

# Ressourcenverfügbarkeit steuert Fruchtkörpereigenschaften von Pilzgesellschaften

HANS HALBWACHS & CLAUS BÄSSLER

HALBWACHS H, BÄSSLER C (2017) Resource supply controls fruit body traits of fungal communities. *Zeitschrift für Mykologie* **83/2**:357-363.

**Abstract:** The size of fruit bodies is a species-dependent fungal trait. It has been shown now that fungal communities in environments well-supplied with resources produce larger fruit bodies than those under resource-deprived conditions. At the same time, the intrinsic difference in the biomasses produced by saprotrophic and ectotrophic fungi persists. The latter are in average larger. Both guilds produce more fruit bodies under marginal conditions, a trade-off with regard to better economising resources. Resource deprivation also seems to affect spore traits in fungal communities: they become more elongate and, in ectomycorrhizal fungi, additionally larger. Both phenomena possibly increase dispersal fitness and survival under constrained conditions. Finally, further potential factors and associated research gaps are discussed.

**Keywords:** Fungi, fruit body size, productivity, nutrient supply, saprotrophic, ectomycorrhizal, elevational gradient

**Zusammenfassung:** Die Größe von Fruchtkörpern ist eine Arteigenschaft von Pilzen. Es wurde nun gezeigt, dass Artengemeinschaften in Habitaten mit guter Ressourcenverfügbarkeit durchschnittlich größere Fruchtkörper haben, als diejenigen unter Ressourcenmangel. Dabei bleibt der grundsätzliche Biomassenunterschied zwischen saprotrophen und Ektomykorrhizapilzen bestehen, letztere sind im Durchschnitt größer. Beide Gilden produzieren mehr Fruchtkörper unter marginalen Bedingungen und können so mit den Ressourcen besser haushalten. Ressourcenmangel wirkt sich auch auf Sporen aus: sie werden schmaler und bei ektotrophen Artengemeinschaften zusätzlich größer. Beide Veränderungen erhöhen möglicherweise die Verbreitungs- bzw. Überlebenschancen der Sporen unter kritischen Bedingungen. Abschließend werden weitere mögliche Einflussfaktoren und damit zusammenhängender Klärungsbedarf diskutiert.

**Stichwörter:** Fruchtkörpergröße, Produktivität, Nährstoffangebot, saprotroph, Ektomykorrhizapilze, Höhengradient

## Hintergründe

Jeder Feldmykologe kennt das, im Fichtenwald findet man eine andere Artenzusammensetzung, als im Buchen- oder Auwald. So weit, so trivial. Wenn allerdings gefragt wird, woran das liegt, hört man etwas über Habitat- bzw. Standortansprüche, die halt artspezifisch sind. Lass uns weiterbohren: welche Ansprüche sind das, und von welchen Faktoren werden sie gesteuert (Abb. 1)?

---

**Anschrift der Autoren:** Hans Halbwachs, Danziger Str. 20, 63916 Amorbach, korrespondierender Autor: [hans.waxcap@online.de](mailto:hans.waxcap@online.de); Claus Bässler, Nationalpark Bayerischer Wald, Freyungstr. 2, 94481 Grafenau, Tel. 08552-9600-157.



**Abb. 1:** Pilzwachstum bzw. die Ausbildung von Fruchtkörpern werden hauptsächlich durch anorganische und organische Bodenfaktoren beeinflusst (COOKE & WHIPPS 1993). Bei Ektomykorrhiza-Pilzen sorgen Begleitgehölze für die Versorgung mit Kohlenstoff (Zucker) (SMITH & READ 2008).  
Foto Keimling: M. HOFSTETTER (CC)

Zwar sind alle Bodenfaktoren wichtig, die Bodenchemie und die im Boden enthaltenen organischen und anorganischen Nährstoffe sind aber von besonderer Bedeutung. Habitate mit geringer Produktivität, also mit geringer Bildung pflanzlicher Biomasse im Jahresverlauf (Nettoprimärproduktion - NPP, siehe z.B. NENTWIG et al. 2009), sind naturgemäß ärmer an Nährstoffen, ein Umstand, der sich auf die pilzliche Artensammensetzung auswirkt (siehe z.B. SPOONER & ROBERTS 2005).

Pilze sind auf organische Bodenbestandteile angewiesen. Sie werden mit Hilfe von Enzymen aufgeschlossen und sind wesentliche Lieferanten für Kohlenstoff, vor allem für saprotrophe Pilze, aber auch für Stickstoff, Phosphor usw. (GRIFFIN 1996). Organisches Material stammt überwiegend von Pflanzen (Streu und Humusstoffe). Ektotrophe Pilze sind gegenüber den saprotrophen im Vorteil. Sie beziehen ihren Kohlenstoff in Form von Zuckern von ihren Wirten, so lange sie im Gegenzug v.a. genügend Stickstoff und Phosphor liefern (SMITH & READ 2008).

Man könnte insgesamt annehmen, dass weniger produktive Habitate Pilzgemeinschaften beherbergen, die weniger Biomasse incl. der Fruchtkörper bilden. Weil die saprotrophen Pilze nicht durch Symbiosepartner alimentiert werden, sollte der Effekt für sie deutlicher ausfallen.

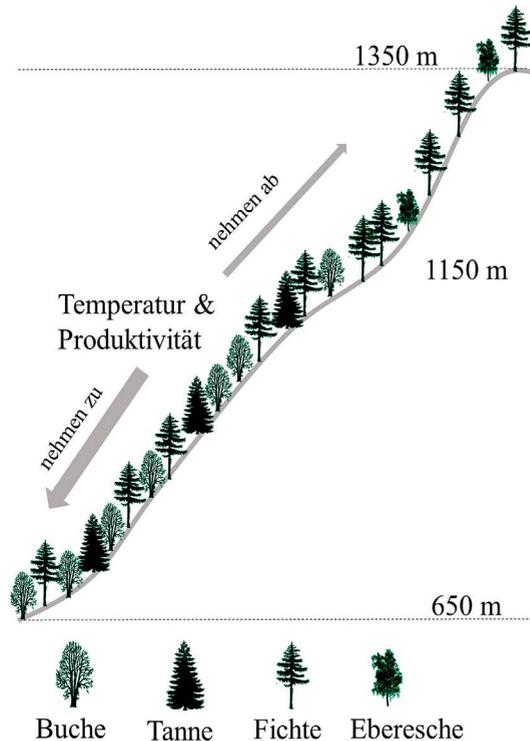
## Wohlgemährt = wohlbeleibt?

Sind diese Annahmen tatsächlich berechtigt? Pilze investieren nicht nur in einen Fruchtkörper, sondern viele Arten in mehrere und alle Arten in ihr Mycel. Das heißt, man müsste die gesamte produzierte Biomasse eines einzelnen Pilzes („Genet“) betrachten. Dies stößt aber auf praktische Schwierigkeiten, weil es zu Biomassen pro Genet nur für wenige Arten Daten verfügbar sind. Außerdem ist die Quantifizierung von Mycel recht aufwändig.

Als pragmatischer Ansatz bietet sich an, zunächst Fruchtkörpergrößen zu untersuchen, z.B. auf der Basis der Angaben in der Funga Nordica (KNUDSEN & VESTERHOLT 2012). Ideal wäre es, solche Untersuchungen unter kontrollierten Laborbedingungen durchzuführen, was aber an zwei Punkten scheitert. (1) Um statistisch signifikante Aussagen treffen zu können, benötigt man eine hohe Stichprobenzahl, die mit einem erheblichen zeitlichen und technischen Aufwand verbunden ist. (2) Die meisten Ektomykorrhiza-Pilze lassen sich nicht auf künstlichen Medien ziehen (SMITH & READ 2008).

In der ökologischen Forschung bedient man sich deshalb häufig natürlicher Gradienten („Gefälle“), also Habitatkorridoren, in denen sich die zu untersuchende Eigenschaft distanzabhängig  $\pm$  stetig verändert. Es bieten sich für viele Umweltfaktoren Berghänge als Höhengradienten an, z.B. für Temperatur (Abb. 2).

**Abb. 2:** Schematischer Geländeschnitt im nördlichen Bayerwald (nach WALENTOWSKI et al. 2006) (Baumsilhouetten chrisdesign.wordpress.com). Die mittleren Jahrestemperaturen betragen auf 650 m ca. 6,3°C und erreichen am höchsten Punkt lediglich 3,5°C. Die Bestandsdichte (lebende Pflanzen-Biomasse) nimmt ebenfalls von unten nach oben ab (350-150 m<sup>3</sup>/ha). Ab 1150 m herrschen Fichten vor, untermischt mit Ebereschen. Darunter Buchen, Tannen und Fichten (BÄSSLER et al. 2016).



In den Jahren 2009-2011 wurden auf dem dargestellten Höhengradienten alle Großpilze auf insgesamt 48 standardisierten Probeflächen erfasst. Das Ergebnis der statistischen Auswertung war eindeutig. Beide ökologische Gilden, Ektomykorrhiza- und saprobe Pilze, zeigten Artengemeinschaften mit kleineren aber zahlreicheren Fruchtkörpern auf den oberen Höhenstufen (BÄSSLER et al. 2016). Da der Bayerwald durchweg feucht ist und der Silikatboden überall sauer ist, bleibt als wahrscheinlichste Erklärung nur, dass Pilze mit größeren Fruchtkörpern eine gute Nährstoffversorgung benötigen, vor allem Kohlenstoff. Der Vorteil besteht vermutlich darin, dass große Pilze mehr Sporen produzieren können, weil sie über eine größere Hymeniumoberfläche verfügen und außerdem in der Regel langlebiger sind, als kleine Pilze. Kleinere Pilze können aber noch unter marginalen Bedingungen bestehen. Die Hypothese der Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung bildet ebenfalls der mittlere Größenunterschied zwischen den Gilden ab: ektotrophe Arten bilden größere Fruchtkörper als saprotrophe, zumindest in Nordeuropa (BÄSSLER et al. 2015). Ektomykorrhizapilze müssen keine Enzyme und Energie für die Gewinnung von Kohlenstoff investieren, sondern im Wesentlichen nur um Stickstoff und Phosphor aufzuschließen. Sie sind also größer, weil sie können!

### **Beeinflusst Produktivität auch Sporenmerkmale?**

Pilze in wenig produktiven Habitaten sollten weitere Anpassungen an lückenhafte Ressourcen hinsichtlich ihrer Ausbreitung zeigen. Dies betrifft die Bildung möglichst vieler Sporen, um die Verbreitungs- und Etablierungs-Chancen zu verbessern, und dies bei kleineren Hüten. HALBWACHS et al. (2017) haben festgestellt, dass die Sporen der Artengemeinschaften mit sinkendem Nährstoffangebot entlang des oben beschriebenen Höhengradienten elongater werden, und zwar bei beiden Gilden. Gleichzeitig, und unerwartet, werden Sporen von ektotrophen Pilzgemeinschaften mit steigender Höhe größer.

Wir interpretieren diese Ergebnisse so, dass einerseits die Packungsdichte elongater Sporen auf dem Hymenium größer wird, also mehr Sporen gebildet werden können. Andererseits sind große Sporen langlebiger, was für die Ektomykorrhizapilze gerade in einer ressourcenarmen Umgebung wichtig sein kann. Letztlich muss eine Wirtswurzel erst in die Nähe einer solchen Spore wachsen, damit Keimung und Besiedlung möglich werden (HALBWACHS & BÄSSLER 2015), was bei schütterem Bewuchs und hartem Klima, wie in den Höhenlagen des Bayerischen Waldes (Abb. 3), von besonderer Bedeutung ist.

### **Diskussion und Bilanz**

Unsere Schlussfolgerung, dass die Produktivität die Fortpflanzungseigenschaften von Großpilzen beeinflusst, scheint einerseits plausibel, andererseits sind direkte Witterungseinwirkungen im Höhengradienten zu bedenken. Im Untersuchungsgebiet fällt vor allem das Temperaturgefälle auf. Wie sich aber Temperatur direkt auf



**Abb. 3:** A - Dichter Urwald in den unteren Lagen des Bayerischen Waldes. B - Lichte Baumbestände in der Stresszone oberhalb ca. 1100 m. Fotos: A WILLOW (CC), B MOJMIR CHURAVY (CC)

ein pilzliches Artenspektrum auswirken kann, ist unklar. Man könnte argumentieren, dass Pilze als ektotherme Organismen bei niedrigen Temperaturen langsamer wachsen, so dass Arten mit kleinen Fruchtkörpern schneller zur Sporulierungsreife gelangen. Dies könnte dann von Vorteil sein, wenn das Fruktifizierungsfenster so klein ist, dass große Fruchtkörper nicht ausreifen könnten. In aller Regel ist aber die Ausbildung von solchen Fruchtkörpern auch bei niedrigen Temperaturen innerhalb weniger Tage abgeschlossen (HALBWACHS & BÄSSLER 2012). Klar ist hingegen, dass die Temperatur einen dominierenden Einfluss auf die terrestrische Pflanzenproduktivität hat, weil sie die Länge der Wachstumsaison kontrolliert und damit die Produktion von Biomasse (CHAPIN III et al. 2011). Hinzu kommt, dass mit zunehmender Höhe das Klima härter wird (Frost, Wind, Schneebruch usw.) und die Überlebenschancen von Gehölzen geringer sind, als in milderen Lagen. Dementsprechend ist im Bayerwald der Baumbestand wie beschrieben in den Höhenlagen relativ lückig und biomassenarm.

In alpinen und arktischen Habitaten tritt möglicherweise ein weiterer Faktor für die Ektomykorrhizapilze hinzu: Kleine Wirte, wie Zwergweiden oder Silberwurz (Abb. 4), haben eine kleinere Blatt-Gesamtoberfläche und können deshalb weniger photosynthetischen Zucker pro Zeiteinheit bilden. Es könnte demnach sein, dass Ektomykorrhizapilze in solchen Habitaten mit Artenkollektiven reagieren, die kleinere Fruchtkörper produzieren.

Ein weiterer Einflussfaktor wäre zu bedenken. Für Ektomykorrhizagemeinschaften könnte die fotosynthetische Aktivität der Wirte im Jahresverlauf relevant sein, also



**Abb. 4:** *Dryas octopetala*, die Weiße Silberwurz, ein wichtiger Wirt für Ektomykorrhizapilze in alpinen bzw. arktischen Habitaten. Foto: STEINSPLITTER (CC)

die Produktion von Zucker. Zu Beginn eines Jahres investiert ein Baum vorwiegend in das Wachstum von Trieben. Erst ab Jahresmitte beginnt ein Baum den gebildeten Zucker zunehmend in das Wurzelwachstum zu investieren (FORTIN & LAMHAMEDI 2009). Dieser Zucker kann dann auch von den Pilzen u.a. für die Fruchtkörperbildung genutzt werden. Es ist zu hinterfragen, ob sich die artenabhängige Phänologie der Fruktifizierung in der Fruchtkörpergröße widerspiegelt.

Ob Wirtsgröße, klimatische oder phänologische Einflüsse, es wird deutlich, dass es noch einige offene Fragen gibt, zu denen neue Studien erforderlich sind. Die Beobachtungen von Feldmykologen sind dabei eine unerlässliche Grundlage.

## Literatur

- BÄSSLER C, HALBWACHS H, KARASCH P, HOLZER H, GMINDER A, KRIEGLSTEINER L, GONZALEZ RS, Müller J, BRANDL R (2016) Mean reproductive traits of fungal assemblages are correlated with resource availability. *Ecology and Evolution* 6(2): 582-592.
- BÄSSLER C, HEILMANN-CLAUSEN J, KARASCH P, BRANDL R, HALBWACHS H (2015) Ectomycorrhizal fungi have larger fruit bodies than saprotrophic fungi. *Fungal Ecology* 17: 205-212.
- CHAPIN III FS, MATSON PA, VITOUSEK PM (2011) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.

- COOKE RC, WHIPPS JM (1993) *Ecophysiology of fungi*. Blackwell Scientific Publications.
- FORTIN JA, LAMHAMEDI MS (2009) Ecophysiology of sporocarp development of ectomycorrhizal basidiomycetes associated with boreal forest gymnosperms. In KHASA D, PICHÉ Y, COUGHLAN A: *Advances in mycorrhizal science and technology*. NRC Research Press, Ottawa: 161-173.
- GRIFFIN DH (1996) *Fungal physiology*. John Wiley and Sons, New York.
- HALBWACHS H, BÄSSLER C (2012) Hängt der Wachstumsverlauf der Fruchtkörper der Ektomykorrhizapilze vom Wirtsverhalten ab? Messmethode und erste Ergebnisse. *Zeitschrift für Mykologie* **78**(2): 211-223.
- HALBWACHS H, BÄSSLER C (2015) Wo die Liebe hinfällt oder Wie die Ektomykorrhiza-Spore ihre Wurzel findet. *Zeitschrift für Mykologie* **81**(2): 451-459.
- HALBWACHS H, HEILMANN-CLAUSEN J, BÄSSLER C (2017) Mean spore size and shape in ectomycorrhizal and saprotrophic assemblages show strong responses under resource constraints. *Fungal Ecology* **26**: 59-64.
- KNUDSEN H, VESTERHOLT J (2012) *Funga Nordica Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen.
- NENTWIG W, BACHER S, BRANDL R, LAY M (2009) *Ökologie Kompakt*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH.
- SMITH SE, READ DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press.
- SPOONER BM, ROBERTS PJ (2005) *Fungi*. Harper UK.
- WALENTOWSKI H, EWALD J, FISCHER A, TÜRK W (2006) *Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns: ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz*. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Verlag Geobotanica, Freising.



**Hans Halbwachs**

Besondere Interessen: Technische Methoden in der Pilzforschung (Pilzphysiologie, Umweltmesstechnik, Labortechniken); Ökologie der Pilze, v. a. Saftlinge und Mykorrhizapilze



**Claus Bässler**

Zuständig im Nationalpark Bayerischer Wald für die mykologische Forschung.  
Schwerpunkt: Ökologie der Pilze



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.  
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

[www.dgfm-ev.de](http://www.dgfm-ev.de)

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**  
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**  
(Name der Hefreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**  
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**  
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [83\\_2017](#)

Autor(en)/Author(s): Halbwachs Hans, Bässler Claus

Artikel/Article: [Ressourcenverfügbarkeit steuert Fruchtkörpereigenschaften von Pilzgesellschaften 357-363](#)