist offensichtlich auch Grundlage für das in Distelflächen vermehrte Auftreten von Ackerschnecken aller Art. In einem Boden guter Gare sind alle organischen Verbindungen eher in Lebensformen gebunden und treten nicht frei auf.

Nicht nur mikrobiologische Fragen des stofflich-energetischen Übergangs müssen noch als offen angesehen werden. Auch die offene Frage des Biomasseflusses als Wachstumsfaktor stellt sich neu. Unter allen wichtigen Fragen von „Düngung“ als Ertragsfaktor ist erfahrungsgemäß eine wüchsige Vorfrucht der allerwichtigste Aspekt. Nach Konzepten der Nährstofftheorie sollte man wohl annehmen, eine starke Vorfrucht habe dem Boden mehr Nährstoffe, also Wachstumsgrundlagen entzogen. Nach standortphysiologischem Verständnis jedoch hinterlassen gut entwickelte Vorfrüchte immer auch mehr Ernteebenenprodukte wie Wurzeln oder Stroh, die in ihrer Umsetzung dann der Nachfrucht ertragserhöhend zugutekommen.

Das System mit dem Stoppelhobel (HEILMANN, 2007) erlaubt durch seine flache Arbeitsweise ein gareförderndes Bearbeitungssystem, bei welcher der bearbeitete Boden immer ausweichen kann, also geringem Druck ausgesetzt ist. Die stets offenporige Bearbeitungsgrenze fördert die ununterbrochene Atmungsfähigkeit der beteiligten Bodenzonen. Erfahrungsgemäß erübrigen sich damit jegliche besonderen Regulationsmaßnahmen von „Wurzelunkräutern“ wie Quecke, Distel, Winden, Ampfer oder Huflattich; das Bodensystem ernährt sie nicht mehr. Sicher hat bäuerliche (WEHSARG, 1954) und wissenschaftliche (HÄUBLER et al., 2004) Erfahrung strukturell weiter ihre praktische Bedeutung; sie wird aber vom Konzept der Berücksichtigung heterotropher Pflanzenwachstumsquellen profitieren. Insofern kann für die landwirtschaftliche Praxis die Frage der Übertragbarkeit des Musters „Reguliere einen Organismus durch Regulation seiner heterotrophen Quelle“ und seine Übertragbarkeit hinsichtlich der Acker-Kratzdistel als beantwortet angesehen werden.

Offene Fragen gibt es beim Ernährungsmodell der Acker-Kratzdistel. Einerseits besitzt sie eine vesikuläre arbuskuläre Pilzsymbiose (AMF) (HEINZEMANN und MOAWAD, 1992). Dieser Pilztyp gilt als nicht fähig, seinem Makrosymbionten organische Substanz zu vermitteln. Mycoheterotrophie als Parasitismus auf saprotrophen Pilzen ist im Pflanzenreich verbreitet (GARDES et al. 2002; FRANKE, 2007; PREISS und GEBAUER, 2008; COURTY et al. 2011). MERCKX (2013) geht davon aus, dass es keine Saprotrophie bei höheren Pflanzen gibt. Wieweit eine Assoziation der AMF mit saprotrophen Organismen wie *Fusarium* (GARCIA-ROMERA, 1998) oder Bakterien eine Rolle spielt, sollte klärbar sein. Der mikrobielle Forschungsbedarf bei der Acker-Kratzdistel als Leitunkraut ackerbaulicher Agrarsysteme muss als noch sehr groß angesehen werden.

Danksagung

Den Mitgliedern der BTQ, besonders dem Arbeitskreis Standortphysiologie, sei für die praktische Kooperation und der Abteilung für Bodenbiologie des Instituts für Bodenkunde und Standortslehre der Universität Hohenheim für die analytische und interpretatorische Zusammenarbeit ganz herzlich gedankt.

Literatur

- BIDARTONDO, M., B. BURGHARD, G. GEBAUER, T. BRUNS und D. READ, 2004: Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society London B* **271**, 1799-1806.
- COURTY, P.-E., F. WALDER, T. BOLLER, K. INEICHEN, A. WIEMKEN, A. ROUSTEAU und M.-A. SELOSSE, 2011: Carbon and Nitrogen Metabolism in Mycorrhizal Networks and Mycoheterotrophic Plants of Tropical Forests: A Stable Isotope Analysis. *Plant Physiology* **156**, 952-961.
- DIECKMANN, K., 1943: Schlipfs praktisches Handbuch der Landwirtschaft. Berlin, Paul Parey, 498 S.
- FRANKE, T., 2007: Miscellaneous Contributions to the Taxonomy and Mycorrhiza of AMF-exploiting Myco-heterotrophic Plants. Dissertation, Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München, 2007, 98 S.
- FRIEDRICH, A.S., 2005: Untersuchungen zu Kultivierung, Transformation und Fermentation von *Wolffia spec.* Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, 161 S.
- GARCIA-ROMERA, I., J.M. GARCIA-GARRIDO, J. MARTIN, S. FRACCHIA, M.T. MUJICA, A. GODEAS und J.A. OCAMPO, 1998: Interactions between saprotrophic *Fusarium* Strains and Arbuscular Mycorrhizas of Soybean Plants. *SYMBIOSIS* **24**, 235-246.
- GARDES, M., 2002: An orchid-fungus marriage – physical promiscuity, conflict and cheating. *New Phytologist* **154**, 4-7.
- HÄUBLER, A., A. VERSCHWELE und P. ZWERGER, 2004: Bedeutung von Stoppelbearbeitung und Fruchtfolge für die Regulierung der Acker-Kratzdistel (*Cirsium arvense*) im ökologischen Landbau. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Sonderheft* **XIX**, 563-572.

- HEIJDEN, M.V.D., J. KLIRONOMOS, M. URSIC, P. MOUTOUGLIS, R. STREITWOLF-ENGEL, T. BOLLER, A. WIEMKEN und I. SANDERS, 1998: Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**, 69-72.
- HEILMANN, H., 1999: Vom Umgang mit organischen Prozessen im Boden. *Ökologie und Landbau* 110, Bad Dürkheim, 10 – 15.
- HEILMANN, H., 2007: <http://btq-bundesverband.de/downloads/kurzanweisung-stoppehobel.pdf>.
- HEILMANN, H., 2011: Probiotische Aspekte des Auftretens der Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense* (L.) Scop) im Lichte eines ganzheitlichen Forschungsansatzes. In: Leithold, G.; K. Becker, C. Brock, S. Fischinger, A.-K. Spiegel, K. Spory, K.-P. Wilbois und U. Williges (Hrsg.): Band 1 des Tagungsbandes der 11. Wissenschaftstagung Ökologischer Landbau. Berlin, Verlag Dr. Köster, 244 – 247.
- HEILMANN, H., 2014: Zur Ökophysiologie des Auftretens von *Cirsium arvense*. *Julius-Kühn-Archiv* **443**, 218-224.
- HEINZEMANN, J. und A. MOAWAD, 1992: Schriftliche Mitteilung an Hartmut Heilmann vom 04.03.1992.
- HEYL-WEILBURG, 1937: Die Pflanzen. Landwirtschaftliche Lehrbuchreihe. 2. Teil. Berlin, Reichsnährstandsverlagsgesellschaft, 226 S.
- LIBBERT, E., 1993: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 5. Aufl. Jena, Gustav Fischer Verlag, 434 S.
- MARKL, J. und U. HAMPL, 1996: Bodenfruchtbarkeit selbst erkennen. Holm, Deukalion Verlag, 80 S.
- MERCKX, V., 2013 (ED.) Mycoheterotrophy - The Biology of Plants Living on Fungi (2013) Springer, New York, 358 S.
- ODUM, E. P., 1980: Grundlagen der Ökologie. Stuttgart, Thieme, 836 S.
- OGURA-TSUJITA, Y., G. GEBAUER, T. HASHIMOTO, H. UMAT, und H. YUKAWA, 2009: Evidence for novel and specialized mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic Mycena. *Proceedings of the Royal Society* **276**, 761-767.
- PREISS, K. und G. GEBAUER, 2008: A methodological approach to improve estimates of nutrient gains by partially mycoheterotrophic plants. *Isotopes in Environmental and Health Studies* **44**, 393-401.
- PRESSER, H., 2000: Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. Landsberg/Lech, ecomed-verlagsgesellschaft, 375 S.
- PROVOROV, N. und N. VOROBYOV, 2009: Interspecies altruism in plant-Microbe Symbioses: use of group selection models to resolve the evolutionary paradoxes. – in: Mycorrhizas – Functional Processes and Ecological Impact. Hrsg: Azcon-Aguilar, C. et al. Berlin Heidelberg, Springer, 17 – 31.
- STRASBURGER, B., 1971: Lehrbuch der Botanik. Jena, VEB Gustav Fischer Verlag. 842 S.
- WEHSARG, O., 1954: Ackerunkräuter. Berlin, Akademie – Verlag, 293 S.
- ZWARGER, P., 2001: Persönliche Mitteilung im Institut für Unkrautforschung der BBA Braunschweig 23.07.2001.