©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Lebensformen der Pilze

Von Harald Riedl

(Naturhistorisches Museum Wien, Botanische Abteilung)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Oktober 1970 durch das k. M. Rechinger)

Abstract:

The Life Forms of Fungi. A life form-system of fungi is proposed on the basis of longevity of the fungus as a whole or its various stages of development. This longevity is evident from morphological criteria that are in close connection with the sensitivity against environmental influences. For practical purposes a system of physiognomic types of fungi as well as a life-form-system of lichenized fungi are given.

Der Begriff der Lebensform, dem wir unter dieser Bezeichnung zum erstenmal bei Warming (1895) begegnen, der aber auf weit ältere Wurzeln zurückgeht, besteht als unabhängiges Gegenstück neben dem morphologischen Formbegriff und wurde von den verschiedenen Autoren im Laufe der Zeit in sehr verschiedener Weise verwendet. Der Deutung der Lebensformen als physiognomische Typen, wie sie etwa erstmals Humboldt (1806) unterschieden hat, stehen Auffassungen gegenüber, die darunter die Gesamtheit der Anpassungsmerkmale im Sinne von Nägeli (1884) oder auch nur die vegetativen Wuchsformen, also einen bestimmten Teil der Sproßmorphologie, vor allem aber die Anpassungsformen an bestimmte Klimaverhältnisse nach Art der Überdauerung der ungünstigen Jahreszeit verstanden wissen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wollen. DU RIETZ (1931) hat die verschiedenen Typen von Lebensformensystemen einander gegenübergestellt, und ich verweise auf seine Zusammenfassung der älteren Literatur für genauere Information. Seither sind wohl noch kleinere Veränderungen vorgenommen worden, und besonders IVERSEN (1936) ist weitgehend neue Wege gegangen. Alle diese Systeme haben entweder überhaupt nur die Blütenpflanzen — bestenfalls unter Einschluß der Pteridophyten die Cormophyten — berücksichtigt oder aber die Thallophyten in einer Einheit subsummiert bzw. die größeren systematischen Gruppen, wie Flechten, Pilze und Algen, als getrennte Einheiten behandelt. Dieses Vorgehen ist nicht ganz berechtigt. Für die Moose hat dies vor allem MÄGDEFRAU (1969) folgerichtig erkannt und ein System der Lebensformen von Laubmoosen publiziert. Auf keinen Fall kommt man damit aber der Stellung der Pilze im Vegetationsganzen näher. Ihre besondere Lebensweise, die Größenordnung eines wesentlichen Teiles der Arten, die sie zumindestens einer eigenen Synusie (GAMS 1918) zuweist, und die Substrate, die sie bewohnen, sprechen ebenso für ihre Sonderstellung wie jene Merkmale, die dazu geführt haben, daß man gelegentlich schon nicht ohne Grund die Frage aufgeworfen hat, ob sie überhaupt zu den Pflanzen gerechnet werden sollen, siehe z. B. MARTIN (1955). Es ist nicht leicht, ihre außerordentliche Vielfalt in Gestalt und ökologischem Verhalten in eine notwendig verhältnismäßig geringe Zahl von Gruppen zu gliedern, und das hier gebotene Schema ist dementsprechend provisorisch und sicherlich mit vielen Mängeln behaftet. Ich möchte es daher in erster Linie als Diskussionsbasis verstanden wissen und verzichte auch darauf, an dieser Stelle die ganze ausgedehnte Literatur zur Frage der Lebensformen im allgemeinen in Hinblick auf die hier gezeigte Problematik zu erörtern. Für die einzelnen Gruppen des angenommenen Systems werden markante Beispiele genannt werden, eine detaillierte Analyse unter Heranziehen einer viel größeren Anzahl von Pilzarten kann aber erst Aufgabe der Zukunft sein. Ich bin für Anregungen aller Art dankbar, die sich aus der Anwendung meines Systems bei praktischer Arbeit ergeben.

Eingangs seien nur die wichtigsten der hier angenommenen Definitionen mitgeteilt, auf die sich mein System gründet und die meine persönliche Einstellung zu dem Fragenkomplex widerspiegeln. Ich betrachte als Lebensform die besondere Entfaltungsweise in Raum und Zeit (wie etwa die Art der Entfaltung von Baumkronen, die von ELLENBERG und MÜLLER-DOMBOIS 1966 auch als Ergänzung des RAUNKIÆRschen Lebensformensystems

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

verwendet wird), in der sich eine archetypische Art der Auseinandersetzung mit der Umwelt ausdrückt. Das bedarf einer eingehenderen Erklärung: Pflanzen allgemein und auch Pilze unterscheiden sich von Tieren vor allem auch dadurch, daß sie auf bestimmte Reize der Umwelt mit Wachstumsvorgängen antworten, während bei Tieren an Stelle von diesen aktive Handlungen eines Körpers mit vorgegebener Form, Lage- und Größenbeziehung seiner Organe und demzufolge zeitlich beschränktem Wachstum der Teile treten. Während die Gestalt der Tiere in der räumlichen Aufeinanderfolge von Organen in bestimmter Lage und mit bestimmter Größe fixiert ist, besteht bei den grünen Pflanzen schon eine weitgehende Freiheit in der Zahl, Größe und Lagebeziehung der Teile, doch bleiben noch immer verschiedene Korrelationen konstant. Bei den Pilzen gibt es eine fixierte Gestalt überhaupt nur im reproduktiven Bereich, während die morphologischen Elemente des vegetativen Myzels, die ihrer Funktion nach verschieden ausgebildeten Hyphenkammern, die an die Stelle von echten Zellen treten, in ihrer Abfolge fast ausschließlich von Außenfaktoren bestimmt werden. Anders ausgedrückt: alle Teile des tierischen Körpers haben eine annähernd gleichlang andauernde Wachstumsperiode, in der sich die adulte Gestalt der betreffenden Art entwickelt. Bei grünen Pflanzen über der Algenstufe gibt es neben Organen mit fixierter Gestalt und begrenztem Wachstum (vor allem den Blättern) solche mit zwar nicht unbegrenztem, aber doch von Individuum zu Individuum je nach den Außenbedingungen und vielleicht auch inneren, physiologischen Ursachen recht verschiedenartigem Wachstum (die Mehrzahl der Wurzel- und Sproßorgane im vegetativen Bereich). Bei den Pilzen ist das Wachstum des gesamten vegetativen Abschnitts während der Lebenszeit eines Individuums, das Fehlen äußerer Hindernisse vorausgesetzt, praktisch unbegrenzt. Die Art der Wachstumsvorgänge, die bei Pflanzen einschließlich der Pilze auf bestimmte äußere Einwirkungen hin einsetzen, sind artspezifisch, doch gibt es nur eine begrenzte Anzahl von Grundtypen, was zu konvergenten Erscheinungen führt. Wo periodische Einwirkungen der Umwelt zu erwarten sind, kommt es auch meist zu periodischen Entwicklungsprozessen der Organismen. Jeglicher Lebens- und Wachstumsprozeß umfaßt neben der räumlichen auch eine zeitliche Komponente. Wir können daher die besondere Eigenart eines Organismus nur in seiner Zeitgestalt begreifen. Diese aber ist auf folgende Faktoren zurückzuführen: 1. die spezifische Organisation, deren Erhaltung durch das Genom, das in der Zygote dem Individuum mitgegeben wird, garantiert ist,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die aber die einzelnen Genwirkungen durch ihre „over all-Wirksamkeit" überlagert (siehe z. B. WARDLAW 1965). Das Wesentliche dieser Organisation ist, daß sie überindividuelle Bedeutung hat und erkannt wird, indem man alle individuellen Besonderheiten außer acht läßt. Dies sei nebenbei auch allen Kritikern der sogenannten idealistischen Morphologie gegenüber betont, die sich nur an konkrete Tatsachen halten wollen und in der Annahme von Archetypen rein gedankliche Konstruktionen ohne Realität sehen: wenn ich eine Art definiere, so gebe ich damit einen idealen Typus an, befreit von allen Zufälligkeiten, da es nicht zwei Individuen gibt, die einander völlig gleichen. Ihren Ausdruck findet sie in der allen Individuen gemeinsamen Organisation.

2. Die individuellen Wirkungen von Genen, die innerhalb einer Art in einem bestimmten Allel oder mehreren unterschiedlichen Allelen je nach ihrem Molekularbau in Aktion treten.

3. Die Umwelteinwirkungen, von denen der individuelle Phänotyp abhängt.

Der Grad der Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren hängt seinerseits von der spezifischen Organisation ab und wirkt sich auch, was viel zu wenig beachtet wird, im äußeren Erscheinungsbild aus. Die Wirksamkeit des Einflusses vorausgesetzt, gibt es gleichfalls von der Organisation bedingte Reaktionsnormen, die über das ganze Pflanzenreich hin in geringen Abänderungen immer wiederkehren. Beeinflußbarkeit und Reaktionsnorm bilden eine in der Zeitgestalt durch ständige Wechselwirkung zusammengehaltene Einheit, die nur in der begrifflichen Analyse zergliedert wird.

Nach dem Grad der Beeinflußbarkeit können wir nach den Extremen zwei Typen unterscheiden, die aber in der Natur durch alle Übergänge verbunden sind:

1. Umweltoffener Typus: im Erscheinungsbild erkennbare Einrichtungen zur Reizaufnahme zahlreich vorhanden.

2. Umweltverschlossener Typus: Einrichtungen zur Reizaufnahme weitgehend unterdrückt.

Als rein empirisch gewonnener Befund läßt sich sagen, daß in der Regel umweltoffene Typen kurzlebiger sind als umweltverschlossene, doch gilt das nur relativ zum organisationsbedingten durchschnittlichen Lebensalter kleiner oder größerer systematischer Gruppen. Typisch umweltoffene Arten von Pilzen entfalten im Lauf ihres kurzen Lebens außerordentlich starke chemische Aktivität, weshalb sie auch als Hochleistungsformen bezeichnet werden können.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei den Reaktionsnormen gibt es ebenfalls zwei extreme Gegensätze: Formen, die in bestimmter, organisationsbedingter Weise auf (vorwiegend ungünstige) äußere Einflüsse reagieren, und solche, die sich ungünstigen äußeren Einflüssen entziehen.

Diese Unterscheidung ist nur dort sinnvoll, wo die Einflüsse vorhersehbar sind. Bei höheren Pflanzen sind die Jahreszeiten als periodische Erscheinungen der gemäßigten Zonen das auffälligste Beispiel. Lebensformensysteme, die auf der Art der Überdauerung ungünstiger Perioden beruhen, wie das RAUNKIÆRsche, verwenden dieses Prinzip zur Gliederung. Bei Pilzen sind sowohl periodische Erscheinungen, die durch das Klima bedingt sind, wie etwa die Jahreszeiten, als auch Zyklen der Substratvergiftung und schließlich die nicht periodisch wiederkehrenden, aber jederzeit möglichen Trockenzeiten wirksam. Eine weitere Unterteilung ergibt sich aus der Art der Reaktion.

Wir können also die Lebensform als die durch Beeinflußbarkeit und Reaktionsnorm auf der Basis der genotypisch verankerten, aus der systematischen Stellung der betreffenden Art resultierenden Organisation geprägte Gestalt definieren. In dieser Definition werden nahezu alle Gesichtspunkte bestehender Lebensformensysteme zusammengefaßt. Neu wurde der gestaltliche Ausdruck der Beeinflußbarkeit eingeführt, den ich einstweilen freilich nur für Pilze, nicht auch für Blütenpflanzen beschreiben kann. Hier sollen kurze Andeutungen genügen, eine genaue Analyse der in Frage kommenden Phänomene fällt ins Gebiet der Biophysik. Gehen wir von einer altbekannten Erscheinung aus: dickschalige Samen brauchen längere Zeit, bis sie zur Keimung gelangen, als dünnschalige. Dies beruht einerseits darauf, daß die der Keimung vorausgehende Quellung durch Abhalten der Feuchtigkeit stark verzögert wird — der durch die Wasseraufnahme und Quellung bedingte Reiz setzt erst später ein, geringe Flüssigkeitsmengen genügen für die Auslösung unter Umständen überhaupt nicht —, andererseits kann der Keimling die Samenschale nur schwer sprengen. Wir können in gleicher Weise bei Pilzhyphen annehmen, daß Dickwandigkeit ein Hinweis auf einen höheren Grad von Umweltverschlossenheit ist. Abgerundete, sich der Kugelgestalt nähernde morphologische Elemente sind durch die geringere Oberfläche Reizen weniger ausgesetzt, auch deuten sie auf höhere Viskosität des Plasmas hin, was gleichfalls die Reaktionsfähigkeit herabsetzt. Speziell Strahlungsreize werden durch dunkle Färbung geschwächt, die häufig mit Dickwandigkeit gekoppelt auftritt. Die physiologische Erklärung ist einfach: Durch dicke Zellwände können Stoffwechselendprodukte schwerer diffundieren, sie werden

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

daher als mutmaßlich melanin-artige Substanzen in der Zellwand deponiert. Schließlich ist ein in das Substrat eingesenktes Organ immer stärker von der übrigen Umwelt isoliert als ein oberflächliches, sofern die Bedingungen im Substrat selbst einigermaßen konstant sind, also etwa in totem Holz. Im vegetativen Bereich spiegeln die einzelnen Wuchsformen diese Gegensätze wider. Der Wuchsformbegriff fällt hier teilweise, aber nicht immer mit dem Lebensformenbegriff zusammen. Ein System der wichtigsten Wuchsformen bei Pilzen sei im folgenden gegeben (unter teilweiser Anlehnung an LANGERON und VANBREUSEGHEM 1952, 1965):

I. Pilze mit Hyphen:

A. Keimhyphen: hyalin, ± unseptiert.

B. Fädige Hyphen erwachsener Myzelien (Reihenfolge von kurzlebigen zu Dauerformen).
   1. Feine, luftmyzelartige, langzellige, meist hyaline Hyphen.
   2. a) Langzellige, hyaline Hyphen (oder Hyphen unseptiert).
      b) Langzellige, gefärbte Hyphen.
   3. a) Kurzzellige, hyaline Hyphen.
      b) Kurzzellige, gefärbte Hyphen.
   4. Torulöse Hyphen, meist gefärbt, Übergang zu D. 1.

C. Unseptierte Hyphen mit periodischen Einschnürungen (von *Leptomitus lacteus*).

D. Knäuelform (typisch meist Dauerformen).
   1. Fumagoide Hyphen: aufgelöst in Hypnozysten.
   2. Sklerotien.
   3. Hyphenknäuel in Pilztumoren.

E. Koralloide Hyphen als Anpassung an besondere Lebensbedingungen.
   1. Rhizoiden der Phycomyzeten.
   2. Koralloide Absorptionshyphen von Parasiten.
   3. Palmetten.

F. Vermutlich abnorme Hyphenformen.
   1. Knotige Hyphen.
   2. Schlängelige Hyphen.
   3. Blasenhyphen (normal in fleischigen Basidiomyzetenfruchtkörpern).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

II. Hefeform:

Als Individuen kurzlebige Formen meist in chemisch ungünstigen Substraten, wo es sich nicht um die einzige, erblich festgelegte Form handelt. Die Überdauerung ist durch rasche Vermehrung der Einzelzellen gewährleistet.

1. Echte Hefeform: es gelangt kein Myzel zur Ausbildung.

2. Sproßmyzel.

(III. Mosaikpilze).

Vor allem in fruktifikativen Bereich kommt es durch Verbindung der Hyphen in Geflechten zur Bildung zusammengesetzter Strukturen, die ihrerseits dem einen oder dem anderen Typus entsprechen können. Ich unterscheide dabei vier Grundformen, die aber, ebenso wie die Formen des vegetativen Abschnitts, meist in verschiedenartigen Kombinationen auftreten:

1. Ständertyp: umweltoffen, häufig kurzlebig.

2. Krustentyp: oft an Grenzflächen (siehe Erklärung weiter unten), offen, je nach den aufbauenden Elementen kurz- oder langlebig.

3. Konsolentyp: halb geschlossen, je nach den aufbauenden Elementen kurz- oder langlebig.

4. Kugeltyp: umweltverschlossen, überwiegend relativ langlebig.

Die Typen können durch Färbung und Ausbildung ihrer morphologischen Elemente nach den für den vegetativen Abschnitt angegebenen Ausprägungen in verschiedener Weise variiert und mehr nach der einen oder der anderen Seite verschoben werden. Das Extrem des umweltoffenen Typus ist ein säulen- oder ständerartiger Fruchtkörper aus parallellaufenden, langzelligen, hell gefärbten oder hyalinen Hyphen. Das Extrem des umweltverschlossenen Typus ist ein kugeliger, dunkler Fruchtkörper aus einem Pseudoparenchym mit dickwandigen Hyphenkammern. Die Lebensdauer dürfte dazu in der entsprechenden Relation stehen. Der Krustentyp überzieht die Oberfläche des Substrates. Die umweltoffenen, relativ kurzlebigen spinnwebigen, häutigen oder dünn wachsartigen Formen leben gewöhnlich an Grenzflächen etwa zwischen einem toten Ast und der Luft oder einem toten Ast und dem Erdboden, an denen sich ein feiner Flüssigkeitsfilm gebildet hat (*Tomentella*, *Mollisia*). Sie sind daher ökologisch weitgehend spezialisiert, da sie hohe Feuchtigkeitsansprüche haben

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und als ihr unmittelbarer Lebensraum zumindestens zeitweise eben dieser Flüssigkeitsfilm anzusehen ist. Bei größerer Trockenheit ist vor allem durch dickerwandige Hyphen in kompakter Lagerung ein längeres Überdauern gewährleistet, der Typus ist durch die enge Bindung an das Substrat weniger Reizen ausgesetzt als der Ständertypus. Konsolenförmige Fruchtkörper lassen sich aus krustigen durch Abheben der Ränder ableiten, die Fruchtschicht ist aber stärker vor Umwelteinflüssen geschützt, da sie nach unten gerichtet ist, also gegen das Substrat und nicht gegen den unruhigeren freien Luftraum.

Kombinationen sind vor allem dadurch möglich, daß die Gesamtausprägung eines Fruchtkörpers stärker der einen, die der ihn aufbauenden Hyphenelemente stärker der anderen Seite entspricht. Eine zusätzliche Kombinationsmöglichkeit ergibt sich durch die Zusammenfassung von Fruchtkörpern in Stromata.

Für Hyphomyzeten gelten die gleichen Kriterien wie für vegetatives Myzel, wenn die Konidienträger nicht zu irgendwelchen Verbänden zusammengefaßt sind, oder Kombinationen mit Fruchtkörpertypen.

Um die Typen sowie Übergänge und Kombinationen deutlich zu machen, seien einige Beispiele angeführt: Der reine Ständer findet sich etwa bei den zarten Fruchtkörpern von *Typhula* und verwandten Clavariaceen-Gattungen, aber auch die Koremien von *Isaria* gehören hierher. In beiden Fällen sind die aufbauenden Hyphen überdies noch langzellig, hell und dünnwandig. Eine Abschwächung durch dunkle Färbung findet sich etwa bei dem Hyphomyzeten *Periconia*, durch dunkle Färbung, vielfach kurze und etwas dickwandige Kammern und durch mikrosklerotienartige Ausbildung der Konidien (im weiteren Sinne) bei den Ketten von *Alternaria*. Hier haben wir Ständerform des gesamten Fruktifikationsapparates, Kugelform auf der Ebene der Hyphenkammer. Zur Ständerform können auch einige Ascomyzeten gerechnet werden, so die *Geoglossum*-Arten, abgeschwächt etwa *Morchella*. Discomyzeten mit langem Stiel und kleiner, kelchartiger Scheibe sind noch am besten hier unterzubringen, obwohl besonders in den Jugendstadien eine Kombination mit der Kugelform üblich ist; bei großen, gestielten Formen haben wir hingegen eine Kombination mit dem krustigen Typus vor uns. Beispiele für die reine Krustenform bei relativ kurzlebigen Grenzflächenbewohnern bilden unter den Ascomyzeten Ascocorticium oder die bereits erwähnte *Mollisia*, unter den Basidiomyzeten *Tomentella*, während

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bei *Irpex* eine deutliche Kombination zwischen Krustenform des gesamten Fruchtkörpers und Ständerform des Hymenophors vorliegt. Langlebige Vertreter haben etwa *Peniophora* und *Stereum*. Die Konsolenform ist charakteristisch für alle Pilze mit resupinaten Fruchtkörpern, rein vor allem bei manchen *Telephora*-Arten und verschiedenen Polyporeen. Die Röhren bedeuten bei diesen im wesentlichen eine Oberflächenvergrößerung zur Unterbringung zahlreicher Basidien zusammen mit einer Schutzfunktion. Die Basidien selbst entsprechen übrigens dem Ständertypus ebenso wie die Asci dem Kugeltypus im weitesten Sinne als ein allseits umschließender Schutz für die Sporen. Freilich kommt die Ständerform der Basidien erst relativ spät zur Geltung, da die Sporen zuerst ja auch endogen gebildet und sodann mit einem Teil der Basidienwand abgetrennt werden. Überwiegend finden wir bei den Konsolen-Fruchtkörpern Dauerformen, am extremsten bei *Fomes*, am wenigsten bei *Polyporus* selbst (was neuerdings auch in seinem systematischen Anschluß an die *Agaricales* nahe den Boletaceen zum Ausdruck kommt). Die Ausbildung der Hyphen entscheidet allein über die Überdauerungsfähigkeit. Eine Kombination Ständer—Konsole mit Ständern als Hymenophor finden wir bei einigen Hydnaceen und *Pseudohydnum gelatinosum*. Die wichtigste und bekannteste Kombination sind aber die Fruchtkörper der meisten *Agaricales*. Die Kugelform vertreten rein die meisten Pyrenomyzeten und Sphaeropsideen. Daß es auch dabei allein durch die Ausbildung der Hyphen relativ kurzlebige Typen gibt, zeigen manche Lycoperdaceae, obwohl etwa die äußere Hülle von *Calvatia*-Fruchtkörpern lange Zeit überdauern kann. Eine interessante Kombination aus Kugel und Ständer in der Gesamtform mit Kugelform der Peridiolen bildet *Pisolithus*, während der Fall der Nidulariaceen erst näher zu untersuchen ist. Die umweltverschlossenen Eigenschaften der Kugelform werden bei den meisten stromatischen Pyrenomyzeten noch wesentlich gesteigert. Eine Kombination von Kugel und dauerhafter Kruste sind die Trüffeln und einige *Plectobasidiales* nach der geschlossenen, die Becher der Groß- und zahlreicher Kleindiscomyzeten nach der offenen Seite hin, wobei in der Jugend die Kugelkomponente stärker zum Ausdruck kommt. Am Einzelfruchtkörper sind Kugel- und Ständertypus bei den Ceratostomaceen verbunden, bei denen der verlängerten Mündung bei der Sporenverbreitung besondere Bedeutung zukommt. Ähnliche Bedeutung als „Öffnung" gegenüber der Umwelt dürften die Borsten um die Mündungen mancher Perithezien und perithezienartiger Fruchtkörper (*Pyrenophora*) und am ganzen Fruchtkörper (*Trichosphaeria*)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

haben. Durch lebhafte Farben und lange, dünnwandige Hyphenkammern nehmen die Fruchtkörper der *Nectriales* eine Übergangsstellung ein. Lecanorale Apothezien nicht lichenisierter Discomyzeten haben durch die dunkle Färbung und gelegentliche Kurzzelligkeit mit dicken Wänden besonders der Deckgeflechte Anteil an der Krustenform mit den reifen Gesamtfruchtkörpern, an der Kugelform durch die morphologischen Elemente und Jugendformen. Kombinationen von Ständer und Kugel sind etwa noch *Calicium* und *Tulostoma*, wobei es schwer ist anzugeben, welcher Typus der primär für den Lebensablauf bestimmende ist. Die Charakterisierung ist hier bewußt eine sehr grobe und das System bei detaillierten Untersuchungen zweifellos einer Verfeinerung fähig, doch soll an dieser Stelle mittels der Beispiele nur eine erste Anregung gegeben werden.

Als zusätzliches Kriterium für die einzelnen Typen, von besonderer Bedeutung vor allem bei Ständer- und Konsolenform mit ihren Kombinationen, aber auch bei Bechern und gelegentlich bei kugeligen Typen ist die absolute Größe als Maß dafür, wie weit sie sich vom Substrat abheben. Möglicherweise wird man auch für die stark schleimigen Formen ihrer besonderen physikalischen Eigenschaften wegen in Zukunft eine eigene Gruppe schaffen müssen, in erster Linie also für Tremellaceen und Dacrymycetaceen, ferner *Atichia*, die sich von der Hefeform im vegetativen Teil ableiten lassen. Die Problematik dieser Form wird besonders bei der Besprechung des Individualitätsproblems zum Ausdruck kommen.

Alle hier aufgezeigten Gesichtspunkte müssen bei der Aufstellung eines Lebensformensystems nach der oben gegebenen Definition ihren Ausdruck finden. Wie dies bereits DE CANDOLLE (1818) erkannt hat, spielt die Art der Überdauerung eine besonders große Rolle, doch wurde diesem Umstand bisher nur für Blütenpflanzen Rechnung getragen. Dabei muß zumindest ein Problem angedeutet werden, dessen Lösung weit über das Ziel des vorliegenden Versuchs hinausreichen würde, nämlich das Problem der Individualität im Zusammenhang mit der Frage individueller und überindividueller Überdauerung. Wenn ein Pilz Sporen bildet und die Sporen vermögen als einziges Organ längere Zeiträume zu überdauern, so handelt es sich um keine Überdauerung im üblichen Sinn, sondern um den davon verschiedenen Akt der Fortpflanzung. Bei allen höher organisierten Formen geht dieser Fortpflanzung eine ganze Reihe zytologischer und morphogenetischer Prozesse in bestimmter Aufeinanderfolge voraus. Die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hauptrolle spielt dabei der Sexualakt oder ein davon durch Reduktion abgeleiteter Vorgang. Im Falle der Konidienbildung ist die Entscheidung ähnlich einfach. Wir haben es hier mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu tun im Unterschied zur sexuellen, die bei Pilzen durch Parasexualität oder Apomixis ersetzt sein kann. Konidien sind morphologisch spezialisierte Fortpflanzungseinheiten, die keinem anderen Zweck dienen als der Vermehrung. Schwieriger wird der Fall bereits bei den Arthrosporen, bei denen morphologisch nicht unterschiedene Hyphen in ihre Zellen zerfallen und jede Zelle daher sekundär zur Fortpflanzungseinheit wird. Wir haben es hier mit somatischen Zellen eines Individuums zu tun, die zur Bildung neuer Individuen verwendet werden. Chlamydosporen stellen einen ähnlichen Fall dar: bei der Chlamydospore, die abgerundet und dickwandig ist, erhebt sich schon die Frage, ob man sie als ein Fortpflanzungs- oder ein Überdauerungsorgan bezeichnen soll. Eine Vermehrung ist hier mit der Fortpflanzung meist nicht mehr verbunden. Die brauchbarste Analogie scheint die zur tierischen Zyste. Der nächste Schritt ist der zur Bildung von fumagoidem Myzel oder Hypnozysten (CHIPPINDALE 1929), die scheinbar schon eher Überdauerungsformen darstellen. Wo aber hört hier ein Individuum auf und beginnt das nächste, wenn einmal der Zusammenhang durch anders geartete Hyphen unterbrochen ist? Das gleiche Problem stellt sich etwa bei Zwiebelgeophyten unter den Blütenpflanzen. Im vorigen Jahrhundert wurde dieses Problem mehrmals aufgegriffen, doch ist es aus der neueren Literatur nahezu völlig verschwunden. NÄGELI (1856) entscheidet sich etwa dafür, ein hierarchisches System der Individualitäten vom Atom bis zum Weltganzen anzunehmen, wobei der geläufige Begriff des Individuums nur eine Stufe darstellt. Um die Annahme einer gestuften Individualität wird man wohl nicht ganz herumkommen, und in vielen Fällen wird eine künstliche Grenze gezogen werden müssen, wie das zwischen Arten schon lange der Fall ist. Ich spreche in dieser Arbeit von individueller Überdauerung dann, wenn mit der Überdauerung keine Ortsveränderung und häufig auch keine Vermehrung verbunden ist, doch wird es immer Zweifelsfälle geben. Die Grenzen sind eben einmal fließend. Rein theoretisch halte ich für ein Individuum alles das, was der Intention nach eine Ganzheit darstellt, die durch eine übergelagerte Organisation mit korrelierter Steuerung ausgezeichnet ist. Diese Kriterien sind aber in der Praxis meist nicht nachzuprüfen und die Anwendung des meines Erachtens notwendigen Begriffs der Intentionalität ist in der Biologie noch weitestgehend umstritten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Entwurf eines Lebensformen-Systems der Pilze

I. Monozyklische Entwicklung:

Die Entwicklung wird in einem Zyklus abgeschlossen, der mehrere Stadien in regelmäßiger oder unregelmäßiger Aufeinanderfolge, die untereinander gleichartig oder ungleichartig sein können, umfaßt oder auch nur ein Stadium bildet. Ein einziger Zyklus ist dann gegeben, wenn das Individuum in seinem Ablauf nie auf ein oft nur eine einzige oder wenige Zellen umfassendes Dauerstadium reduziert wird, das sich annähernd einer Spore oder vegetativen Fortpflanzungseinheit (Konidie usw.) vergleichen läßt.

1. Monophasische Entwicklung:
   Es besteht keine Trennung in vegetative und fruktifikative Phase, die Fortpflanzungsorgane stellen einen Teil eines morphologisch einheitlichen Organismus dar und sind nicht an Fruchtkörper oder sonstige spezialisierte Strukturen gebunden.

   a) Unicellulares (Einzeller):
      Der gesamte Vegetationskörper besteht aus einer einzigen Zelle, die beim Übergang in das Fortpflanzungsstadium in ein Sporangium umgewandelt wird. Beispiele: einzellige Archimyzeten und Phycomyzeten.

   b) Ephemere:
      Kurzlebige Fadenpilze. Beispiele: verschiedene aquatische Phycomyzeten, z. B. *Leptomitus*.

   c) Hefen

   [d) Mycelia sterilia]

2. Di- oder pleiophasische Entwicklung:
   Es besteht eine Trennung in vegetative und fruktifikative Phase, wobei aber das Eintreten in diese eine weitere Entwicklung im vegetativen Bereich nicht ausschließt. Alle oder ein Teil der möglichen Fortpflanzungsorgane sind an Fruchtkörper oder sonstige spezialisierte Strukturen gebunden.

   A. Monocarpe Entwicklung:
      Es kommt nur eine einzige Fortpflanzungsform vor.
      a) Monocarp-Ephemere:
         Weder im vegetativen, noch im generativen Abschnitt sind Bildungen vorgesehen, die ein längeres Überdauern

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

des Organismus gewährleisten. Beispiele: *Laboulbeniales*, *Aspergillales*, die keine Hauptfruchtform ausbilden.

b) Monocarp-Persistierende:
Im vegetativen oder im fruktifikativen Bereich sind Strukturen vorhanden, die ein längeres Überdauern gewährleisten.

aa) Vegetativ-monocarp-Persistierende:
Im vegetativen Bereich sind Strukturen vorhanden, die ein längeres Überdauern gewährleisten. Beispiele: *Typhula* (Sklerotien), *Armillariella* (Strangmyzel).

bb) Fruktifikativ-monocarp-Persistierende:
Im fruktifikativen Bereich sind Strukturen vorhanden, die ein längeres Überdauern gewährleisten.

α) Stromalose: Beispiel: *Fomes* und ähnliche *Polyporaceae*. Dabei bleibt natürlich auch der vegetative Apparat erhalten, die Einrichtungen, die das Überdauern garantieren, sind aber im Fruchtkörper lokalisiert.

β) Stromatische Formen.

cc) Generell-monocarp-Persistierende:
Im vegetativen und im fruktifikativen Bereich sind Strukturen vorhanden, die ein längeres Überdauern gewährleisten. Bei diesem und beim vorhergehenden Fall ist es schwer anzugeben, ob sie tatsächlich in der Natur verwirklicht sind (etwa bei manchen Valsaceen) oder ob es sich um di- oder pleiocarpe Formen handelt, deren Entwicklungszyklus nur unvollkommen bekannt ist.

B. Di- und pleiocarpe Entwicklung:

Es kommen zumindest eine Haupt- und eine Nebenfruchtform vor, oft aber auch mehrere Typen von Nebenfruchtformen.

a) Dicarp-Ephemere:
Es kommen weder im vegetativen noch in einem der generativen Abschnitte Strukturen vor, die ein längeres Überdauern gewährleisten. Beispiele: *Agaricales* mit Oidien-Bildung, *Tremellales* mit Nebenfruchtform, vielleicht auch Phycomyceten mit Haupt- und Nebenfruchtformen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

b) Di- oder pleiocarp-Persistierende:

Es kommen entweder im vegetativen oder in einem der generativen Abschnitte Strukturen vor, die ein längeres Überdauern gewährleisten.

aa) Vegetativ-Persistierende:

Die Dauerstrukturen befinden sich ausschließlich im vegetativen Bereich. Beispiele: *Sclerotinia* (Sklerotien ermöglichen das Überdauern, Haupt- und Nebenfruchtform = *Botrytis* sind kurzlebig), *Claviceps*.

bb) Carpophor-Persistierende:

Die Ausbildung der Fruchtkörper der Hauptfruchtform gewährleistet längeres Überdauern. Beispiele: *Eurotium*- und *Thielavia*-Arten, *Ceratocystis*, vielleicht manche *Nectriales* mit Fusarien als Konidienformen, obwohl diese nicht extrem kurz-, die Perithezien nicht sehr langlebig sind, *Polyporales* mit Nebenfruchtformen.

cc) Pyknidenpilze oder durch andere Nebenfruchtformen persistierende Pilze:

Die Nebenfruchtformen gewährleisten ein längeres Überdauern. Beispiele: Vielleicht Discomyzeten mit Pyknidenformen. Bei derartigen Pilzen ist es allerdings erst einmal notwendig zu klären, ob die Pykniden nicht als Spermogonien funktionieren. Ein interessantes Beispiel ist *Tapesia*. Hier kann man im Zweifel sein, ob die torulösen, hypnozystenähnlichen Gebilde im Myzel besser als ein Teil von diesem oder als überdauernde Nebenfruchtformen betrachtet werden sollen.

dd) Stromatische Pilze:

Stromata gewährleisten ein längeres Überdauern.

α) Monolokuläre Stromata. Beispiele: die überwiegende Zahl aller Ascoloculares. Da aber diese Pilze auch in anderen Teilen zumeist Dauereinrichtungen besitzen, ist fraglich, ob man sie nicht besser alle zu ee) rechnen soll.

β) Plurilokuläre Stromata. Beispiele: *Xylaria*, *Hypoxylon*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

γ) Pyknidenstromata und Subicula von Nebenfruchtformen. Vermutlich haben alle Pilze mit stromatischen Nebenfruchtformen auch stromatische Hauptfruchtformen, so daß diese Gruppe gleichfalls besser zu ee) zu stellen sein wird.

ee) Generell pleiocarp-Persistierende:
Es kommen im vegetativen und im generativen, vor allem aber in mehreren generativen Abschnitten Strukturen vor, die ein längeres Überdauern gewährleisten. Beispiele: die Mehrzahl der *Ascoloculares*, *Valsaceae*, *Diaporthaceae* usw.

II. Di- oder pleiozyklische Entwicklung:

Die Individualentwicklung wird durch ein- oder wenigzellige Dauerstadien, wie Chlamydosporen, Hypnozysten usw., unterbrochen, so daß der gesamte Vegetationskörper mehrmals von Anfang an neu aufgebaut werden muß. Für jeden Zyklus kommen die Formen von I. zusätzlich in Frage.

1. Vegetativ di- oder pleiozyklische Entwicklung:

Dieser Fall muß als logische Konsequenz des zum Individualitätsproblem Gesagten angeführt werden. Er hat in der Praxis aber nur dann Bedeutung, wenn sich auf einem Substrat ausschließlich jene Dauerformen finden, auf die offenbar ein früher vorhandenes Myzel reduziert wurde, und wenn diese Dauerstadien bei der Keimung die gleiche Folge von Entwicklungsstufen hervorbringen wie die Sporen. Wenn wir auf alten Borken Hypnozysten finden, so gilt dafür diese Bedingung, nicht aber bei den Sklerotien etwa von *Claviceps*, wo das Sklerotium an bestimmter Stelle in den Entwicklungszyklus eingebaut ist und sich daraus andere Stadien entwickeln als aus den Sporen bei der Keimung. Die Grenze zwischen diesen Dauerformen und Nebenfruchtformen ist fließend. Bei letzteren ist die primäre Aufgabe eine Vermehrung, was bei den reinen Dauerformen wegfällt.

2. Kernphasenzyklus mit geregelt aufeinanderfolgenden Fortpflanzungsstadien der Uredineen.

Als Hilfsmittel für die Erkennung von ephemeren und Dauerformen im Sinne dieses Systems möge die folgende kurze Übersicht dienen, die im wesentlichen bereits Gesagtes zusammenfaßt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ephemere (Hochleistungsform)		Dauerform
A. Vegetativ	Über dem Substrat	
Luftmyzel		
	Im Substrat oder diesem anliegend	
Ephemere Substrathyphen		torulöses Myzel Sklerotien und Hypnozysten Strangmyzel
B. Hauptfruchtform	Mikroformen	Perithezien
helotioide mollisioide Apothezien		lecanoroide Apothezien Hysterothezien
	← Kleistothezien →	
	← Corbiculae →	
	← cenangioide Apothezien →	
	Makroformen	
pezizoide helvelloide Ascophore tremelloide clavarioide agaricoide Basidiomyzetenfruchtkörper phalloide	offen	telephoroide trametoide } Basidiomycetenfruchtkörper
tuberoide Ascophore hydnangioide bovistoide Basidiomyzetenfruchtkörper	geschlossen →	
C. Stromata		valsoide diatrypoide eutypoide dothideoide ← xylarioide (?) phacidioide } plurilokuläre Stromata
clavicipoide Stromata		Pseudothezien Plakodien
D. Nebenfruchtformen Hyphomyzeten mit meist aufgerichteten Trägerhyphen, farblos oder hell, einzeln oder in Koremien		Pykniden melanconioide Lager Acervuli Chlamydosporen (+ Aleuriosporen) Phaeoblastosporen und ein Teil sonstiger Hyphomyzetenformen mit dunklen Trägerhyphen und dickwandigen, meist mehrzelligen Konidien s. l.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die hyalinen und hell, meist lebhaft gelb oder rot gefärbten Formen neigen stärker zu den Ephemeren, die dunkel gefärbten zu den Dauerformen. Pfeile in der Tabelle deuten auf intermediäre Stellung, Zugehörigkeit gegen die eine oder die andere Seite verschoben.

Ergänzungen für die praktische Arbeit

a) Physiognomisches System

Während das eben geschilderte Lebensformensystem zu einem tieferen Verständnis des Lebens einer bestimmten Biozoenose führen soll und seine Anwendung in vielen Fällen dem Mykologen vorbehalten bleiben wird, der alle den Standort betreffenden Untersuchungen im Gelände durchführt, die Untersuchung der Pilze zum Zwecke einer richtigen Zuordnung aber erst an seinem Mikroskop im Laboratorium vornehmen kann oder Kulturen anlegen muß, wird für den praktischen Ökologen, der Pilze zur Charakterisierung des Standortes heranziehen will, meist schon ein physiognomisches System nach leicht auch im Gelände erkennbaren Typen genügen. Dieses System kann und soll nicht mehr geben als eine grobe Beschreibung. Doch wird diese Beschreibung bereits in vielen Fällen wichtige Aussagen erlauben. Wie schon Du Rietz (1931) betont, wird jeweils die Fragestellung eines Problems ergeben, welches System vorzuziehen ist. Wichtig ist, daß schließlich auch die Mykologie aufhört, eine reine Laboratoriumswissenschaft zu sein und daß sie dem Ökologen draußen in der Natur zu einem Hilfsmittel wird, das ihm ermöglicht, feinere Standortsanalysen durchzuführen entsprechend der höheren Empfindlichkeit der Pilze auf Umwelteinflüsse.

Übersicht über die physiognomischen Typen der Pilze:

1. Fruchtkörperlose Pilze
   - a) Einzeller ohne Gallerthüllen
   - b) Hefeartige Pilze
   - c) Schimmelartige Pilze

2. Pilze mit Fruchtkörpern
   - A. Kleine Pilze unter 5 mm Durchmesser oder Höhe
     - a) Pilze mit geschlossenen Fruchtkörpern
       - α) Pilze mit hell gefärbten Fruchtkörpern
       - β) Pilze mit dunkel gefärbten Fruchtkörpern

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

b) Pilze mit offenen Fruchtkörpern: becherförmige oder krustige Arten
   α) Pilze mit hell gefärbten Fruchtkörpern
   β) Pilze mit dunkel gefärbten Fruchtkörpern
c) Pilze mit Sklerotien

B. Großpilze mit über 5 mm Durchmesser oder Höhe
a) Pilze mit krustenförmigen Fruchtkörpern
   α) trockene (lederige) Fruchtkörper
   β) fleischige oder häutige Fruchtkörper
b) Pilze mit becher- oder kelchförmigen Fruchtkörpern
   α) trockene Fruchtkörper
   β) fleischige Fruchtkörper
c) Pilze mit keulen- oder geweihförmigen Fruchtkörpern
d) Pilze mit konsolenförmigen Fruchtkörpern
   α) trockene Fruchtkörper
   β) fleischige Fruchtkörper
e) Pilze mit schirm- oder trichterförmigen Fruchtkörpern
   α) trockene Fruchtkörper
   β) fleischige Fruchtkörper
f) Pilze mit kugelförmigen, seltener (z. B. *Tulostoma*) trommelschlägelförmigen Fruchtkörpern
g) Gallertige Großpilze
h) Pilze mit Sklerotien

b) Verteilung auf dem Substrat

Um Pilzvegetation auf lebenden oder abgestorbenen Pflanzenteilen beschreiben zu können, ist es oft erforderlich zu erwähnen, wie die Fruchtkörper über das Substrat hin verteilt sind. Es kann sich bei der Verteilung um ein artspezifisches Merkmal handeln oder aber um eine Reaktion auf bestimmte Standortsverhältnisse. Zu einem dem Deckungsgrad der Phytosoziologie einigermaßen entsprechenden Wert gelangt man, wenn man das Verhältnis von mittlerem Fruchtkörperdurchmesser zum mittleren Abstand der Fruchtkörper angibt. Besonders dürften dafür Perithezien, Pykniden und Stromata ähnlicher Gestalt geeignet sein. Provisorisch schlage ich folgende Dichteklassen vor:

1. Klasse: 1:1 bis 1:5 sehr dicht
2. Klase: 1:6 bis 1:10 dicht
3. Klasse: 1:11 bis 1:20 mäßig dicht
4. Klasse: 1:> 20 locker

Den Wert möge folgendes Beispiel illustrieren: Auf abgeschnittenen und längere Zeit am Boden gelegenen Zweigen eines

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Apfelbaumes fanden sich massenhaft Fruchtkörper von *Haplosporella mali*. Im überwiegenden Teil der Zweige waren die Fruchtkörper sehr groß und wölbten die Oberfläche des Substrats stark auf. Die Dichte entsprach etwa der zweiten Klasse (dicht). Auf einem Zweig schien nun in zumindest einem Faktor — vermutlich der Feuchtigkeit — durch die Art der Lage zum Erdboden ein Gefälle aufgetreten zu sein: die Wuchsform änderte sich vollkommen. Die einzelnen Fruchtkörper waren viel kleiner und standen sehr dicht, so daß zuerst das Vorkommen einer zweiten Art vorgetäuscht wurde. Der Zweig war mit diesem Ende näher dem Erdboden gewesen und hatte von diesem mehr Feuchtigkeit empfangen, die an einer bestimmten Stelle einen Schwellenwert erreichte. Solche Schwellenwerte führen häufig zur Ablöse einer Art durch eine andere, können aber, wie man sieht, auch lediglich die Wuchsform ein und derselben Art verändern.

Beispiel für Anwendungsmöglichkeiten

Zum Schluß sei eine Beobachtung mitgeteilt, die zeigen soll, wie die Verteilung der Lebensformen von Pilzen Rückschlüsse auf die ökologischen Gegebenheiten bestimmter Standorte, die als zusammengesetzt aus zahlreichen Mikrostandorten mit eigenen Synusien aufgefaßt werden, ermöglicht. Die Pilzvegetation stellt zusammen mit der anderer Thallophyten eine Mehrzahl eigener Synusien im Sinne von Gams (1918) dar, deren Besonderheit darin liegt, daß sie ihre eigene Garnitur von Lebensformen haben entsprechend der grundsätzlich von den Elementen anderer Synusien abweichenden systematischen Zugehörigkeit ihrer Elemente, für die auch andere morphologische Begriffe verwendet werden müssen. Sie verhalten sich zum Gesamtlebensraum etwa so wie die einzelnen Zellen zum ganzen Organismus: in ihrer Eigengesetzlichkeit, deren Kenntnis zum Verständnis des Ganzen nötig ist, stellen sie doch Bausteine dar, wobei ihre Gesamtheit aber nicht eine Summe der Teile, sondern eine neue Einheit höherer Art ist, eben der Lebensraum der höheren Pflanzen.

Anläßlich mehrerer Besuche im Gebiet des Sauwaldes in Oberösterreich war mir die für sonstige österreichische Verhältnisse ungewöhnliche, vermutlich für stärker atlantisch getönte Gebiete eher charakteristische Vergesellschaftung der Blütenpflanzen aufgefallen, doch reichte weder die Kenntnis der Autökologie der beteiligten Arten noch der klimatischen Voraussetzungen dieses Landstrichs aus, um dafür eine Erklärung zu finden. Zum Verständnis des weiteren muß vorausgeschickt werden, daß im

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Jahr der Beobachtung, 1969, im Vergleich zu anderen Jahren kleine Discomyzeten gegenüber den sonst häufigeren stromatischen Pyrenomyzeten, wie *Eutypa*, *Valsa*, *Diatrype* usw., im Bestandesabfall der Wälder auffällig dominierten. Um den Ort meines Aufenthalts, Vichtenstein, fehlten nun Discomyzeten nahezu vollkommen, während an den stark ausgetrockneten Zweigen stromatische Pyrenomyzeten verhältnismäßig reichlich vorkamen. An noch stehenden, dürren Ästen fehlten Pilze meist überhaupt, vor allem in größerer Höhe über dem Erdboden. Wenn ich nun Äste aufhob, die halb im Humusboden eingesenkt waren, so waren darauf meist entweder *Tomentella*- oder *Mollisia*-Arten entwickelt, die, wie bereits weiter oben beschrieben, geradezu als Bewohner eines Feuchtigkeitsfilms anzusprechen sind. Die Erklärung dafür ist recht einfach: Stromata und dichte, geschlossene Fruchtkörperwände sind als Überdauerungsformen in erster Linie ein Austrocknungsschutz für das zarte Hymenium. Ihr Dominieren läßt also auf Trockenheit schließen. Noch mehr wird dies durch das Fehlen von Pilzen in größerer Entfernung vom Boden unterstrichen. Der Boden selbst aber ist trotz andauernden Schönwetters feucht, wie vor allem die Entwicklung der äußerst zarten *Tomentella*-Überzüge, die dem kurzlebigen, krustigen Fruchtkörpertyp angehören, beweist. Der Zeitraum dieser Beobachtungen war die erste Septemberhälfte. Im gleichen Zeitraum des Vorjahres hatte bei ähnlicher Witterung eine Sammelexkursion in Burgau/Oststeiermark ein ganz anderes Resultat erbracht. Vor allem war auch an den dürren Zweigen auf Bäumen und Sträuchern eine reiche Vegetation, vor allem von Pyrenomyzeten und Pyknidenformen zu finden gewesen, und Discomyzeten waren keineswegs auf die Unterseite am Boden liegender Äste beschränkt geblieben. Gelegentlich trifft man auch den Fall, daß selbst in den Boden eingesenkte Zweige vor allem stromatische Pilze tragen, aber die Pilzvegetation an sich auch weiter über dem Boden nicht aufhört. Besonders extreme Trockenheit außerhalb des Waldes zeigt das starke Dominieren *Pleospora*-artiger Hauptfruchtformen (kohlige, geschlossene, dauerhafte Fruchtkörper, Sporen sklerotienartig mit dunklen, kurzen Kammern) an dürren Kräuterstengeln, ohne daß vereinzelt herumliegende Zweige überhaupt Pilzvegetation erkennen lassen (zur Auflösung des schwer zersetzlichen Lignins ist im Durchschnitt mehr Feuchtigkeit nötig als für unverholzte Pflanzenteile). Um Vichtenstein sind hohe, weitgehend witterungsunabhängige Bodenfeuchtigkeit, die den Blütenpflanzen zugute kommt, und extreme Lufttrockenheit (vermutlich durch die Winde im Donautale, die auch zu einer starken Verschleppung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

pannonischer Elemente stromaufwärts in Trockenrasen führen) bestimmend. In Burgau sind Boden- und Luftfeuchtigkeit relativ hoch, außerdem gibt es Fälle mit geringer Boden- und hoher Luftfeuchtigkeit, wo diese nicht zu Niederschlägen führt. Das Beispiel führt aber ferner vor Augen, daß zutreffende Aussagen über ökologische Standortsverhältnisse nur bei gleichzeitigem genauem Verfolgen des Witterungsablaufs im großen und Vergleich verschiedener Gebiete möglich sind.

Anhang: Die Lebensformen der Flechten

Der wesentlichste Unterschied zwischen Flechten und nicht lichenisierten Pilzen vom ökologischen Standpunkt besteht darin, daß bei jenen das vegetative Lager gestalt- und damit auch primär lebensformbestimmend ist, während bei diesen überwiegend nur die Fruchtkörper eine besondere, charakteristische Gestalt besitzen. Dadurch verschiebt sich auch der Schwerpunkt des Systems. Ebenso sind alle Flechten relativ langlebig, und die Art der Auseinandersetzung mit der Umwelt wird vor allem durch Lagebeziehungen bestimmt. Ein brauchbarer Versuch, sie in das Lebensformensystem als Ganzes einzubauen, wurde bereits von Ellenberg und Müller-Dombois (1966) unternommen, doch scheint eine gesonderte Behandlung trotzdem wünschenswert.

I. Innate Flechten
   a) Vollständig eingesenkte Flechten
   b) Zum größeren Teil eingesenkte Flechten

II. Oberflächlich wachsende Flechten
   1. Krustige und warzig-schollige Flechten: das Lager liegt mit ganzer Fläche dem Substrat an.
      a) Die Fruchtkörper sitzen dem Lager auf oder sind kurz gestielt
      b) Die Fruchtkörper sind dem Lager eingesenkt und überragen es nicht
   2. Laubflechten: Das trockene Lager ist randlich vom Substrat abgehoben oder sitzt ihm nur mit einem zentralen Nabel auf, höchstens die äußersten Ränder sind aufgerichtet.
   3. Gallertflechten: Das verschieden gestaltete Lager ist gequollen gallertig.
      a) Die Lagerabschnitte sind blättrig (z. B. *Collema*)
      b) Die Lagerabschnitte sind kurz zylindrisch, aufgerichtet (z. B. *Pyrenopsis*).
   4. Strauchflechten: Der überwiegende Teil des Lagers steht schräg oder aufrecht vom Substrat ab.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

a) Die Lagerabschnitte sind blattartig abgeflacht (Übergang zu 2, z. B. *Evernia*, *Ramalina*, *Parmelia furfuracea*)

b) Die Lagerabschnitte sind ± zylindrisch

aa) Die Lagerabschnitte sind apikal verschmälert bis fast zugespitzt

α) Die Lagerabschnitte sind relativ fein und meist stark verzweigt (*Cladonia* sect. *Cladina*, aufrechte *Usnea*-Arten)

β) Die Lagerabschnitte sind wenig verzweigt bis hornartig unverzweigt und derber (*Thamnolia*, *Cladonia bacillaris*-Gruppe)

bb) Die Lagerabschnitte sind nach oben verbreitert oder sackartig (*Cladonia pyxidata*-Gruppe, *Teloschistes*-Arten).

Zusammenfassung

1. Lebensformen werden als der habituelle Ausdruck von Reaktionsnormen auf Umweltbedingungen in Raum und Zeit gemäß der genetisch fixierten Veranlagung definiert. Es gibt zwei Grundtypen von Verhaltensweisen: einen umweltoffenen, der rasch auf äußere Einflüsse zu reagieren imstande ist, und einen umweltverschlossenen, der sich den äußeren Einflüssen nach Möglichkeit entzieht. Meist sind diese Typen bereits im äußeren Habitus verschieden. Für ersteren sind Säulen- oder Ständerform, dünne Wände von Zellen und Fruchtkörpern und helle Farben charakteristisch, für den letzteren kugelige Gestalt, dicke Zellwände und dunkle Farben. Kombinationen kommen häufig vor, überwiegend dann, wenn die Gestalt des Ganzen dem einen, die der morphologischen Elemente, der Hyphenkammern (oder Zellen) dem anderen Typus entspricht. Überdies ist der rasch reagierende Typus in der Regel kurzlebig, der andere langlebig, so daß die hier vorgeschlagenen Einheiten für Pilze im Prinzip mit Lebensformensystemen für Blütenpflanzen wie dem von RAUNKIÆR übereinstimmen. Die wichtigsten Wuchsformen der vegetativen Teile und der Fruchtkörper in Hinblick auf Reaktionsweise und Lebensdauer wurden beschrieben und durch Beispiele illustriert.

2. Das hier vorgeschlagene Lebensformensystem für Pilze beruht auf Unterschieden in der Art der Überdauerung von Ruheperioden und auf Entwicklungszyklen insgesamt. Die Haupteinteilung unterscheidet zwischen einer ersten Gruppe, in der vegetative und fruktifikative Phase nicht getrennt sind, einer

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zweiten, in der neben der vegetativen eine deutlich getrennte fruktifikative Phase vorkommt und einer dritten, in der mehrere verschiedene reproduktive Strukturen entwickelt sind (Haupt- und Nebenfruchtformen). Innerhalb dieser Gruppen ist es vor allem von Bedeutung, ob überhaupt keine Dauerstrukturen gebildet werden bzw. ob solche Strukturen der vegetativen oder einer der reproduktiven Phasen angehören. Die Art dieser Dauerstrukturen bildet ein weiteres Einteilungsprinzip.

3. Für praktische Zwecke reicht meist ein grobes physiognomisches System aus, besonders für die Ökologie. Ein derartiges hier vorgeschlagenes System beruht auf der Existenz, Größe, Gestalt, Farbe und Konsistenz der Fruchtkörper.

4. Manchmal dürfte sich die Verteilung der Fruchtkörper von Mikropilzen auf dem Substrat als wichtig erweisen. Vier Stufen, nämlich sehr dicht, dicht, mäßig dicht und locker, werden aufgrund des mittleren Abstandes zweier Fruchtkörper voneinander im Verhältnis zum Fruchtkörper-Durchmesser unterschieden.

5. Allgemeine Probleme, wie die Frage der Individualität im Zusammenhang mit Überdauerungs- und Fortpflanzungsorganen werden diskutiert und Beispiele für die praktische Anwendung der vorgeschlagenen Lebensformensysteme gegeben.

6. Im Anhang wird ein Lebensformensystem für Flechten vorgeschlagen, das auf den Wuchsformen des vegetativen Flechtenthallus beruht.

Summary

1. Life-forms are defined as the way in which plants react upon environmental conditions according to their genetical disposition in respect to their outer habit, that means, as their growth-habit in time and space as a consequence to and an expression of special functions employed by plants in order to be able to persevere among a given set of environmental conditions. There are two main types of reacting: the one open to environmental influences and being able fastly to react upon them, the other closed against environmental influences as much as possible in order to withdraw from them. Usually the types are different already in growth-habit: column-like growth with apparent polarity, thin walls of cells or fruiting-bodies, and bright colours are characteristic for the former, globose shapes, thick cell-walls and dark colours for the latter. Combinations are common, mainly in cases, where the shape of the whole belongs to the one, that of the morphological elements, the hyphal chambers (or cells) to the other group.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Moreover, the fast-reacting type is usually short-lived, the other one long-lived, so that the division proposed here for fungi is in line with the life-form systems for flowering plants such as that of RAUNKIÆR. The main growth-forms of vegetative parts and fruiting-bodies according to their way of reacting and longevity are described and illustrated by examples.

2. The life-form system proposed here is based upon differences in the way of maintainance during resting periods and upon life-cycles as a whole. The main divisions include a first group, in which there is no morphologically separated reproductive structure developed, a second one, in which there is a well-defined reproductive part besides the vegetative mycelium, and a third one, in which several different reproductive structures occur. Within these groups it is of primary importance, wether there are no structures for longer maintainance during resting periods at all, or wether such structures belong to the vegetative or one of the reproductive parts. The nature of the resting structures is a further means for subdividing the different groups.

3. For practical purposes a rough physiognomic system often will proove sufficient, especially for field ecology. Such a system proposed here is based upon the existence, size, shape, colour and texture of the fruiting-bodies.

4. Sometimes the way of distribution of fruiting-bodies of microfungi over the substratum will be of importance. Four degrees, densely crowded, crowded, moderately crowded and loosely distributed are discerned according to the distance of two fruiting-bodies from each other in relation to the diameter of the fruiting-bodies.

5. General problems, such as the question of individuality in connection with resting-structures and reproductive structures are briefly discussed and examples for the practical application of the systems proposed are given.

6. As an appendix, a life-form system for lichens is proposed, that is based upon growth-habits of the vegetative lichen-thallus.

Literatur

CHIPPINDALE, H. G., 1929: The development in culture of Ascochyta gossypii Syd. Trans. Brit. Mycol. Soc. 14: 201—215.

DE CANDOLLE, A. P., 1918: Regni vegetabilis systema naturale. Vol. 1. Parisiis.

DU RIETZ, G. E., 1931: Life-forms of terrestrial flowering plants. Acta Phytogeographica Suecica III, 1.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ELLENBERG, H. und D. MÜLLER-DOMBOIS, 1966: A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, 37: 56—73.

GAMS, H., 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahresschrift d. Naturf. Ges. in Zürich 63.

HUMBOLDT, A. v., 1806: Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen.

IVERSEN, J., 1936: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Kopenhagen.

LANGERON, M. et R. VANBREUSEGHEM, 1962: Précis de Mycologie. Masson et Cie, Paris.

— 1965: Outline of Mycology. Translated from the French by J. Wilkinson. Sir Isaac Pitman & Sons Ltd., London.

MÄGDEFRAU, K., 1969: Die Lebensformen der Laubmoose. Vegetatio 16: 285—297.

MARTIN, G. W., 1955: Are fungi plants? Mycologia 47: 779—792.

NÄGELI, C. v., 1856: Die Individualität in der Natur. Zürich.

— 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig.

WARMING, E., 1895: Plantesamfund. Grundtræk af den økologiske Plantegeografi. Kjøbenhavn. — Deutsch: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Eine Einführung in die Kenntnis der Pflanzenvereine. Berlin 1896.

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. HARALD RIEDL, Naturhistorisches Museum Wien, Botanische Abteilung, A-1014 Wien (Österreich), Burgring 7.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 179_5-10

Autor(en)/Author(s): Riedl Harald

Artikel/Article: Die Lebensformen der Pilze. 77-101