

Phänologie von saprotrophen und Mykorrhizapilzen: Ein Beitrag zur Ökologie von Großpilzen in einem Kiefernforst der Rhein-Main-Ebene

HANS HALBWACHS

HALBWACHS, H. (2008): Phenology of saprotrophic and mycorrhiza forming fungi in a pine stand in the Rhine-Main area. *Z. Mykol.* 74/2: 221-252

Key words: mycology, fungi, phenology, ecology, EMF

Summary: In a 2400 m² pine stand close to Rodgau/Hesse the appearance of fruit bodies was recorded during four years on a weekly basis. During the same period of time weather and soil data were collected. Important outcomes include:

- phenological comparison of species number and relative productivity. Different timing of the three ecological types could be observed.
- indications that certain species follow each other in constant intervals. This may be caused by interspecific interactions.
- suggestions for further research are amongst others, on a possible interrelationship between the phenologies of mycorrhizal fungi and their symbiotic partners as well as possible interactions between fungal species.

Zusammenfassung: In einem Kiefernforst Rodgau/Hessen wurden auf einer Untersuchungsfläche von 2400 m² das Erscheinen von Fruchtkörpern lignicoler, terricoler und Mykorrhiza bildender Pilzen wöchentlich über vier Jahre erhoben. Gleichzeitig wurden Witterungs- und Bodendaten aufgezeichnet. Wichtige Ergebnisse umfassen:

- phänologische Vergleiche von Artenzahl und relativer Produktivität, wobei sich Unterschiede in den Jahrgängen der drei ökologischen Typen zeigen
- Hinweise auf zeitlich konstante Artenabfolgen, die möglicherweise durch zwischenartliche Wechselbeziehungen verursacht werden.
- Hinweise auf weiteren Forschungsbedarf, z.B. mögliche Zusammenhänge der Phänologien von Mykorrhizapilzen und ihren Symbiosepartnern sowie Wechselwirkungen zwischen Pilzarten.

Einleitung

Der Jahrgang von Fruchtkörpern hängt primär von dynamischen Einflüssen ab, also Witterung, Begleitvegetation und möglicherweise von Wechselwirkungen innerhalb der betrachteten Pilzgesellschaft (Mutualismus, Konkurrenz, Antibiose usw., siehe dazu CARROL 1992). Bislang haben sich pilzphänologische Untersuchungen meist auf die Registrierung und Auswertung von Funden und

den zugehörigen Lufttemperatur- und Niederschlagswerten konzentriert (z.B. AGERER 1985, EVELING et al. 1990, OHENOJA 1993, SALERNI et al. 2002). Vergleichende phänologische Betrachtungen der ökologischen Gruppen der lignicolen, terricolen und Mykorrhizapilze sind selten.

Um die Zusammenhänge weiter aufzuklären, wurden in einem Kiefernforst der Rhein-Main-Ebene bei Rodgau-Jügesheim zwischen den Jahren 2000 und 2003 in einem definierten Untersuchungsgebiet u.a. Witterungsabläufe, Bodentemperatur und -feuchte und Fruktifizierungsdaten lignicoler, terricoler und Mykorrhiza bildender Arten erhoben (HALBWACHS 2007). Wichtigste Ziele der hier vorliegenden, ergänzenden Studie sind

- Unterschiede im Fruktifizierungsverhalten der Ökotypen und ggf. Zusammenhänge mit Witterungsabläufen aufzuzeigen und ggf. Erklärungsansätze zu finden,
- das Fruktifizierungsverhalten der terricolen und Mykorrhiza bildenden Arten jeweils als Gruppe, untereinander und in Bezug auf das Fruktifizierungsmaximum der jeweiligen ökologischen Gruppe (Ökotypen) zu untersuchen und
- phänologische Kennwerte zu definieren bzw. zu entwickeln.

Material und Methoden

Einzelheiten zum Untersuchungszeitraum, Untersuchungsgebiet und zur Erhebung des Pilzaufkommens, der Witterungsdaten und deren Aufbereitung sind den Ausführungen in HALBWACHS (2007: 146-159) zu entnehmen. Für das Jahr 2000 wurden mangels eigener Aufzeichnungen die Niederschlagskurven aus den Niederschlagsgrafiken der Wetterstation Frankfurt Flughafen (einschbar über http://www.wetteronline.de/framesets/rueckblick/rueckblick_dia-gramme.htm) abgeleitet. Diese Wetterstation liegt knapp 21 km Luftlinie vom Untersuchungsgebiet entfernt in einer vergleichbaren geografischen Lage. Eine näher gelegene Messstation war 2000 nicht auffindbar.

Zurückgehend auf einen Vorschlag von AGERER (1985: 98f) wurden in der hier vorliegenden Studie bei den Niederschlagskurven auch sog. Vorauskangs-Niederschläge (siebenwöchige Niederschlags-Summen) berücksichtigt.

Kenngrößen

Die hier vorgestellten Kenngrößen sind Bestandteil des „mykologischen Fingerabdrucks“, wie er in HALBWACHS (2007) vorgestellt wurde.

Phänologische Untersuchungen bei Pilzen betrachten das Erscheinen von Fruchtkörpern aus unterschiedlichen Blickwinkeln. Neben Artenzahlen (z.B. THOEN 1976) werden Anzahl der Fruchtkörper (Abundanz, z.B. SENN-IRLET et al. 2004) und auflaufende Biomasse (z.B. relative Produktivität nach AGERER 1985) herangezogen. In dieser Studie werden alle drei Methoden für unterschiedliche Zwecke verwendet:

Der Jahresgang der Pilz-Artenzahl (PS), ggf. auch differenziert nach den lignicolen, terricolen und Mykorrhiza bildenden Pilz-Ökotypen (PO) (s.a. HALBWACHS 2007: 158), wird bei Betrachtungen zur Biodiversität und zum Fruktifizierungsverhalten, einschließlich saisonalem Auftreten von Arten („Relative Artenmaxima“), verwendet. Artenzahlen bzw. Artenmaxima geben aber keinen Aufschluss über ökotypisches Verhalten, weil sie wahrscheinlich nichts oder nur wenig über unterschiedliche Strategien der Ökotypen zur Nährstoffmobilisierung (Wasser, Salze, Zucker usw.) aussagen.

Die Jahresgänge der Abundanzen werden in dieser Studie vorwiegend deshalb dargestellt, um Vergleiche mit anderen Studien zu erleichtern, die sich ebenfalls mit der Phänologie und der Interaktion von Arten sowie dem Fruktifizierungsverhalten von Ökotypen befassen.

Der Jahresgang der Produktivität gibt Aufschluss über das Fruktifizierungsverhalten von Ökotypen, vor allem im Hinblick auf die Mobilisierung des Nährstoffangebots.

Die Jahresgänge wurden auf der Grundlage wöchentlicher Auszählungen erstellt. Die Verläufe der Biomasseverteilung wurden nicht durch aufwändiges Auswiegen der Trockenmasse aller Fruchtkörper der zu untersuchenden Arten ermittelt, sondern über die relativen Biomassen mittels eines Fruchtkörperflächen- oder Volumenäquivalents. Dazu wurden die durchschnittlichen Hutdurchmesser (d) der aufgefundenen Arten aus der einschlägigen Literatur entnommen (v.a. MOSER 1983; HANSEN & KNUDSEN 1992) und nach der Formel $\text{rel. Biomasse} = d^2/10$ bzw. für Bauchpilze nur d^2 berechnet (AGERER 1985: 16f). Die Werte für die in dieser Studie ausgewerteten Arten sind im Anhang, Tab. 7 aufgelistet. Ein solches Äquivalent korreliert im Gegensatz zur Abundanz (VOGT et al. 1992: 569) sehr gut mit der tatsächlichen Biomasse (FEEST 2006: 114).

Die Auswertung erfolgte, unter Differenzierung in die drei Ökotypen, grafisch und wo sinnvoll statistisch. Bei der grafischen Auswertung wurden nicht nur die Zeitpunkte der Fruktifizierungsmaxima betrachtet, sondern auch die Symmetrie von Peaks, also die Schiefe der ermittelten Häufigkeits- bzw. Mengenverteilungen. Die links- oder rechtssteile Schiefe (= flaches oder steiles Ansteigen bzw. Abfallen der Kurven) solcher Verteilungen bildet wahrscheinlich die Nährstoffbereitstellung im Boden bzw. durch Symbiosepartner ab, evtl. kombiniert mit Konkurrenzgeschehen. Es ist aber auch möglich, dass sich zusätzlich hierbei unterschiedliche Vermehrungsstrategien auswirken.

Die ermittelten Kenngrößen sind in Tabelle 1 (S. 224) zusammengestellt.

Verwendete Variablen und Indices:

BM – Biomasse	o – Ökotyp lignicol, terricol bzw. Mykorrhizabildner (l, t, m)
NF – Anzahl Fruchtkörper	s – Art(en) (Spezies)
NS – Anzahl Arten	max – Maximum
a – Jahr (2000, 01, 02, 03)	KW – Kalenderwoche 1 – 54

Die Produktivitätsmaxima (MPO), die relativen Artenmaxima (RSO) und die jährliche Artenabfolge (RSS) wurden nur für terricole und Mykorrhizapilze betrachtet, weil es bei vielen lignicolen Pilzen kaum möglich ist, relative Biomassen zu ermitteln. Hinzu kommt, dass es aufgrund der unterschiedlichen Substrate nur in speziellen Fällen Sinn macht, lignicole Pilze z.B. mit Mykorrhizabildnern zu vergleichen.

Datenauswertung

Alle numerischen Daten wurden in Excel-Tabellen (Version 1997) umgewandelt bzw. festgehalten und mittels Excel-Funktionen analysiert. Eine statistische Auswertung bzw. Bewertung z.B. mit Hilfe von Signifikanztests ist aufgrund der nur vierjährigen Laufzeit der Studie nicht sinnvoll. Aus dem gleichen Grund wurde auf multivariate Analysen bei Fragestellungen zur Interaktion innerhalb der aufgefundenen Pilzgesellschaft (Kenngrößen RSO und RSS) verzichtet, obwohl es Überlegungen gibt, inwieweit mehr als zwei Arten interagieren können (CULVER 1992).

Auch diese Studie beschränkt sich deshalb auf eine beschreibende Darstellung, verbunden mit grafischen bzw. tabellarischen Auswertungen, auch wenn dies keine gesicherten Erkenntnisse erlaubt. Die Vorgehensweise liefert dennoch brauchbare Hinweise auf mögliche Zusammenhänge und auf weiteren Forschungsbedarf.

Die Excel-Grafiken wurden mit Hilfe eines im Internet gefundenen Makros in das TIF-Format konvertiert und mit Grafikprogrammen (Micrografix Picture Publisher 9, GIMP 2) bearbeitet.

Tab. 1: Phänologische Kenngrößen

Kenngröße	Kürzel	Erläuterung	Formel	Quelle
Fruktifizierungsmaximum Arten (Spezies)	MS	Kalenderwoche des maximalen Fruchtkörperaufkommens einer Art in einem bestimmten Jahr	$NF(KW,s,a)(max)$	Abgeleitet aus PS (s. HALBWACHS 2007: 158)
Fruktifizierungsmaximum Ökotypen	MO	Kalenderwoche des maximalen Fruchtkörperaufkommens eines Ökotyps in einem bestimmten Jahr	$NF(KW,o,a)(max)$	Abgeleitet aus PO (s. HALBWACHS 2007: 158)
Artenmaximum Ökotypen	MAO	Kalenderwoche des maximalen Artenaufkommens eines Ökotyps in einem bestimmten Jahr	$NS(KW,o,a)(max)$	Abgeleitet aus PO (s. HALBWACHS 2007: 158)
Produktivitätsmaximum Ökotypen	MPO	Kalenderwoche des maximalen Biomassenaufkommens eines Ökotyps in einem bestimmten Jahr	$BM(KW,o,a)(max)$	Abgeleitet aus MAO
Jährliche Produktivitätssummen der Ökotypen	PJ	Summe der relativen Biomassen in einem Beobachtungsjahr (nur terricole und Mykorrhizapilze)	$\Sigma BM_{(a)}$	Abgeleitet aus BM
Relatives Artenmaximum (Spezies) bezogen auf MAO	RSO	Differenz zwischen den jährlichen Maxima einer Art (nur terricole und Mykorrhizapilze) und dem Artenmaximum des zugehörigen Ökotyps (MAO) über min. 3 Beobachtungsjahre gemittelt	$(MAO_{(t)} - MS_{(s(t))}) (KW, \bar{a})$ bzw. $(MAO_{(m)} - MS_{(s(m))}) (KW, \bar{a})$	Neudefinition
Jährliche Artenabfolge: Relatives zwischenartliches Fruktifizierungsmaximum (Spezies)	RSS	Differenz der jährlichen Fruktifizierungsmaxima zweier Arten (nur terricole und Mykorrhizapilze) über min. 3 Beobachtungsjahre gemittelt	$(MS_{(s1)} - MS_{(s2)}) (KW, \bar{a})$	Neudefinition

Ergebnisse

Fruktifizierungsverhalten der Ökotypen

Die Aufzeichnungen der Jahre zwischen 2000 und 2003 ergaben kein einheitliches Bild (Abb. 2–5). Die Maxima der Artenzahlen der drei Ökotypen fielen 2001 und 2002 auf die 40. Kalenderwoche zusammen, während in den übrigen Jahren die terricolen Pilze den Mykorrhizabildnern nacheilten. Die Verschiebung in 2000 betrug rund 3 Wochen (42. KW) und in 2003 bis zu 5 Wochen (44.–46. KW).

Die Phasenverschiebung zwischen den Maxima der Fruchtkörper bzw. der relativen Produktivität in den Beobachtungsjahren folgt keinem deutbaren Muster. Mal erreichen die Mykorrhizabildner ein Produktivitätsmaximum vor den terricolen Pilzen, mal verhält es sich umgekehrt. Zu beachten ist dabei, dass das Jahr 2003 mit seiner extremen Trockenheit als Ausreißerjahr gelten muss. Phasenverschiebungen zwischen Artenzahlenmaxima und Produktivitätsmaxima sind ebenfalls erkennbar, obwohl auch hier keine Muster ins Auge springen.

Deutlich wird, dass die Maxima der Fruchtkörper und der relativen Biomassen nur bedingt korrelieren. Die Jahrgänge der Abundanz sind trotzdem in dieser Studie aufgenommen worden, um die Ergebnisse mit anderen Arbeiten besser vergleichen zu können.

Abweichend von den Untersuchungen von AGERER (1985) ist der Zusammenhang mit den siebenwöchigen Vorausgangsniederschlägen im vorliegenden Fall undeutlich. Die Maxima lassen sich etwas zwangloser mit dem Jahrgang der Bodenfeuchte in Verbindung bringen. Demnach erscheinen die Fruchtkörper von terricolen und Mykorrhiza bildenden Pilzen in etwa mit dem Erreichen eines herbstlichen Feuchteplateaus.

Ergänzend zu den aufgeführten Jahrgängen wurde untersucht, ob Zusammenhänge mit den Mondphasen erkennbar sind (Beispiel: Abb. 1). Falls die Fruktifizierung nicht vom Mondzyklus abhängt, beträgt die Wahrscheinlichkeit eines Fruktifizierungspeaks von terricolen und Mykorrhizapilzen bei der hier vorliegenden wöchentlichen Frequenz der Fruchtkörperaufnahmen für Vollmond und Neumond 25 %, für die Phasen dazwischen 50 %. Die für die vier Beobachtungsjahre ermittelten Treffer scheinen demnach für beide Ökotypen (tendenziell) zufällig verteilt zu sein (Tab. 2). Bei den lignicolen Pilzen sieht es ähnlich aus (Daten nicht gezeigt).

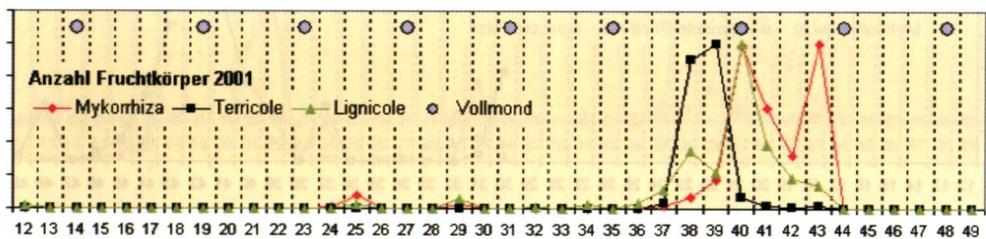


Abb. 1: Mondphasen im Vergleich zu den Fruktifizierungspeaks der terricolen und Mykorrhizapilze (typisches Beispiel). Mondphasen 2001 nach AIUB (2007).

Tab. 2: Auftreten der Fruktifizierungspeaks (Treffer) im Vergleich mit den Erwartungswerten bei zufälliger Verteilung (in Klammern) während eines Mondzyklus. Dabei wird unterschieden zwischen Neumond (N), Vollmond (V) und den Zwischenphasen (X).

Peaks	terricole Pilze			Mykorrhizapilze		
	X	N	V	X	N	V
Fruchtkörper	5 (4,5)	1 (2,25)	3 (2,25)	5 (5)	3 (2,5)	2 (2,5)
Artenzahl	8 (6)	0 (3)	4 (3)	3 (5)	5 (2,5)	2 (2,5)
Biomasse	4 (3,5)	1 (1,75)	2 (1,75)	4 (4)	2 (2)	2 (2)

Phänologie der Ökotypen 2000

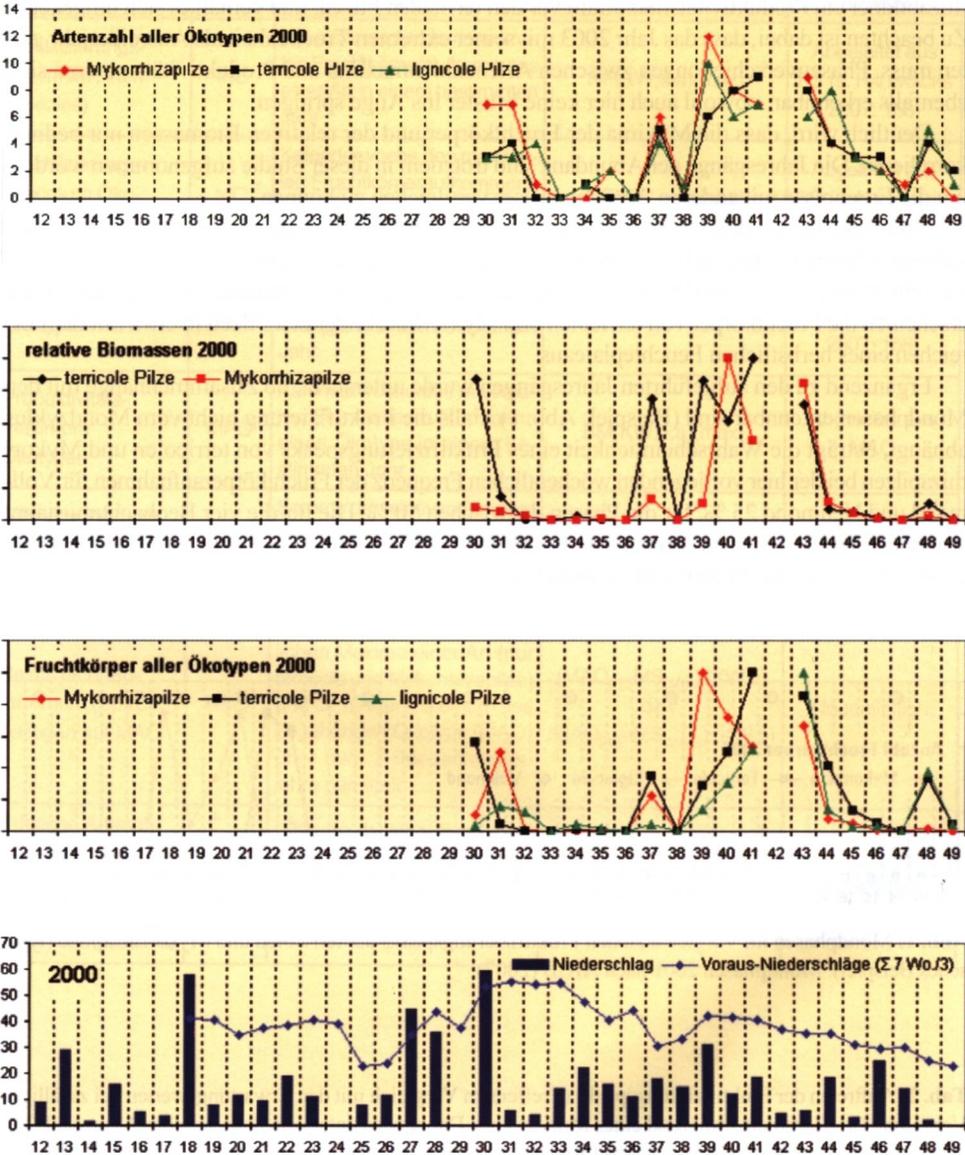


Abb. 2: Jahrgänge der Artenzahlen, Abundanz und der relativen Produktivität im Vergleich mit dem Niederschlagsverlauf für das Jahr 2000. Die Darstellungen von Abundanz und rel. Produktivität sind zur Hervorhebung der zeitlichen Verläufe auf eine Skala von 1–10 normiert worden. Die zugehörigen Ordinate sind deshalb dimensionslos. Die Jahrgänge der absoluten Artenzahlen sind in HALBWACHS (2007: 174) dargestellt. Aus dem gleichen Grund sind die Vorausgangsniederschläge mit dem Faktor 1/3 an die Ordinate (mm Niederschlag) angepasst worden. Die Abszisse weist die Kalenderwochen aus.

Phänologie der Ökotypen 2001

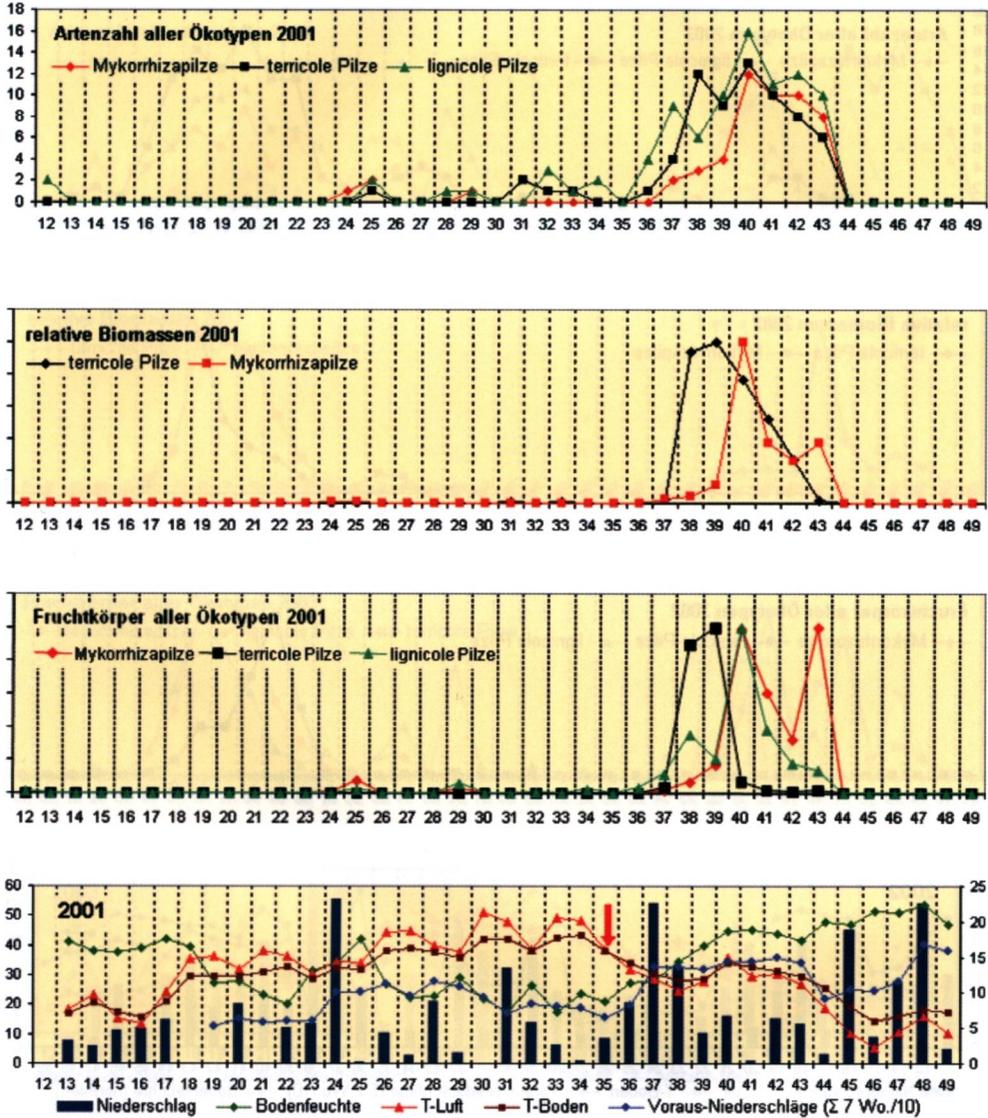


Abb. 3: Jahresgänge der Artenzahlen, Abundanz und der rel. Produktivität im Vergleich mit dem Niederschlagsverlauf für das Jahr 2001. Die Darstellungen von Abundanz und rel. Produktivität sind zur Hervorhebung der zeitlichen Verläufe auf eine Skala von 1–10 normiert worden. Die zugehörigen Ordinaten sind deshalb dimensionslos. Die Jahresgänge absoluten Artenzahlen sind in HALBWACHS (2007: 174) dargestellt. Aus dem gleichen Grund sind die Vorausgangsniederschläge mit dem Faktor 1/10 an die linke Ordinate (mm Niederschlag) angepasst worden. Die Skala der rechten Ordinate bezieht sich auf die Temperaturen und die Bodenfeuchte. Die Abszisse weist die Kalenderwochen aus. Der rote Pfeil markiert die Woche, in der die Durchschnittstemperatur der Luft unter diejenige des Bodens zu fallen begann.

Phänologie der Ökotypen 2002

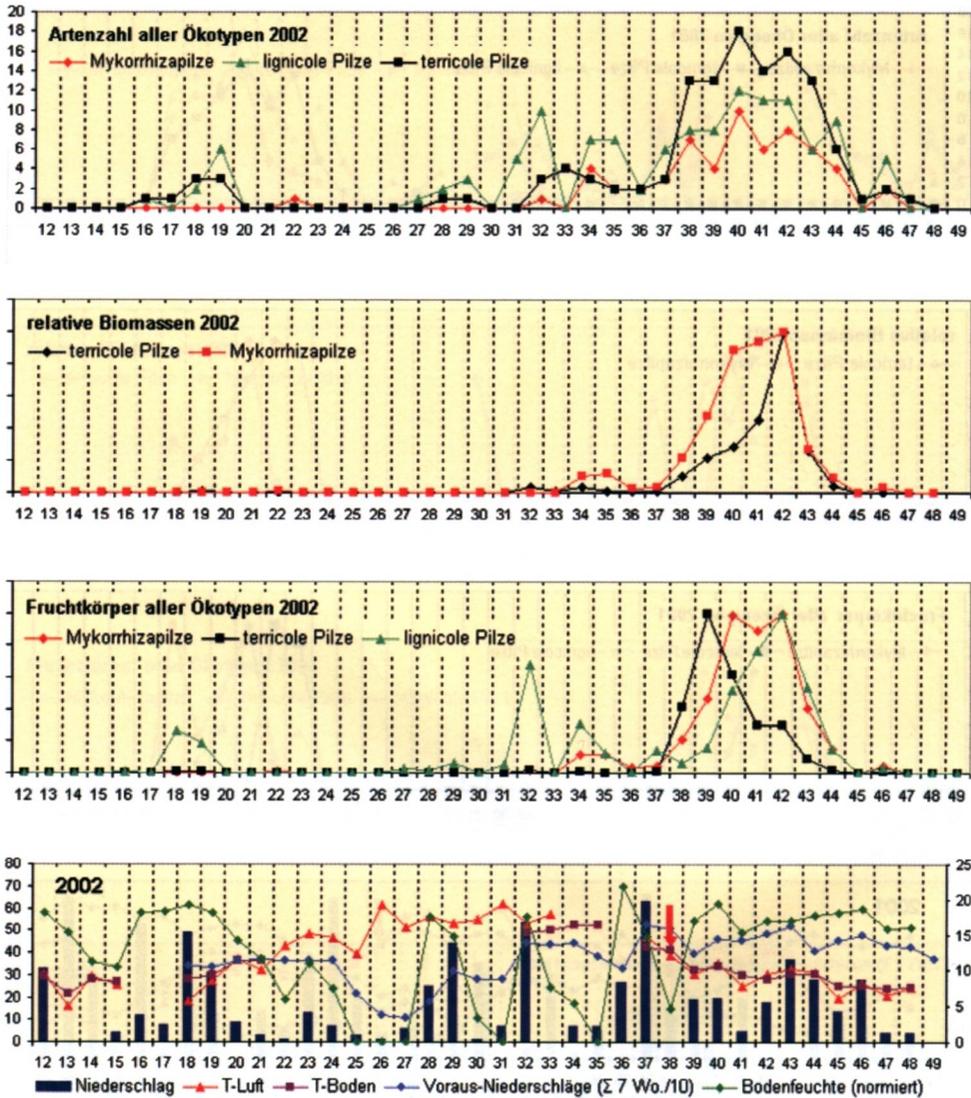


Abb. 4: Jahresgänge der Artenzahlen, Abundanz und der rel. Produktivität im Vergleich mit dem Niederschlagsverlauf für das Jahr 2002. Die Darstellungen von Abundanz und rel. Produktivität sind zur Hervorhebung der zeitlichen Verläufe auf eine Skala von 1–10 normiert worden. Die zugehörigen Ordinaten sind deshalb dimensionslos. Die Jahresgänge der absoluten Artenzahlen sind in HALBWACHS (2007: 174) dargestellt. Aus dem gleichen Grund sind die Vorausgangsniederschläge mit dem Faktor 1/10 an die linke Ordinate (mm Niederschlag) angepasst worden. Die Skala der rechten Ordinate bezieht sich auf die Temperaturen und die normierte Bodenfeuchte (seit 2002 über die Saugspannung gemessen). Die Abszisse weist die Kalenderwochen aus. Der rote Pfeil markiert die Woche, in der die Durchschnittstemperatur der Luft unter diejenige des Bodens zu fallen begann.

Phänologie der Ökotypen 2003

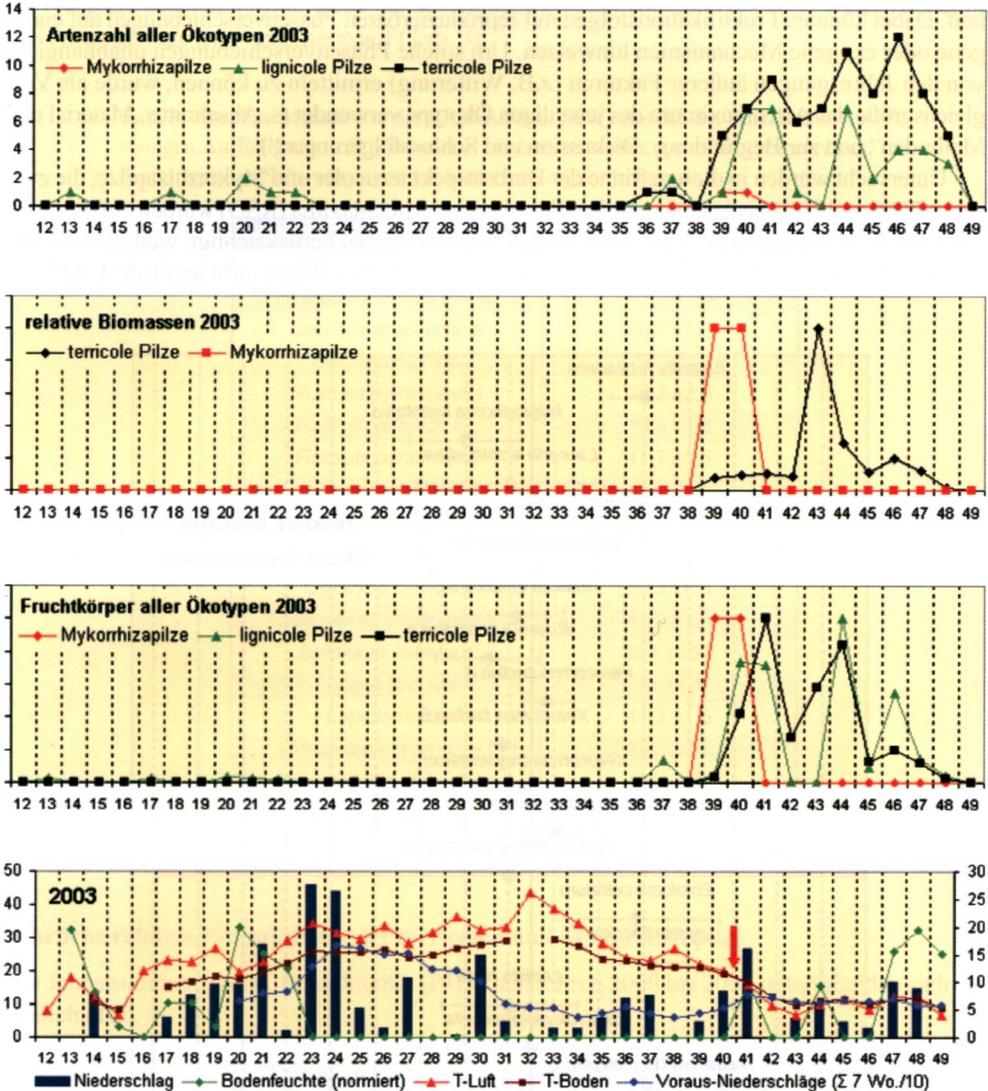


Abb. 5: Jahresgänge der Artenzahlen, Abundanz und der rel. Produktivität im Vergleich mit dem Niederschlagsverlauf für das Jahr 2003. Die Darstellungen von Abundanz und rel. Produktivität sind zur Hervorhebung der zeitlichen Verläufe auf eine Skala von 1–10 normiert worden. Die zugehörigen Ordinaten sind deshalb dimensionslos. Die Jahresgänge der absoluten Artenzahlen sind in HALBWACHS (2007: 174) dargestellt. Aus dem gleichen Grund sind die Vorausgangsniederschläge mit dem Faktor 1/10 an die linke Ordinate (mm Niederschlag) angepasst worden. Die Skala der rechten Ordinate bezieht sich auf die Temperaturen und die normierte Bodenfeuchte (seit 2002 über die Saugspannung gemessen). Die Abszisse weist die Kalenderwochen aus. Der rote Pfeil markiert die Woche, in der die Durchschnittstemperatur der Luft unter diejenige des Bodens zu fallen begann.

Relative und absolute Maxima der terricolen und Mykorrhizapilze

Fruchtkörper von unterschiedlichen Pilzarten erscheinen zu unterschiedlichen Zeiten im Jahresablauf. Dabei könnten Fruktifikationsfolgen mit reproduzierbaren Phasenverschiebungen auf endogene oder exogene Mechanismen hinweisen. Um solche Phasenverschiebungen unabhängiger von den Jahrgängen äußerer Faktoren (z.B. Witterung) ermitteln zu können, wurde als Vergleichsgröße das Artenmaximum des jeweiligen Ökotyps verwendet (s. Abschnitte „Material und Methoden“ und zur Begründung „Diskussion und Schlussfolgerungen“).

Untersucht wurden in diesem Sinne der Herbstaspekt terricoler und Mykorrhizapilze, die zwischen 2000 und 2002 beobachtet wurden. Die relativen Artenmaxima (RSO) wurden auf die zugehörigen Ökotypen bezogen. *Xerocomus badius* wurde zweimal berücksichtigt, weil die Fruktifizierung im Jahr 2000 zwei gleiche Maxima zu unterschiedlichen Zeiten aufwies (Tab. 4, Abb. 6).

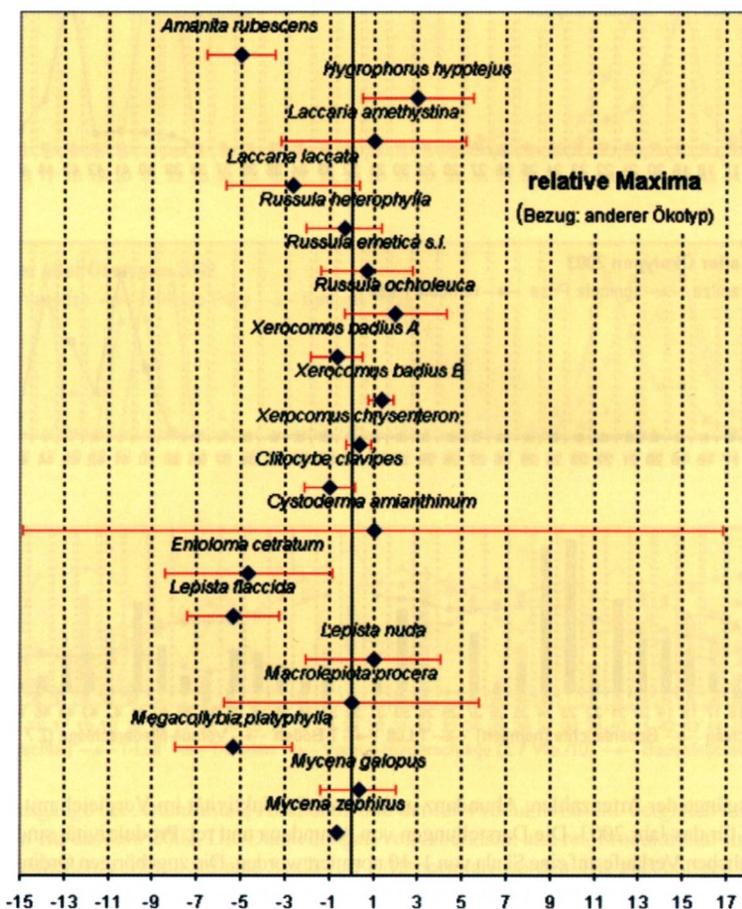


Abb. 6: Relative Fruktifizierungsmaxima von ausgewählten terricolen und Mykorrhizapilzen (RSS, siehe Tabelle 1). Die Abszisse zeigt die Fruktifizierungsdifferenzen zum Fruchtkörpermaximum (0-Linie) der zugehörigen ökologischen Gruppe, als Kalenderwochen. Die waagrecht Linien („Whisker“) geben die Standardabweichungen an.

Auffällig sind die Arten mit nur geringen Abweichungen von den Artenmaxima der zugehörigen Ökotypen, wie z.B. bei *Clitocybe clavipes*, *Mycena zephrus* oder *Russula emetica*.

Auch die absoluten Mittelwerte der Artenmaxima (MS) von 2000 bis 2003 weisen bei einigen Arten geringe Schwankungen auf (Tab. 3):

Tab. 3: Absolute Mittelwerte der Artenmaxima (KW) einschl. der Standardabweichungen. Auffällig sind z.B. *Xerocomus chrysenteron* oder auch *Clitocybe clavipes*, die nur geringe Schwankungen im Untersuchungszeitraum zeigen.

Taxon	FK-Maximum
<i>Amanita rubescens</i>	34,7 ±5
<i>Hygrophorus hypothejus</i>	42,7 ±1,5
<i>Laccaria amethystina</i>	40,7 ±2,1
<i>Laccaria laccata</i>	37 ±4,4
<i>Russula heterophylla</i>	39,3 ±2,5
<i>Russula emetica s.l.</i>	40,3 ±1,2
<i>Russula ochroleuca</i>	41,7 ±1,5
<i>Xerocomus badius A</i>	39 ±1,7
<i>Xerocomus badius B</i>	41 ±1,7
<i>Xerocomus chrysenteron</i>	40 ±0
<i>Clitocybe clavipes</i>	39,3 ±0,6
<i>Cystoderma amianthinum</i>	41,3 ±1,5
<i>Entoloma cetratum</i>	35,7 ±15,7
<i>Lepista flaccida</i>	35 ±4,4
<i>Lepista nuda</i>	41,3 ±1,5
<i>Macrolepiota procera</i>	40,3 ±2,5
<i>Megacollybia platyphylla</i>	35 ±6,1
<i>Mycena galopus</i>	40,7 ±2,1
<i>Mycena zephrus</i>	39,7 ±1,2

Jährliche relative Produktivität der terricolen und Mykorrhizapilze

Die Jahressummen der rel. Produktivität (PJ) in den Jahren 2000 bis 2003 unterscheiden sich erheblich (Tab. 4):

Tab. 4: Jahressummen der relativen Produktivität.

Jahr	terricole Pilze	Mykorrhizapilze
2000	1959	4142
2001	7898	1414
2002	6568	3292
2003	4089	8

Trotz der Tatsache, dass im Jahre 2000 die Fruchtkörper erst ab der 30. Kalenderwoche registriert wurden, bleiben die relativen Biomassen in den Jahren 2001 und 2003 deutlich unter den Werten der übrigen Jahre.

Phänologie der Arten

Im Anhang sind die Jahresgänge der aufgefundenen Arten dargestellt (Abb. 7-15). Eine Auffälligkeit besteht im frühen Fruktifizieren von *Hygrophorus hypothejus* und *Russula heterophylla*. Über das massive Auftreten von *Hygrophoropsis aurantiaca* im Trockenjahr 2003 wurde schon in der Vorgängerstudie berichtet (HALBWACHS 2007: 181). *Xerocomus chrysenteron* war der einzige Mykorrhizapilz im Trockenjahr 2003, der fruktifizieren konnte, wenn auch nur mit zwei Fruchtkörpern.

Zuweilen fruktifizierten typische Herbstarten wie z.B. *Gymnopilus penetrans* (2000) oder *Hypholoma fasciculare* (2000 und 2002) schon im Sommer.

Ein Vergleich zwischen den Kurvenverläufen von Arten, die in einem oder mehreren Jahren häufig auftraten, weist einen Trend auf (s. Tab. 6).

Der visuelle Vergleich zeigt, dass die meisten Mykorrhizapilze im Gegensatz zu den meisten terricolen Saprophyten langsamer ihr Fruktifizierungsmaximum erreichen und dafür schneller aufhören Fruchtkörper zu bilden. Eine statistische Auswertung der Schiefe führt bei der vorliegenden Datenlage zu keinen aussagekräftigeren Erkenntnissen.

Tab. 6: Schiefetrends der Fruktifizierungskurven ausgewählter Arten (Mykorrhizapilze farbig hinterlegt). Rechtssteil bedeutet einen langsameren Anstieg als Abfall, bzw. umgekehrt bei linkssteilen Kurven.

Taxon	rechtssteil	± symmetrisch	linkssteil
<i>Clitocybe clavipes</i>		X	
<i>Cystoderma amianthinum</i>	X		
<i>Hygrophoropsis aurantica</i>	X		
<i>Lycoperdon nigrescens</i>		X	
<i>Macrolepiota procera</i>			X
<i>Megacollybia platyphyllum</i>			X
<i>Melanophyllum haematospermum</i>			X
<i>Mycena galopus</i>			X
<i>Mycena pura</i>			X
<i>Mycena zephrus</i>	X		
<i>Rhodocollybia butyracea s.l.</i>		X	
<i>Cortinarius sommerfeltii</i>	X		
<i>Laccarius laccata</i>			X
<i>Lactarius hepaticus</i>	X	X	
<i>Lactarius quietus</i>	X		X
<i>Russula emetica s.l.</i>		X	
<i>Russula heterophylla</i>	X		
<i>Russula ochroleuca</i>	X		
<i>Xerocomus badius</i>		X	
<i>Xerocomus chrysenteron</i>	X		

Diskussion und Schlussfolgerungen

Methoden

Die Vorgehensweisen bei der Datenerhebung und -aufbereitung sind in der Vorläuferstudie (HALBWACHS 2007: 174-177) hinreichend beschrieben worden. Die in der vorliegenden Arbeit dargelegten phänologischen Betrachtungsweisen und die damit in Verbindung stehenden Kenngrößen bedürfen aber ebenfalls einer kritischen Betrachtung.

Wie AGERER (1985: 97f) ausführt, sind phänologische Vergleiche zur Fruktifizierung von Pilzen anhand der (relativen) Produktivität am besten geeignet, um Zusammenhänge mit der Verfügbarkeit von Wasser bzw. Niederschlägen aufzudecken. Letztlich muss aber unterstellt werden, dass Produktivitäts-Zeitreihen die Ressourcenlage bzw. die Ressourcenmobilisierung insgesamt abbilden. Dabei spielt wahrscheinlich die unterschiedliche Lebensstrategie („life-history strategy“, ANDREWS 1992) der drei Ökotypen eine differenzierende Rolle. Das Spektrum reicht von Pilzen, die neue Nährstoffangebote (Streu!) schnell nutzen können und häufig in großen Mengen fruktifizieren (r-selektiert, z.B. *Mycena*) bis zu Arten, die sich auch unter Nahrungskonkurrenten behaupten können (K-selektiert, wie die meisten Mykorrhizabildner). Es liegt nahe, dass lignicole, terricole und Mykorrhiza bildende Pilze vorwiegend unterschiedliche Strategien der Ressourcenmobilisierung einsetzen. Deshalb überrascht es nicht, dass die Produktivitätsmaxima der Ökotypen in der Regel zu unterschiedlichen Zeiten auftraten.

Analysen mit Hilfe von Fruchtkörperzahlen sind ebenfalls sensitiv gegenüber den Lebensstrategien der Pilze, führen aber zu Verzerrungen, wenn damit Produktivität abgebildet werden soll (FEEST 2006: 114). Trotzdem wurden in dieser Studie zu Vergleichszwecken auch die Jahresgänge der Fruchtkörperzahlen aufgenommen.

Das synchrone Auftreten der durchschnittlichen Artenmaxima der lignicolen, terricolen und Mykorrhiza bildenden Gruppen bestätigt die Vermutung, dass damit keine ökologischen Strategien zur Ressourcenmobilisierung abgebildet werden (können). Sinnvoll scheint hingegen die Verwendung von Artenmaxima zur zeitlichen Einordnung der maximalen Biodiversität im Jahresverlauf sowie als Bezugsgröße für den Erscheinungszeitpunkt einzelner Arten zu sein (Relatives Artenmaximum RSO, wie in „Material und Methoden“ vorgeschlagen). Relative Artenmaxima könnten auch Aufschlüsse zu autökologischen Eigenschaften liefern, z.B. bei Arten, die trockene oder kalte Lebensräume bevorzugen. Die Abb. 6 im Abschnitt „Ergebnisse“ zeigt z.B., dass *H. hypothejus* drei Wochen später Fruchtkörper bildet, als das Mykorrhizapilze im Durchschnitt zeigen.

Die relativen Fruktifizierungsmaxima der Arten (RSO) werden auf die durchschnittlichen Artenmaxima der Ökotypen bezogen, weil sie weniger strategiesensitiv sind als z.B. Fruchtkörpermaxima, bei denen Arten mit vielen kleinen Fruchtkörpern überproportional in den Mittelwert eingehen. Geeignet wäre auch ein Bezug auf die Biomassen, weil sie eine proportionale Gewichtung der Individuenzahlen herbeiführt.

Die bei der Ermittlung der Kenngrößen RSO und RSS (jährliche Artenabfolge) registrierten Auffälligkeiten könnten aufgrund der geringen Stichprobenzahl Artefakte sein. Dies bedarf weiterer Klärung.

Der Zusammenhang zwischen Fruktifizierung und den Mondphasen (s. auch Halbwachs 2008) wurde anhand der wöchentlichen Fruchtkörperauszählungen untersucht. Dieses relativ grobe Raster könnte Regelmäßigkeiten verdecken. Wünschenswert wäre eine feinere Auflösung, wie sie z.B. RICHTER (2006) verwendete.

Ergebnisse

Es sei nochmals auf die für phänologische Untersuchungen geringe Laufzeit von vier Jahren hingewiesen. Eine statistische Absicherung der Ergebnisse ist daher nicht möglich. Aus diesem Grund sind viele der nun folgenden Schlussfolgerungen eher hinweisender Natur, auch wenn die Interpretation des einen oder anderen Ergebnisses zunächst schlüssig erscheinen mag.

Die Darstellung kann aber dazu anregen, den Forschungsfaden mit neuen Studien oder anhand anderer Datenbestände aufzunehmen.

Phasenverschiebungen der Maxima (Arten, Fruchtkörper, Produktivität):

Die jährlichen Maxima der Artenzahlen der Ökotypen fallen, wie bereits 2007 berichtet, weitgehend zusammen. Sie liegen in der Regel zeitlich zwischen den Produktivitätsmaxima. Eine Ausnahme ist das Jahr 2003, in dem die Artenmaxima der Ökotypen zueinander leicht verschoben waren, wahrscheinlich weil zuerst die xerotoleranten Vertreter der terricolen und Mykorrhizapilze zum Zuge kamen. (s.a. STRAATSMA 2001: 520)

Grundvoraussetzung für eine optimale Fruktifizierung aller Ökotypen scheint ein ausreichender Feuchtepegel zu sein, der abgesehen von unterschiedlichen autökologischen Eigenschaften der registrierten Arten, für alle Ökotypen ähnlich ist. Trotz gegenteiliger Befunde von O'DELL et al. (1999) weisen die scheinbar regellosen Produktivitätsmaxima der terricolen und Mykorrhizapilze auf Mechanismen hin, die sich weniger direkt mit dem Witterungsverlauf, wahrscheinlicher aber mit der symbiotischen Lebensweise der Mykorrhizapilze erklären lassen.

Anders als bei den terricolen Saprophyten beeinflussen die saisonalen physiologischen Vorgänge in den pflanzlichen Symbiosepartnern (Mobilisierung von Zuckern, Phytohormone usw.) die Fruktifizierung wohl mehr, als die im Boden vorhandenen Nährstoffe und Wasser. Diese Hypothese ließe sich weiter überprüfen, wenn zu den Phänophasen der Gehölze während der Untersuchungsjahre Erkenntnisse vorlägen. Wie schon in der Vorgängerstudie angemerkt, sind die Daten des Deutschen Wetterdienstes für den untersuchten Zeitraum und Region nicht dazu geeignet (HALBWACHS 2007: 152, 174).

Die Jahre 2000 und 2002 waren Mastjahre (BVEL 2004). In solchen Jahren sind die physiologischen bzw. biochemischen Veränderungen bei der Fruchtbildung und -reife von Gehölzen besonders groß. Zum Einen setzen sie in Mastjahren die Nährstoffe überwiegend für die Samenbildung, kaum für ihr Wachstum ein (LYR et al. 1992: 513f). Zum Anderen wird eine Vielzahl von biologisch aktiven Verbindungen (z.B. Enzyme und Wachstumshormone) in der Pflanze mobilisiert und die Atmung steigt vorübergehend stark an (LIBBERT 1993: 298f). Der dann gesteigerte Ethylen-Stoffwechsel der Pflanze könnte eine besondere Rolle spielen, weil dieses Gas die Bildung von Mykorrhizen fördert, zumindest bei *Pinus mugo* (RUPP et al. 1989). All dies hat möglicherweise rückkoppelnde Wirkungen auf den Mykorrhizapartner, die Fruchtkörperbildung anzuregen. Die Produktivität der Mykorrhizapilze war in den Mastjahren jedenfalls vergleichsweise hoch (s. Tab. 4). Falls hier ein Zusammenhang besteht, bliebe zu klären, ob die hohe Reproduktionsrate der Pilze auch einen Vorteil für den pflanzlichen Symbionten mit sich bringt. Vorstellbar wäre, dass es für Bäume gerade in einem Mastjahr von Vorteil ist, wenn sich ihre pilzlichen Partner besser ausbreiten bzw. behaupten können. Dies könnte vor allem für das Folgejahr gelten, in dem vermehrt neue Pflanzen keimen, deren Feinwurzeln nicht immer Kontakt mit den schon mykorrhizierten Wurzeln des Baumbestandes haben (z.B. bei Samenaustrag aus verinselten Beständen oder Sameneintrag in kalamitätsbedingte Ruderalinseln).

2001 ist dagegen die Produktivitätssumme der terricolen Pilze im Vergleich zu den Mykorrhizapilzen höher, was auf geringeren Konkurrenzdruck durch weniger Mykorrhizabildner hinweisen könnte. Es ist in diesem Zusammenhang bekannt, dass Mykorrhizen die Streuzersetzung unterdrücken („Gadgil-Effekt“: GADGIL & GADGIL 1974).

Die beobachteten leichten Phasenverschiebungen zwischen den Arten- und Produktivitätsmaxima der Mykorrhizapilze in den Jahren 2000 und 2002 (Abb. 2 und 4) sind wahrscheinlich auf die geringe Artenzahl des aufgefundenen Artenkollektivs zurückzuführen (10–12 Arten, 2003 wurde als Ausreißerjahr hier nicht berücksichtigt). Bei solch niedrigen Stichprobenumfängen wirken sich geringfügige Unterschiede in den Fruktifizierungsbedingungen, z.B. bei der Witterung, erheblich auf die Produktivität aus. Dies liegt daran, dass dann jene Arten die statistische Verteilung bestimmen, die von den durchschnittlichen autökologischen und phänotypischen Eigenschaften des Artenkollektivs abweichen. Bei ausreichend hoher Stichprobenzahl gleichen sich diese Unterschiede offenbar aus, so dass bei solchen Untersuchungen Arten- und Produktivitätsmaxima der Mykorrhizapilze zusammenfallen (O'DELL et al. 1999). Der Beobachtungszeitraum reichte aber nicht aus, um diesen Zusammenhang zu bestätigen oder auszuschließen.

Aus den Verläufen der Fruchtkörpermengen der drei Ökotypen lassen sich für die Zielsetzungen dieser Studie keine zusätzlichen Erkenntnisse gewinnen.

Fruktifizierungsmaxima und Niederschlagsverläufe

Dass die von AGERER (1985) vermutete Relevanz der siebenwöchigen Vorausgangsniederschläge hier nicht beobachtet wurde, liegt wohl einerseits an den unterschiedlichen Rahmenbedingungen der Untersuchungsflächen. Dies kann u.a. bedeuten, dass die in dieser Studie beobachtete Korrelation mit den Bodenfeuchtebedingungen bzw. der in der Vorgängerstudie bereits angesprochenen herbstlichen Temperaturinversion zwischen Luft und Boden (HALBWACHS 2007: 182) nicht in gleicher Ausprägung auf andere Situationen übertragbar sein muss. Das geringe Wasserhaltevermögen des Bodens im Rodgauer Untersuchungsgebiet favorisiert die Wasserkondensation durch die herbstliche Temperaturumkehrung in oberen Bodenschichten, weil solche Böden die Feuchte nur gering binden und das Wasser gut diffundieren kann. Es könnten aber auch Stichprobenartefakte eine Rolle bei den schlecht zu vergleichenden Ergebnissen der beiden Studien gespielt haben.

Ob hohe Frühjahrstemperaturen zu höherer Produktivität von Mykorrhizapilzen führen, wie AGERER (1985) vermutete, lässt sich aus den erhobenen Daten nicht schlüssig beantworten, weil die Datenbasis unterschiedlich ist. Die Temperaturmittelwerte von Mitte März bis Sommeranfang lagen 2001 bei 12 °C, ein Jahr später bei 10 °C. Die relative Produktivität waren aber 2001 weniger als halb so groß wie 2002 (s. Tab. 4). 2003 war ein zu extremes Jahr mit hohen Temperaturen auch im Frühjahr (Mitteltemperatur 13 °C) und einer sommerlichen Dürreperiode bis in den Frühherbst, um in die Betrachtung mit einbezogen zu werden. Der Befund aus den Jahren 2001 und 2002 spricht aber dafür, dass es zumindest keinen zwingenden Einfluss der Frühjahrstemperaturen auf die Fruchtkörperbildung von Mykorrhizapilzen gibt. Dazu wäre es nach AGERER (1985: 147) erforderlich, dass die Vorausgangsniederschläge mit den aus den Frühjahrstemperaturen abgeleiteten potentiellen Fruktifizierungsmaxima zusammenfallen.

Eine für die Fruktifizierung prägende Rolle von Frühjahrsniederschlägen (hier Kalenderwochen 12-22), die sich auf Artenzahl, Fruchtkörper und rel. Produktivität auswirken sollten, wurde nicht beobachtet (Daten nicht gezeigt). Der mit dieser Beobachtung (SALERNI 2002, SENN-IRLET et al. 2004) zuweilen vorgebrachte Erklärungsansatz, dass üppige Frühjahrsniederschläge die Myzelbildung fördern, was im Herbst zu mehr Fruchtkörperbildung führe, kann demnach nicht bestätigt werden. Auch aus den Beobachtungen von KARASCH (2001, 2002) lässt sich ein solcher Mecha-

nismus nicht ableiten. Es gibt aber Hinweise, dass es zwischen Myzelmenge und Ausbildung von Fruchtkörpern keinen linearen Zusammenhang gibt (DAHLBERG & STENLID 1994, DEACON & FLEMING 1992: 256), trotz widersprüchlicher Befunde. AGERER (1990) fand für das Erscheinen von Fruchtkörpern von *Russula ochroleuca* durchaus einen Zusammenhang mit der Mykorrhizamenge. Auch eine hohe Mykorrhizavielfalt muss sich keineswegs in einer ebensolchen Vielfalt der Fruchtkörper ausdrücken (YAMADA & KATSUYA 2001). Alles in allem muss sicher eine kritische Myzel- bzw. Mykorrhizamasse vorhanden sein, damit Pilze fruktifizieren können. Myzel bzw. Mykorrhizen werden aber nicht nur im Frühjahr gebildet, sondern besonders im Herbst (KOTTKE & AGERER 1983, CHENG & BLEDSOE 2002: 101, 104).

Es ist deshalb auch nachvollziehbar, dass, wenn nach ausgeprägten Frühjahrsniederschlägen eine lang andauernde Trockenzeit folgt, die Großpilze in geringerem Umfang und verzögerter fruktifizieren, als in Jahren mit durchschnittlicher Witterung (CHENG & BLEDSOE 2002: 105) (s.a. Abb. 5).

Das wohl als Notreaktion auf Trockenstress beobachtete Phänomen des Feinwurzelszuwachses von Bäumen während besonders niederschlagsarmer Perioden (CHENG & BLEDSOE 2002: 101) hat auf die Bildung von Fruchtkörpern der Mykorrhizapilze offenbar keine förderliche Wirkung, wahrscheinlich weil eine Mindestfeuchte für die Ausbildung von Mykorrhizen erforderlich ist, oder die eingesetzten Kohlenhydrate zunächst für die vermehrte Bildung von Wurzelbiomasse verwendet werden.

Aber auch die übrigen herbstlichen Randbedingungen haben vermutlich Einfluss auf das Fruktifizierungsverhalten aller ökologischen Typen, vor allem auf die Mykorrhizapilze wegen der Wechselwirkung mit ihren Symbiosepartnern. Sonst wäre es nur schwer erklärbar, dass 2003 Fruchtkörper von *X. chrysenteron* schon knapp vor dem Einsetzen der Herbstniederschläge aufgefunden wurden. Möglicherweise ist dies auf den „hydraulic lift“ zurückzuführen, also dem Transport von Wasser aus tieferen Wurzeln in oberflächennahe Wurzeln (ISHIKAWA & BLEDSOE 2000), von dem auch Mykorrhizen profitieren. Dass nur *X. chrysenteron* fruktifizierte und keine anderen Mykorrhizapilze, könnte daran liegen, dass trockenstolerante Arten hier im Vorteil sind. *Xerocomus chrysenteron* zählt offenbar hierzu. Die Art stellt zumindest keine ausgeprägten Ansprüche an die Bodenfeuchte (KRIEGLSTEINER 2000: 321).

Fruktifizierungsmaxima und Mondphasen

Das Ergebnis der Mondphasenanalyse kann einen „Mondeffekt“ bei der Fruktifizierung nicht nachweisen, aber wegen des relativ groben Rasters auch nicht völlig ausschließen. Es muss aber die Frage gestellt werden, welchen Vorteil ein Pilz lebensstrategisch und letztlich phylogenetisch von einer solchen Abhängigkeit hätte. Vorstellbar wäre ein Zusammenhang mit Licht als Auslöser für Fruktifizierung (s.a. REIJNDERS 1963). Wolkenlose Vollmondnächte könnten theoretisch einen solchen Reiz liefern (ENDRES & SCHAD 1997:112f). Ob die dort angeführten Beispiele einer rigiden Datenanalyse standhalten würden, sei dahingestellt. GUIARD (2002) beispielsweise kam in einer Reanalyse der Daten von HIRSCHMANN & HIRSCHMANN (2000) zum Schluss, dass die verwendeten statistischen Methoden bei deren Untersuchungen zum Einfluss des Mondes auf die Abundanz von Pilzen zu Artefakten geführt haben, wahrscheinlich verstärkt durch das „mondorientierte“ Verhalten von Pilzsammlern. Auch KEGEL (2000), GOLDHAHN (2001) und RICHTER (2006) kommen zu dem Schluss, dass Mondeinflüsse eher unwahrscheinlich sind. Auch dass es durchaus Großpilze gibt, bei denen die Fruktifizierung streng mit dem Tag/Nacht-Zyklus (= Wechsel von Dunkelheit und Licht) synchronisiert ist, z.B. bei *Coprinus cinereus* (WINTERSTEIN 2001), widerspricht nicht dieser Einschätzung. Im Gegenteil, würde das Mondlicht diesen Rhythmus nicht

sogar stören? Aller Wahrscheinlichkeit ist die Lichtintensität des Mondes ohnehin zu gering, um Pilzwachstum auszulösen, und auch andere physikalische Wechselwirkungen des Mondes kommen kaum in Betracht (HALBWACHS 2008).

Fruktifizierungsverhalten der terricolen und Mykorrhiza bildenden Arten

Die relativen und absoluten Maxima der terricolen und Mykorrhizapilze (RSO) weisen Arten mit nur geringer zeitlicher Schwankungsbreite über die Jahre 2000 bis 2003 aus. Falls es sich dabei nicht um ein Stichprobenartefakt handelt, könnte dies auf Faktoren hinweisen, die unabhängig vom Witterungsverlauf sind. Bei den Mykorrhizapilzen wäre dann naheliegend, eine Wechselwirkung mit ihren Symbiosepartnern zu vermuten. Der Stoffwechsel der pflanzlichen Symbiosepartner reagiert aber auch auf veränderliche, äußere Einflüsse, z.B. auf die Witterung. Leider werden in den im Laufe dieser Studie recherchierten Arbeiten über Ektomykorrhizapilze Wirkungen von Temperatur und Feuchte in aller Regel nur auf den Pilz bezogen. Symbioserelevante Wirkungen auf den pflanzlichen Symbiosepartner werden hingegen kaum untersucht.

Bei terricolen Pilzen versagt dieser Erklärungsansatz zunächst, es sei denn, dass es im Detail unbekannte Wechselwirkungen zwischen Mykorrhiza bildenden und terricolen Arten gibt. Z.B. erschien *Mycena zephrus* in allen Beobachtungsjahren zwischen ein und zwei Wochen vor *Xerocomus badius* (s.a. „Ergebnisse“ > „Jährliche Artenabfolge“). Möglicherweise spielt dabei der bereits erwähnte „Gadgil-Effekt“ eine Rolle. Wie komplex solche Wechselwirkungen besonders im Wurzelraum sein können, zeigen z.B. Untersuchungen von AGERER et al. (2002). In Frage kommt z.B. der Einfluss einer Art auf den Boden-pH, dessen Änderung einer anderen Art z.B. die Fruktifizierung erlaubt (s.a. SCHMIDT 1994: 55 zur mutualistischen Wechselwirkung). Auch könnte eine reproduzierbare Artenfolge Ausdruck des Abklingens von antibiotischen Wirksubstanzen sein, die von konkurrierenden Pilzen während ihrer Fruktifizierung abgegeben werden.

Theoretisch kommen auch endogene Faktoren in Frage, also beispielsweise eine „innere Uhr“. Chronobiologische Mechanismen kommen jedoch eher selten vor, zumal sie bei terricolen und Mykorrhizapilzen wohl kaum gegen die exogene Faktorenkonkurrenz wirksam werden könnten. In diesem Zusammenhang ist wieder die Testfrage nach dem biologischen Vorteil eines solchen Mechanismus zu stellen. Bei der Fruchtkörperbildung von Großpilzen ist ein solcher Vorteil nicht zu erkennen. Im Gegenteil, würde ein endogener Biorhythmus die Reaktionsfähigkeit von Pilzen z.B. auf Witterungsänderungen nicht erheblich einschränken? Bei niederen Pilzen wurden allerdings lichtbezogene endogene Tagesrhythmen nachgewiesen, z.B. bei der Gattung *Pilobolus* (CARLILE 1965:190).

Die Analyse der jährliche Artenabfolge (RSS) und der Jahressummen der rel. Produktivität (PJ) zeigt Artenpaarungen mit auffällig gleichmäßigen Zeitabständen. Das kann natürlich an den autoökologischen Eigenschaften solcher Arten liegen, die hohe Ansprüche an ihr Umweltoptimum zur Fruktifizierung stellen. Die Zahlen könnten aber auch die Vermutung stützen, dass es zwischenartliche Abhängigkeiten bei der Fruktifizierung selbst über die ökotypischen Grenzen hinweg gibt. So könnte es zu einer bestimmten Fruchtkörperfolge aufgrund zwischenartlicher Wechselwirkungen kommen. Dies können, neben den zuvor angeführten Wechselwirkungen, auch mutualistische bzw. parasitäre Mechanismen sein (s. dazu auch CARROL 1992). Auf solche Vorgänge könnten z.B. das Auftreten von „Folgepilzen“ (z.B. *Antrodiella hoehnelii* folgt auf *Inonotus radiatus*: ZEHFUSS 2006) oder Vergesellschaftungen wie *Gomphidius roseus* mit *Suillus bovinus* (AGERER 2002) zurückgehen. Wie weit bei Artfolgen von Mykorrhizapilzen auch der Nährstoffaustausch zwischen verschiedenen Baumarten über die Verbindungshyphen von Mykorrhizen (PHILIP 2007) eine Rolle spielt, wäre abzuklären.

Phänologie der Arten

Die Verlaufskurven der Fruchtkörper der ausgewählten Arten sind meist asymmetrisch (s. Tab. 6). Das schnelle Ansteigen und das langsame Abklingen der Fruktifikation terricoler Arten könnte darauf zurückzuführen sein, dass diesem Ökotyp überwiegend r-selektierte Arten angehören: Bei günstigen Feuchte- und Temperaturbedingungen wird das im Laufe des Jahres angesammelte hohe Nährstoffangebot in der Bodenaufgabe schnell verwertet, welches aber bei fortschreitender Fruktifizierung aufgezehrt wird.

Der Kurvenverlauf der Mykorrhizapilze ist hingegen dadurch erklärbar, dass der Zuckerttransport in die Wurzeln der Symbiosepartner im Herbst einen Höhepunkt erreicht, der relativ schnell abfällt. Der Abfall mag daran liegen, dass es keinen Nachschub an löslichen Kohlenhydraten in Laubbäumen wegen des Einsetzens der herbstlichen Blattverfärbung (Chlorophyllverlust) mehr gibt. Ob dieser Vorgang aber so schnell von statten geht, dass er den vergleichsweise schnellen Abfall der Bildung von Mykorrhizafruchtkörpern zur Folge hat, bleibt unklar. Bei *Pinus sylvestris* bleibt laut OLEKSYN et al. (2000) das Angebot an löslichen Zuckern im Herbst und Winter bestehen, und zwar unabhängig vom Standort. Die Fruktifizierungsverläufe der in Rodgau aufgefundenen, an Waldkiefern gebundenen Mykorrhizapilze spiegeln einen Zusammenhang damit allerdings nur andeutungsweise wider (s. z.B. Abb. 10 *Lactarius hepaticus*, Abb. 15 *Xerocomus badius*).

Die Fruktifizierungsverläufe der Arten selbst bieten wenig Überraschendes. Dass aber der als später und Kälte liebender Pilz geltende Frostschneckling (*Hygrophorus hypothejus*) (KRIEGLSTEINER 2001: 101) schon bei durchschnittlichen Tages- bzw. Lufttemperaturen von ca. 9 °C (2002) bis über 10 °C (2001) Fruchtkörper bildet, ist ungewöhnlich. Die niedrigsten Temperaturen in den fraglichen Kalenderwochen betragen 9,5 °C bzw. 4,5 °C. Auch sind den Aufzeichnungen keine auffälligen Temperaturstürze zu entnehmen. Es waren aber in beiden Fällen zwei Wochen vor Einsetzen der Fruktifikation Temperaturabsenkungen auf 6 °C (2001) bzw. 1 °C (2002) zu verzeichnen (Abb. 3 und 4).

Dass Fruchtkörper von *Russula heterophylla* bereits ab dem Frühsommer vorkommen, scheint nicht ungewöhnlich zu sein (s. z.B. KRIEGLSTEINER 2000: 461).

Das Auftreten schon im Juli/August von *Gymnopilus penetrans* (2000) und *Hypholoma fasciculare* (2000, 2002) ist wahrscheinlich auf die überdurchschnittlichen Niederschläge in den Sommern beider Jahre zurückzuführen. Außerdem waren 2002 in den beiden Wochen vor dem Fruktifizieren von *H. fasciculare* an einigen Tagen Nachttemperaturen unter 12 °C zu verzeichnen, was vielleicht einen Schwellenwert für die Fruchtkörperbildung dieser beiden lignicolen Arten darstellt.

Ausblick

Die Studie liefert weniger Antworten, als viele Fragen. Die Widersprüchlichkeiten in dieser und ähnlichen Untersuchungen mögen Anlass geben, an der Relevanz „klassischer“ Ansätze wie Phänologieforschung oder Populationsanalysen mit Fruchtkörpern zu zweifeln. In der Tat ist solche Forschung z.B. ohne Betrachtung des Myzels und der genetischen Details kaum in der Lage, endgültige Aufklärung der offenbar außerordentlich komplizierten Lebensmechanismen von Großpilzen zu liefern (s.a. ANDERSON & CAIRNEY 2007).

Es sind aber gerade die Widersprüchlichkeiten, die Hinweise für Forschungsansätze z. B. in der Rhizosphäre oder auf molekularer Ebene geben. Deshalb bestätigen die Ergebnisse dieser Studie erneut die Notwendigkeit weitergehender Forschung. Es wäre dabei trotz der gefundenen, klaren phänologischen Unterschiede zu untersuchen, ob allein die Unterscheidung in die ökologischen Typen

der lignicolen, terricolen und Mykorrhizapilze zielführend ist. Bei ausreichendem Datenmaterial wäre es vielleicht sinnvoll, diese Unterteilung mit den Lebensstrategien der Pilze, also der Kompletions- (K-Selektion) bzw. Ruderalstrategie (r-Selektion) und weitergehend der Stress-Selektion (S-Selektion) zu kombinieren (s. COOKE & WHIPPS 1993, zur Definition auch WINTERSTEIN 2006). Vielleicht ist aber auch zu berücksichtigen, dass sich nicht alle Mykorrhizapilze in ihrem symbiotischen Verhalten gleichen. Manche Arten mögen eher für sich einen Vorteil ziehen, andere wiederum könnten eher für den beteiligten Baum von größerem Nutzen sein. Diese zusätzlichen Blickwinkel liefern möglicherweise auch weitere Ansatzpunkte, unter welchen Umständen und wie weit Pilze ihre Lebensstrategien an sich ändernde Bedingungen (Umweltstress, Konkurrenzdruck usw.) anpassen können (s.a. PUGH & BODDY 1988), ggf. auch durch Entwicklung lokaler Rassen (HO & TRAPPE 1987, CAIRNEY 1999).

Konkret sollten folgende Punkte weiter bearbeitet werden:

- Fruktifizierungsverläufe (einschl. ihrer Symmetrie) verbunden mit Witterungsverläufen (incl. Bodentemperatur und möglichst auch Bodenfeuchte). Wie schon angemerkt, könnten bereits vorhandene Datenpools untersucht werden. Aber auch neue Zeitreihen dieser Art wären sinnvoll. Weitere Untersuchungen zum „Mondeffekt“ mögen zur abschließenden Klärung sachdienlich sein. Der Aufwand, die bereits genannten Zeitreihen mit Angaben zu den Mondphasen zu ergänzen, ist vergleichsweise gering. Aufwendig ist aber eine stichhaltige statistische Analyse solcher Daten.
- Entwicklung von einfachen und kostengünstigen, aber wissenschaftlich befriedigenden Messverfahren für die Witterungs- und Bodenparameter.
- Überprüfung der in dieser Studie angeführten Methoden, Auffälligkeiten und Erklärungsansätze, vor allem hinsichtlich zwischenartlicher Wechselwirkungen.
- Phänologie der pflanzlichen Symbiosepartner von Mykorrhizapilzen, möglichst ergänzt durch begleitende Messungen des Transports der für die Fruktifikation relevanten von Wasser und Nährstoffen in den Pflanzen unter Berücksichtigung des „hydraulic lift“.
- Aus den bisherigen Ergebnissen wird bereits jetzt erkennbar, dass Phänologieforschung bei Pilzen etwas dazu beitragen kann, „Fungal Life Histories“ aufzuklären. Freizeitforscher könnten besonders bei der (engmaschigen!) Fruchtkörperaufnahme wertvolle Beiträge liefern.

Danksagung

Bedanken möchte ich mich bei

- Christine Halbwachs, die aufs Neue meinen pilzlichen Obsessionen mit Verständnis und Humor begegnet ist.
- Prof. Dr. Reinhard Agerer für die erneute und engagierte fachliche Beratung.

Zitierte Literatur

- AGERER, R. (1985): Zur Ökologie der Mykorrhizapilze – *Bibliotheca Mycologica* **97**. J.Cramer, Vaduz.
- AGERER, R. (1990): Gibt es eine Korrelation zwischen Anzahl der Ektomykorrhizen und Häufigkeit ihrer Fruchtkörper? – *Zeitschrift für Mykologie* **56**(1): 155-158.
- AGERER, R. (2002): Die besonderen Beziehungen von *Gomphidius roseus* und seiner Verwandten, oder wie intim können Mykorrhizapilze sein? – *Der Tintling* **2002**/1: 12-20.
- AGERER, R., GROTE, R., RAIDL, S. (2002): The new method "micromapping", a means to study species-specific associations and exclusions of ectomycorrhiza. – *Mycological Progress* **1**(2): 155-166.

- AIUB, ASTRONOMISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT BERN (2007): Mondphasen. http://www.aiub.unibe.ch/content/services/phases_of_the_moon/index_ger.html.
- ANDERSON, I.C. & CAIRNEY, J.W.G. (2007): Ectomycorrhizal fungi: exploring the mycelial frontier. *FEMS – Microbiology Reviews* **31**(4): 388-406.
- ANDREWS, J.H. (1992): Fungal Life-History Strategies, in: CARROLL, C.C., WICKLOW, D.T.: *The Fungal Community*. New York, Basel, Hong Kong: 119-145.
- BVEL (2004): Bericht über den Zustand des Waldes 2004. Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft: 21.
- CARLILE, M.J. (1965): The Photobiology of Fungi. – *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*: 175-202.
- CAIRNEY, J.W.G. (1999): Intraspecific physiological variation: implications for understanding functional diversity in ectomycorrhizal fungi. – *Mycorrhiza* **9**/3: 125-135.
- CARROLL, G.C. (1992): Fungal Mutualism, in: CARROLL, C.C., WICKLOW, D.T.: *The Fungal Community*. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong: 327-354.
- CHENG, X. & BLEDSOE, C.S. (2002): Seasonal and Site Effects on Oak Fine Root Production and Ectomycorrhizal Colonization in California Oak Woodland. – *USDA Forest Service General Technical Reports, PSW-GTR-184*: 99-106.
- COOKE, R.C. & J.M. WHIPPS (1993): *Ecophysiology of Fungi*. Blackwell Scientific Publications, London.
- CULVER, D.C. (1992): Introduction to the theory of species interactions, in: CARROLL, C.C., WICKLOW, D.T.: *The Fungal Community*, 2nd ed. Marcel Dekker, New York: 229-239.
- DAHLBERG, A. & STENLID, J. (1994): Size, distribution and biomass of genets in populations of *Suillus bovinus* (L.: Fr.) Roussel revealed by somatic incompatibility. – *New Phytologist* **128**(2): 225-234.
- DEACON, J.W. & FLEMING, L.V. (1992): Interactions of ectomycorrhizal fungi, in: ALLEN, MICHAEL J.: *Mycorrhizal functioning*. Chapman & Hall, New York, London: 249-300.
- ENDRES, K.-P., SCHAD, W. (1997): *Biologie des Mondes*. S.Hirzel, Stuttgart.
- EVELING, D.W., WILSON, R.N., GILLESPIE, E.S., BATAILLÉ, A. (1990): Environmental effects on sporocarp counts over fourteen years in a forest area. – *Mycological Research* **94**(7): 998-1002.
- FEEST, A. (2006): Establishing Baseline Indices for the Quality of the Biodiversity of Restored Habitats Using a Standardized Sampling Process. – *Restoration Ecology*, Vol. **14**, No. 1: 112-122.
- GADGIL, R.L. & GADGIL, P.D. (1974): Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. – *New Zealand Journal of Forest Science* **5**(1): 33-41.
- GOLDHAHN, G. (2000): Mondphasen und Pilzwachstum. – *Der Tintling*, **2000**/3: 6-7.
- GUIARD, V. (2002): Beeinflusst der Mond das Pilzwachstum? Eine Reanalyse. – *Zeitschrift für Anomalistik* **2**: 292-307.
- HALBWACHS, H. (2007): Fruchtkörperbildung bei saprotrophen und Mykorrhizapilzen: Ein Beitrag zur Ökologie von Großpilzen in einem Kiefernforst der Rhein-Main-Ebene. – *Zeitschrift für Mykologie* **73**/2: 145-202.
- HALBWACHS, H. (2008): Was ist dran am Mondeffekt auf Pilze? *Der Tintling* **2008**/1: 31-36.
- HANSEN, L. & KNUDSEN, H. (ed.) (1992): *Nordic Macromycetes* Vol. 2-3. Nordsvamp, Copenhagen.
- HIRSCHMANN, U. & HIRSCHMANN, F. (2000): Mondphasen und Pilzwachstum. *Der Tintling*, **2000**/1: 22-23.
- HO, I., & TRAPPE, J.M. (1987): Enzymes and growth substances of *Rhizopogon* species in relation to mycorrhizal hosts and infrageneric taxonomy. – *Mycologia* **79**(4): 533-558.
- ISHIKAWA, C.M. & BLEDSOE, C.S. (2000): Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. – *Oecologia* **125**: 459-465.
- KARASCH, P. (2001): Beiträge zur Kenntnis der Pilzflora des Fünfseenlandes I. – *Zeitschrift für Mykologie* **67**/1: 73-136.
- KARASCH, P. (2002): Beiträge zur Kenntnis der Pilzflora des Fünfseenlandes II. – *Zeitschrift für Mykologie* **68**/1: 45-78.
- KEGEL, P. (2000): Noch einmal zum Thema Mond und Pilze. *Der Tintling* **2000**/3: 8-9.

- KOTTKE, I., AGERER, R. (1983): Untersuchungen zur Bedeutung der Mykorrhiza in Laub- und Nadelwaldbeständen des Südwestdeutschen Keuperberglandes. – Mitteilungen des Vereins für forstliche Standortkunde und Forstpflanzenzüchtung **30**: 30-39.
- KRIEGLSTEINER, G.J. (2000/2001): Die Großpilze Baden-Württembergs, Bd.2/3. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LIBBERT, E. (1993): Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- LYR, H., FIEDLER, H.-J., TRANQUILLINI, W. (1992): Physiologie und Ökologie der Gehölze. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart.
- MOSER, M. (1983): Kleine Kryptogamenflora Bd.IIb/2: Röhrlinge und Blätterpilze. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart ...
- O'DELL, T.E., AMMIRATI, J.F., SCHREINER, E.G. (1999): Species richness and abundance of ectomycorrhizal basidiomycete sporocarps on a moisture gradient in the *Tsuga heterophylla* zone. Canadian Journal of Botany **77**: 1699-1711.
- OHEHOJA, E. (1993): Effect of weather conditions on the larger fungi at different forest sites in Northern Finland in 1976-1988. – Acta Universitatis Oulouensis, Series A, Scientiae Rerum Naturalium **243**.
- OLEKSYN, J., ZYTKOWIAK, R., KAROLEWSKI, P., REICH, P.B., TJOELKER, M.G. (2000): Genetic and environmental control of seasonal carbohydrate dynamics in trees of diverse *Pinus sylvestris* populations. – Tree Physiology (summary: <http://heronpublishing.com/tree/summaries/volume20/a20-837.html>) **20**: 837-847.
- PHILIP, L.J. (2007): The role of ectomycorrhizal fungi in carbon transfer within common mycorrhizal networks. Thesis, University of British Columbia, Library and Archives Canada Ottawa.
- PUGH, G.J.F. & BODDY, L. (1988): A view of disturbance and life strategies in fungi in Proceedings of the Royal Society of Edinburgh (Biological Sciences). – The Royal Society of Edinburgh Vol. **94**: 39024.
- REIJNDERS, A.F.M. (1963): Les problèmes du développement des carpophores des agaricales et de quelques groupes voisins. Uitgeverij Dr.W.Junk, Den Haag: 305.
- RICHTER, D. (2006): Pilzwachstum und Mondphasen. – Der Tintling **2006/2**: 30-3.
- RUPP, L.A., MUDGE, K.W., NEGM, F.B. (1989): Involvement of ethylene in ectomycorrhiza formation and dichotomous branching of roots of mugo pine seedlings. – Canadian Journal of Botany **67**(1): 477-482.
- SALERNI, E., LAGANÀ, A., PERINI, C., LOPPI, S., DOMINICIS, V. (2002): Effects of temperature and rainfall on fruiting of macrofungi in oak forests of the Mediterranean area. – Israel Journal of Plant Sciences **50**: 189-190.
- SCHMIDT, O. (1994): Holz- und Baumpilze. Springer Verlag, Berlin.
- SENN-IRLET, B., BAUMANN, P., CHÉTELAT, E. (2004): Welches waren die häufigsten Lamellenpilze und Röhrlinge in der Nordwestschweiz in den Jahren 2000-2003? – Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde, **8/2**: 197-201.
- THOEN, D. (1976): Facteurs physiques et fructification des champignons supérieurs dans quelques pessières d'Ardenne Meridionale (Belgique). – Bulletin de la Société de Lyon **45**(8): 269-284.
- STRAATSMAN, G., AYER, F., EGLI, S. (2001): Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. – Mycological Research **105**: 515-523.
- VOGT, K.A., BLOOMFIELD, J., AMMIRATI, J.F., AMMIRATI, S.R. (1992): Sporocarp Production by Basidiomycetes, with Emphasis on Forest Ecosystems, in: CARROLL, C.C., WICKLOW, D.T.: The Fungal Community. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong: 563-588.
- WINTERSTEIN, D. (2001): Der struppige Tintling (2. Teil). – Der Tintling **2001/5**: 23-33.
- WINTERSTEIN, D. (2006): Taxonomie und Ökologie des Dryophila-Komplexes, Teil 2: Ökologie der Waldfreund-Rüblinge. – Der Tintling **2006/4**: 42-48.
- YAMADA, A. & KATSUYA, K. (2001): The disparity between the number of ectomycorrhizal fungi and those of producing fruit bodies in a *Pinus densiflora* stand. – Mycological Research **105**(8): 957-965.
- ZEHFUSS, H.D. (2006): Pilz-Vergesellschaftungen und Folge-Pilze – incl. Nachtrag und Ergänzung. Vortrag zum Herbstplenum 2006 der Pfälzischen Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften (www.pfaelzischegesellschaft.de/vortraege/pilz-vergesellschaftungen.pdf).

Anhang

Tab. 7: Relative Biomassen der ausgewählten Arten

Taxon	Hut Ø	rel. Biomasse*
<i>Amanita gemmata</i> (Fr.) Bertill.	6,5	4,23
<i>Amanita rubescens</i> s.l. Pers.	10	10,00
<i>Clitocybe clavipes</i> (Pers.) P. Kumm.	7,5	5,63
<i>Conocybe subovalis</i> Kühner & Watling	2	0,40
<i>Cortinarius sommerfeltii</i> Høil.	2,75	0,76
<i>Cystoderma amianthinum</i> (Scop.) Fayod	3,5	1,23
<i>Entoloma cetratum</i> (Fr.) M.M. Moser	3	0,90
<i>Galerina pumila</i> (Pers.) M. Lange	1,25	0,16
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> s.l. (Wulfen) Maire	5,5	3,03
<i>Hygrophorus hypothejus</i> (Fr.) Fr.	4,5	2,03
<i>Laccaria amethystina</i> Cooke	4	1,60
<i>Laccaria laccata</i> (Scop.) Fr.	3,25	1,06
<i>Lactarius helvus</i> (Fr.) Fr.	9	8,10
<i>Lactarius hepaticus</i> Plowr.	4	1,60
<i>Lactarius quietus</i> (Fr.) Fr.	6	3,60
<i>Lactarius turpis</i> Fr.	7	4,90
<i>Lepista flaccida</i> (Sowerby) Pat.	7	4,90
<i>Lepista nuda</i> (Bull.) Cooke	9	8,10
<i>Lycoperdon nigrescens</i> Wahlenb.	4	16,00
<i>Macrolepiota procera</i> (Scop.) Singer	16,5	27,23
<i>Megacollybia platyphylla</i> (Pers.) Kotl. & Pouzar	10	10,00
<i>Melanophyllum haematospermum</i> (Bull.) Kreisel	3,5	1,23
<i>Mycena galopus</i> (Pers.) P. Kumm.	1,25	0,16
<i>Mycena pura</i> (Pers.) P. Kumm.	3,25	1,06
<i>Mycena zephrus</i> (Weinm.) Quél.	3,5	1,23
<i>Naucoria alnetorum</i> (Maire) Kühner & Romagn.	1,35	0,18
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr.	10	10,00
<i>Rhodocollybia butyracea</i> (Bull.) Lennox	5	2,50
<i>Russula amoenolens</i> Romagn.	7	4,90
<i>Russula caerulea</i> (Pers.) Fr.	7,5	5,63
<i>Russula emetica</i> (Schaeff.) Pers.	6,5	4,23
<i>Russula heterophylla</i> (Fr.) Fr.	7,5	5,63
<i>Russula nitida</i> (Pers.) Fr.	4	1,60
<i>Russula ochroleuca</i> (Pers.) Fr.	8,5	7,23
<i>Russula sardonia</i> Fr.	7	4,90
<i>Scleroderma citrinum</i> Pers.	6,5	42,25
<i>Suillus grevillei</i> (Klotzsch) Singer	6,5	4,23
<i>Tephrocype rancida</i> (Fr.) Donk	3,5	1,23
<i>Xerocomus badius</i> (Fr.) Fr.	8	6,40
<i>Xerocomus chrysenteron</i> Bull.	6,5	4,23

*relative Produktivität nach AGERER (1985)

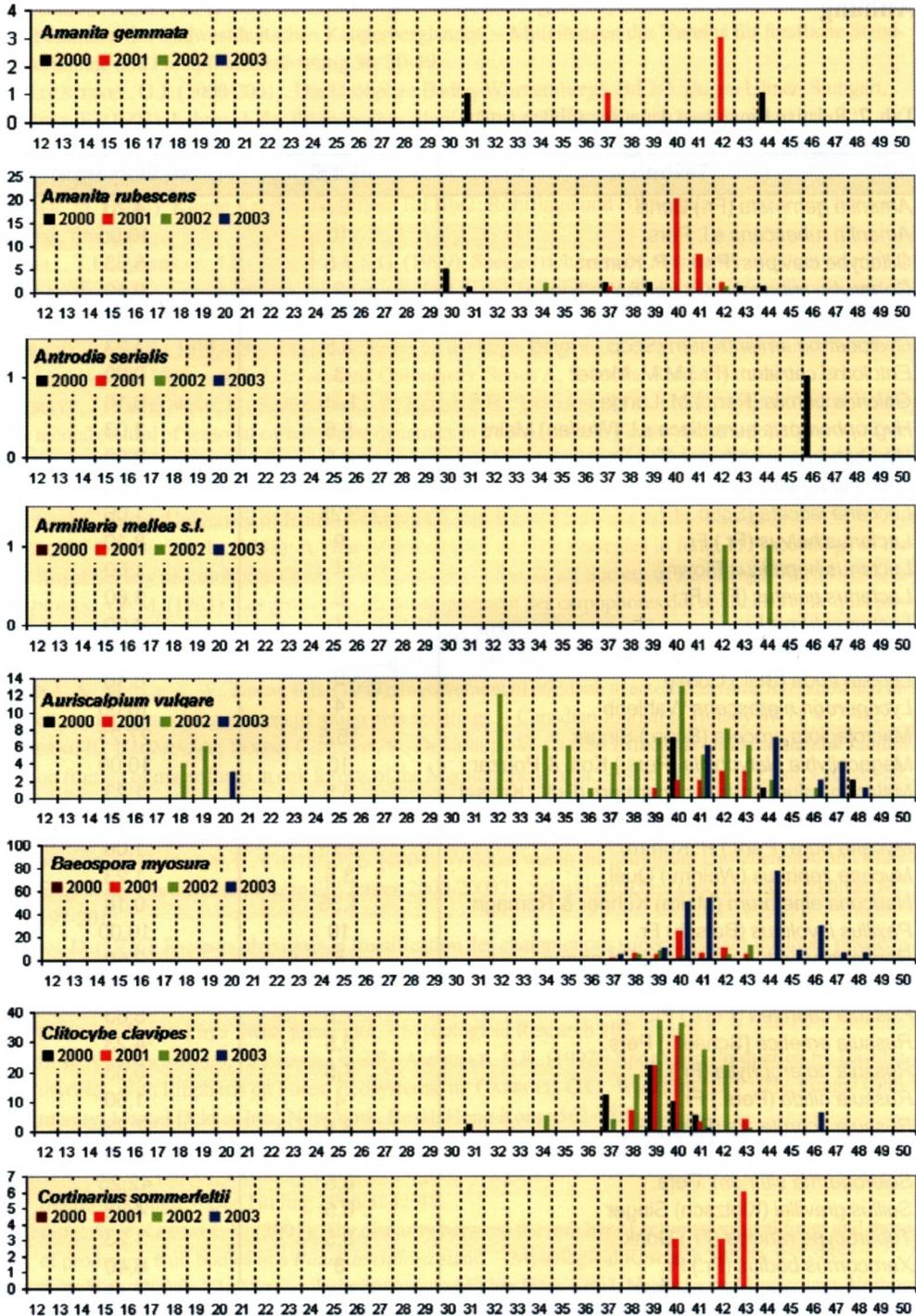


Abb. 7: Phänologie der Arten A – C. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

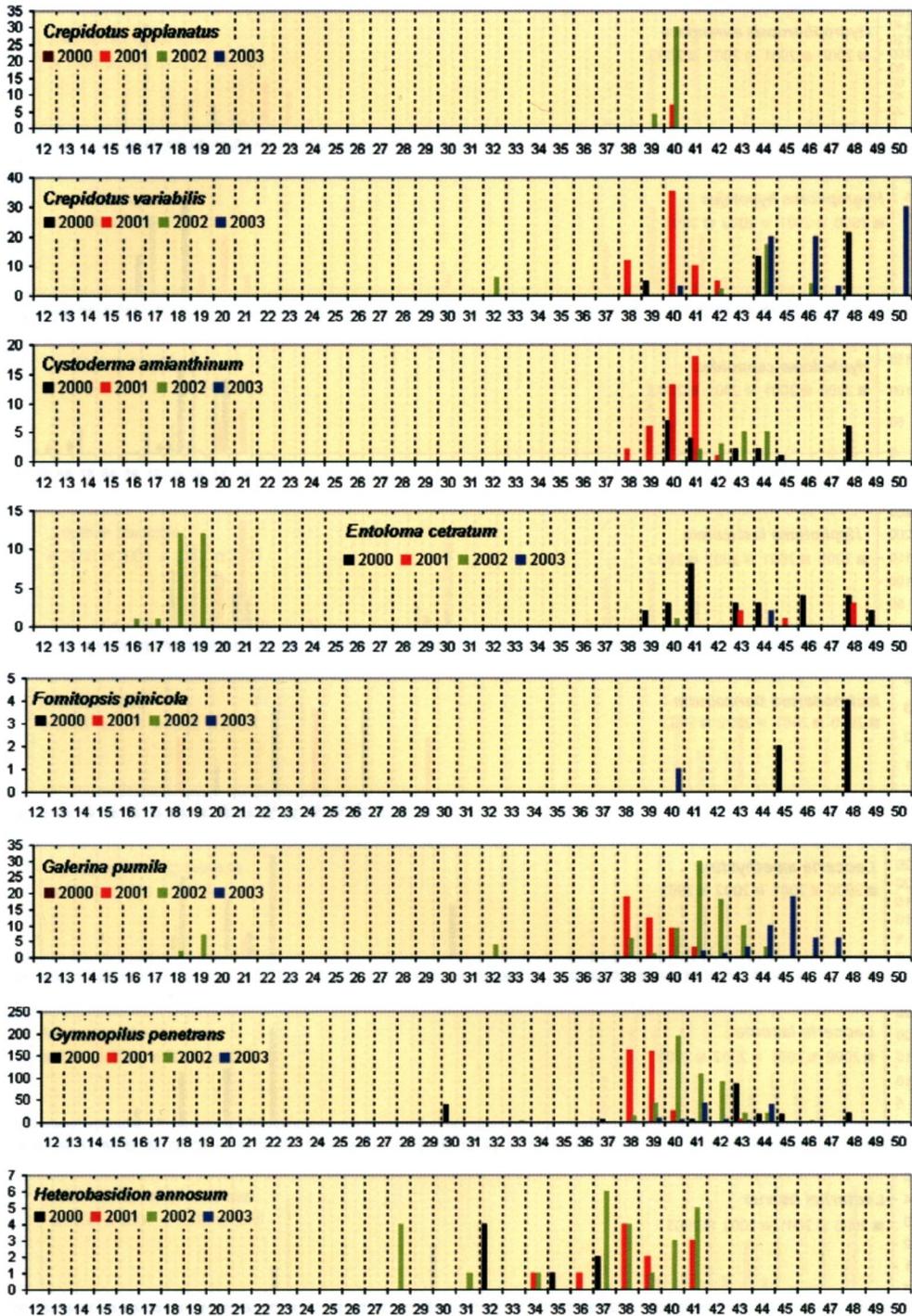


Abb. 8: Phänologie der Arten C – H. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

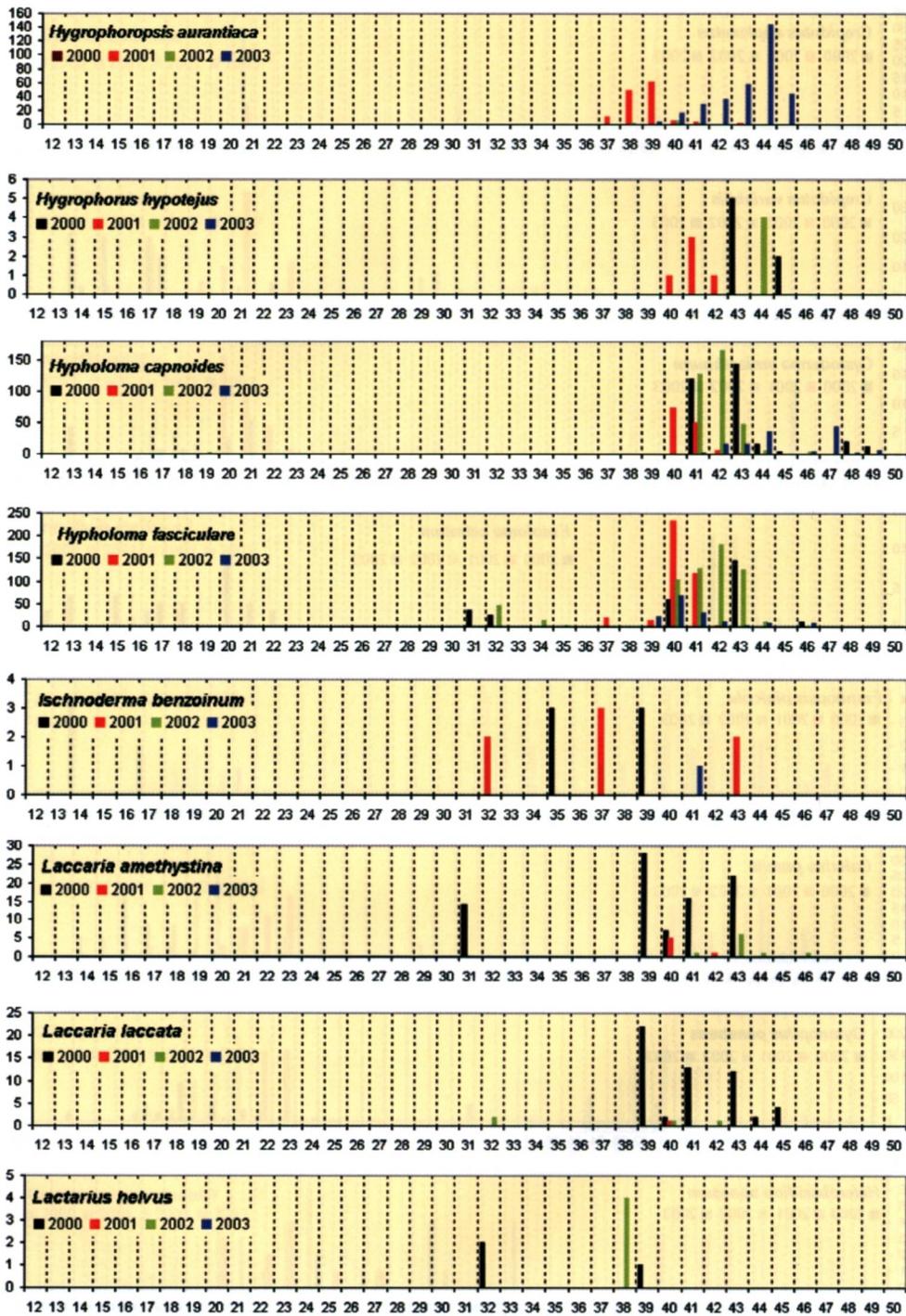


Abb. 9: Phänologie der Arten H – L. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

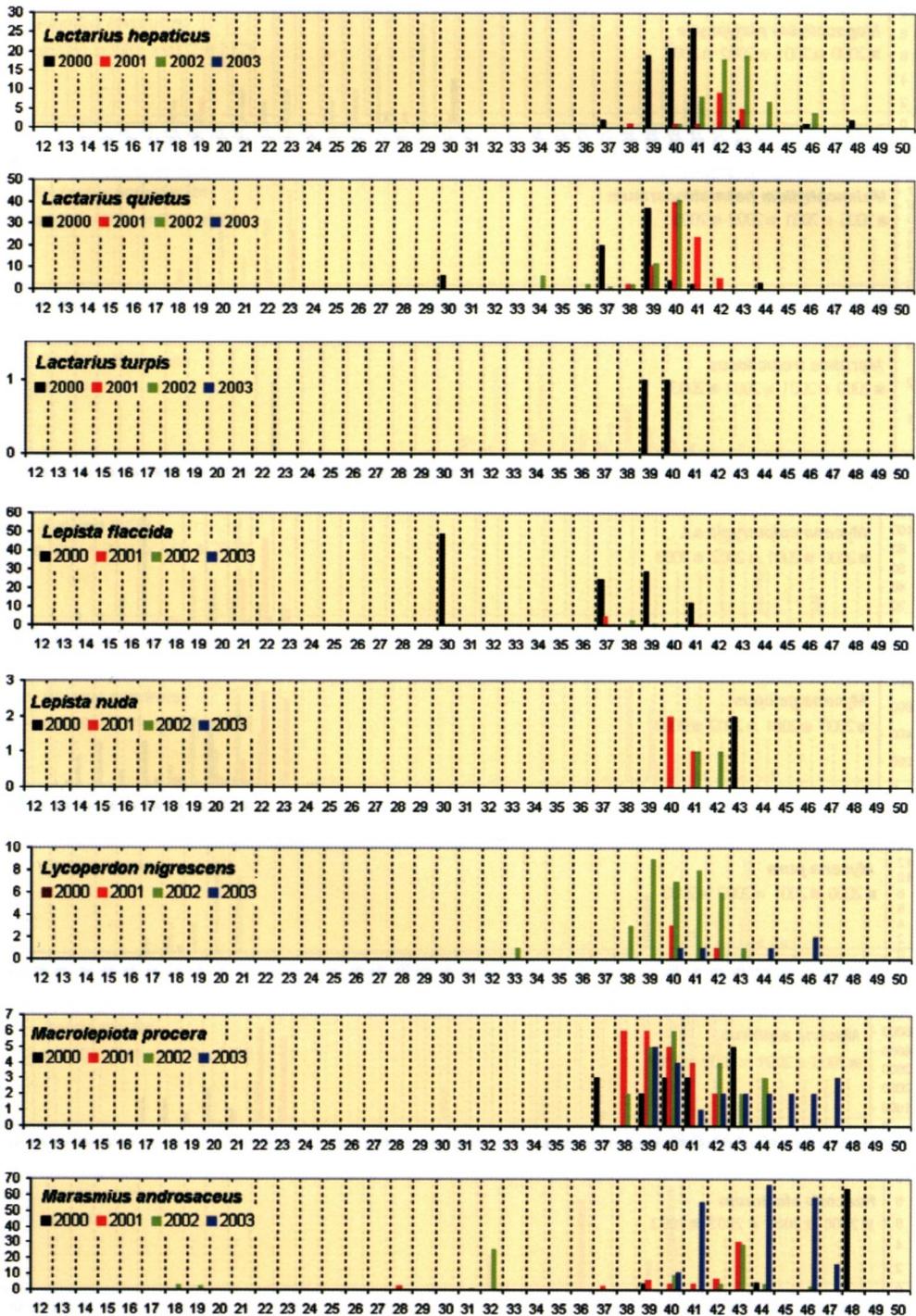


Abb. 10: Phänologie der Arten L – M. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

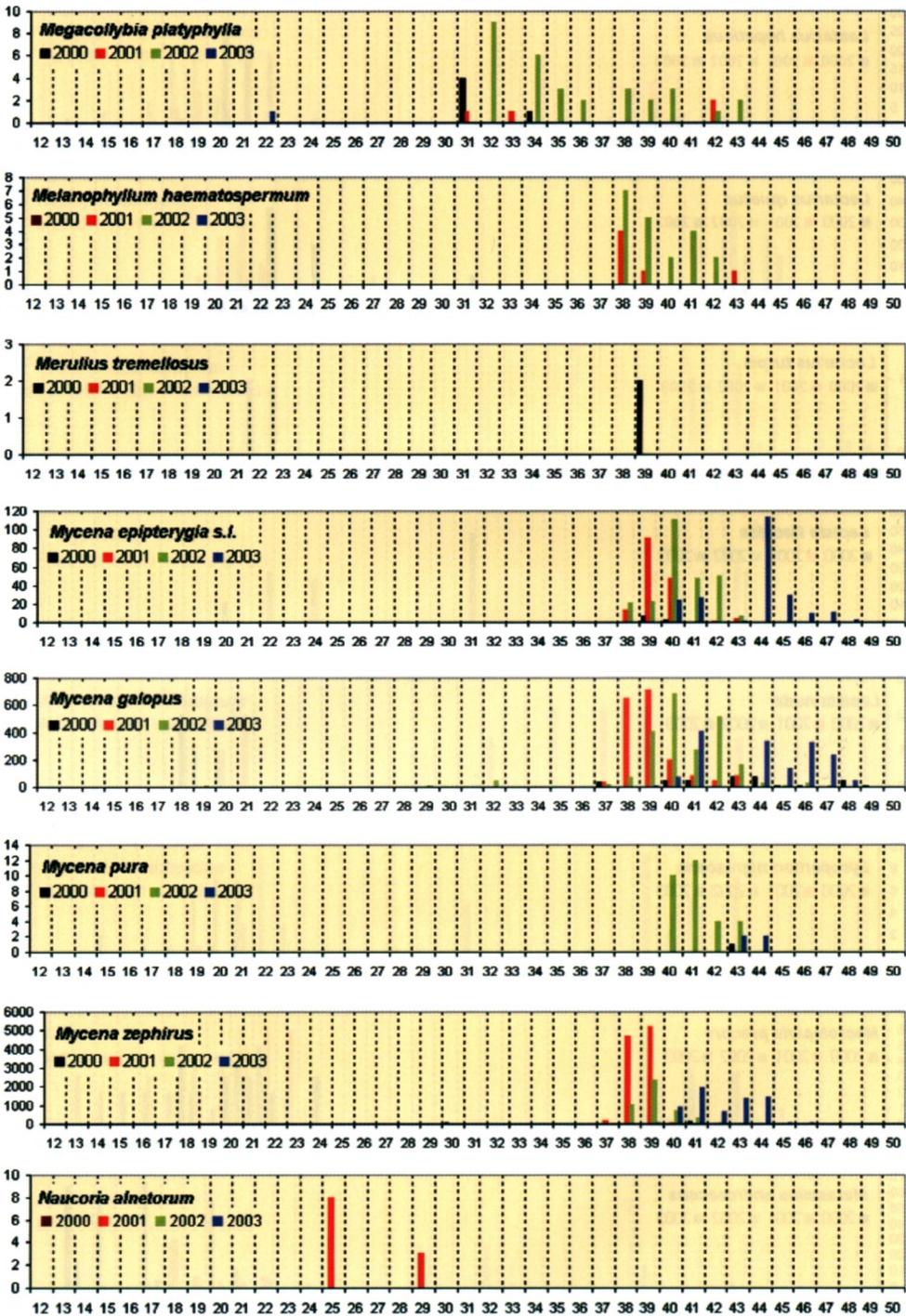


Abb. 11: Phänologie der Arten M–N. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

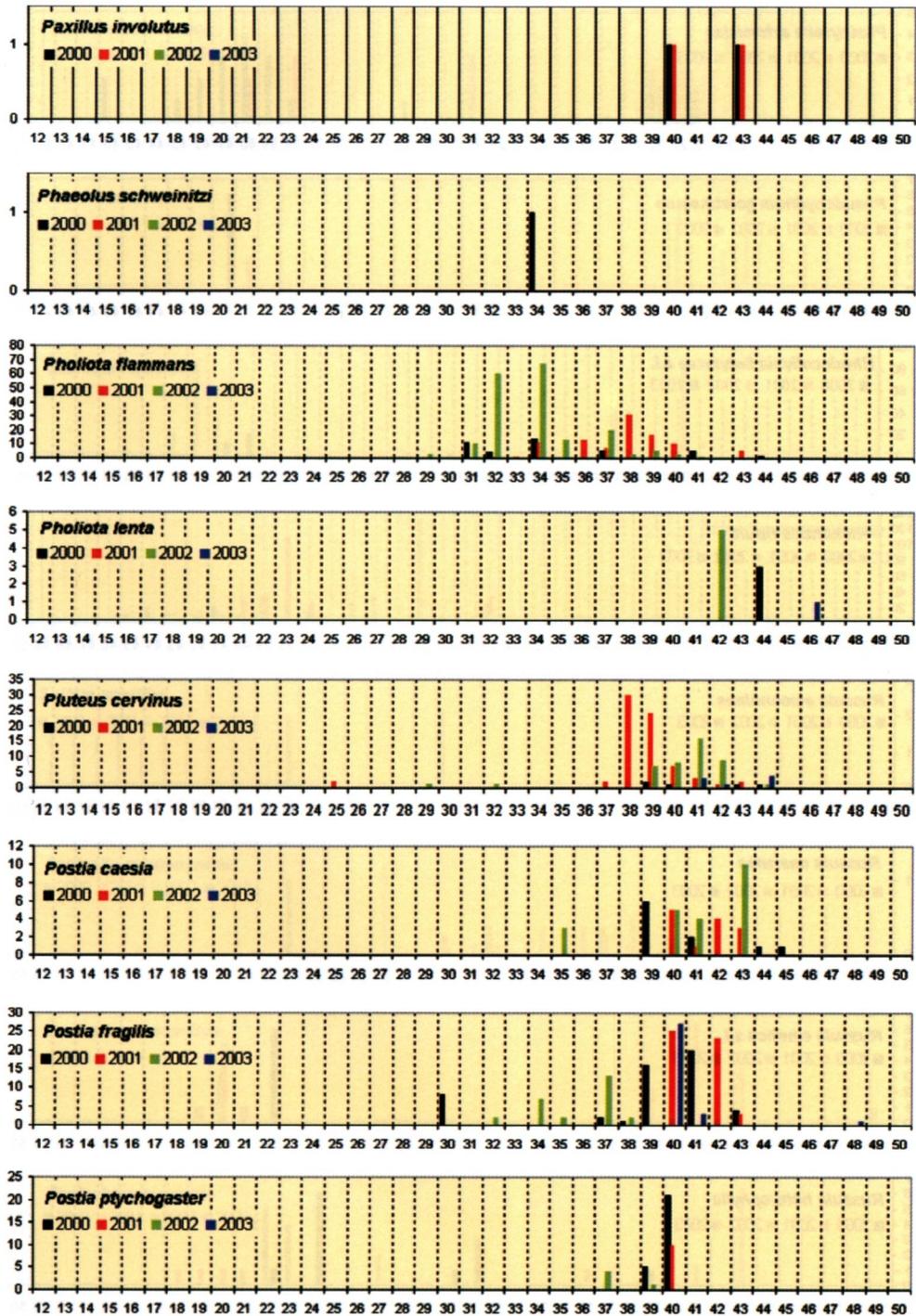


Abb. 12: Phänologie der Arten P. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

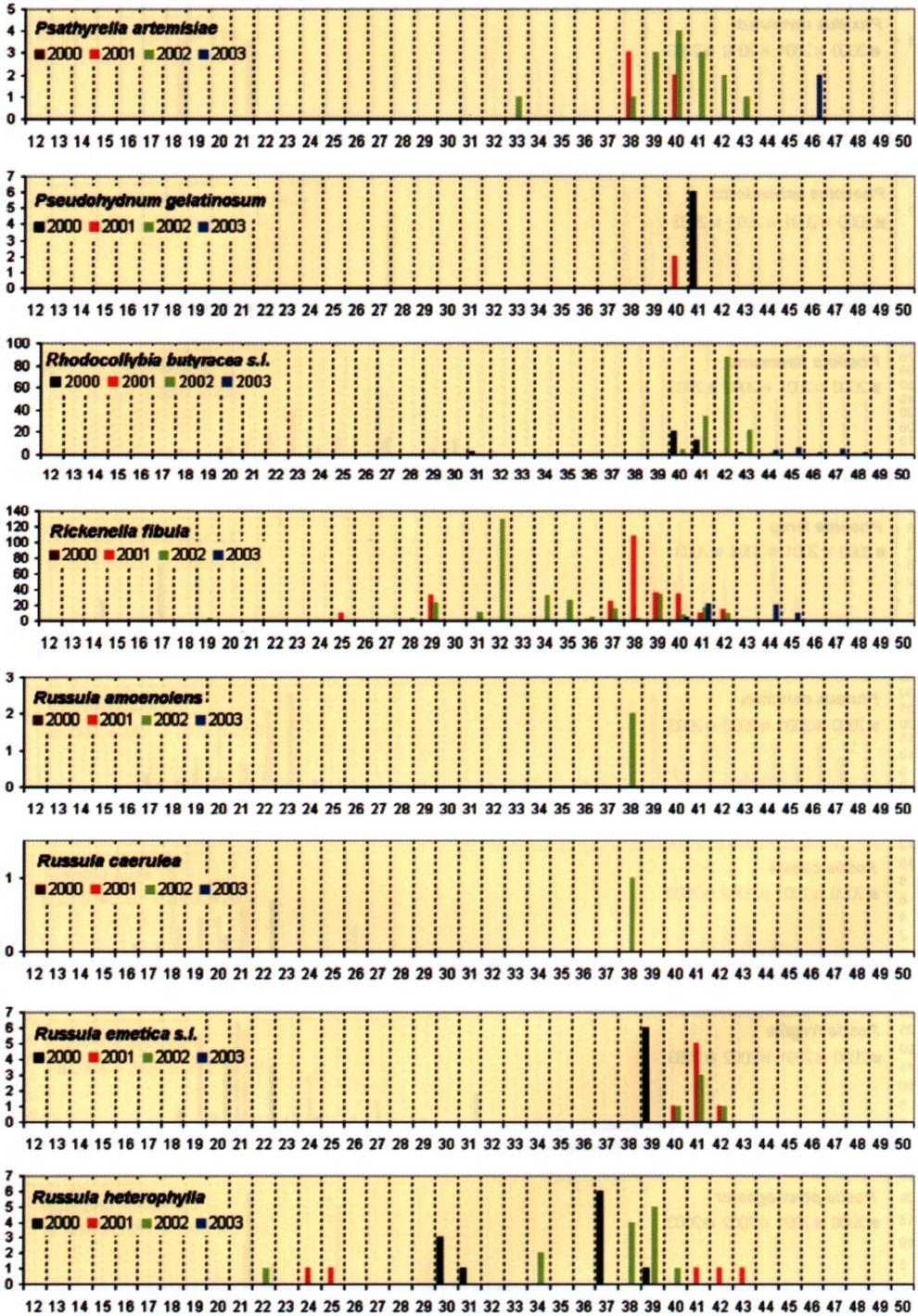


Abb. 13: Phänologie der Arten P – R. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

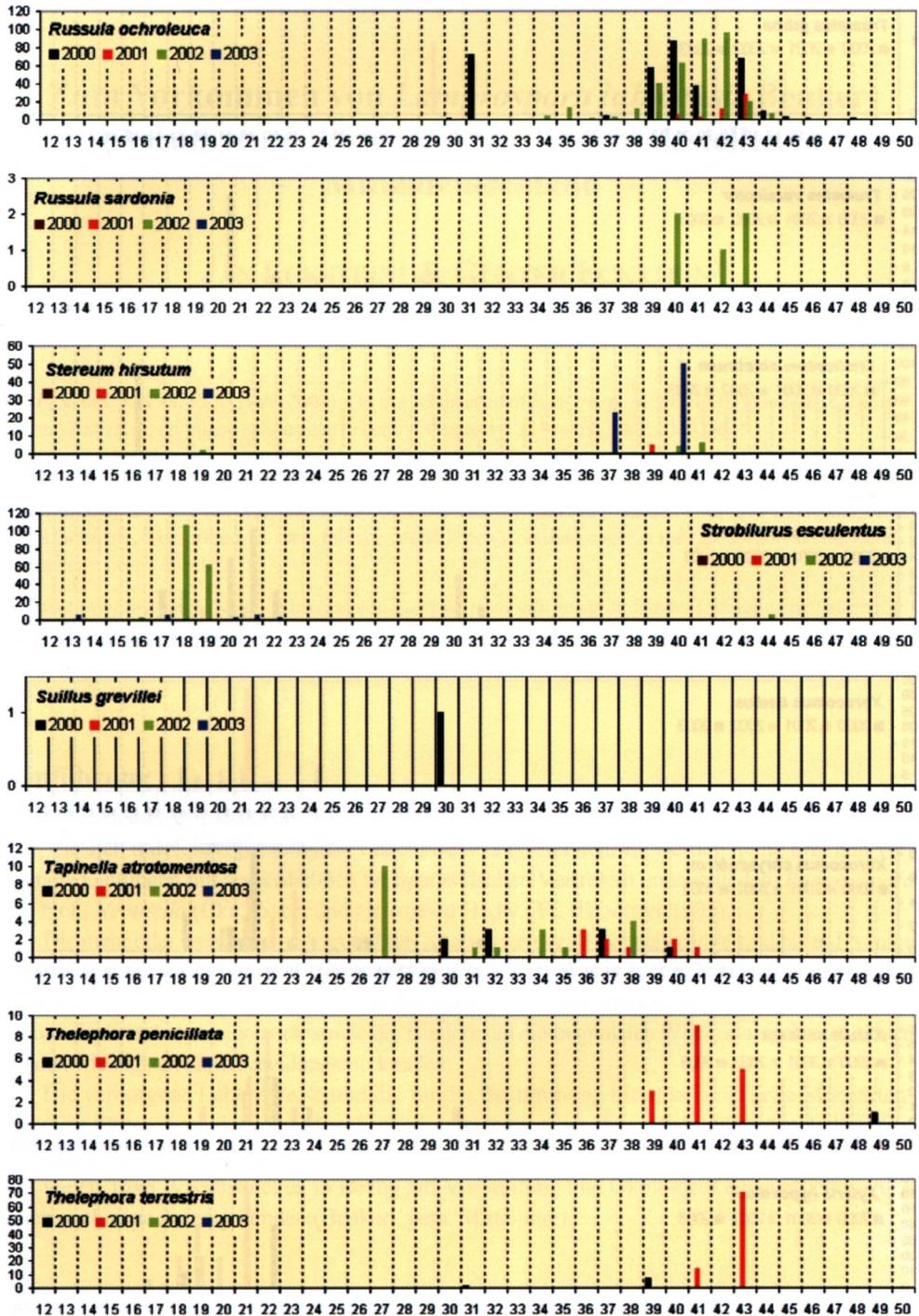


Abb. 14: Phänologie der Arten R – T. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.

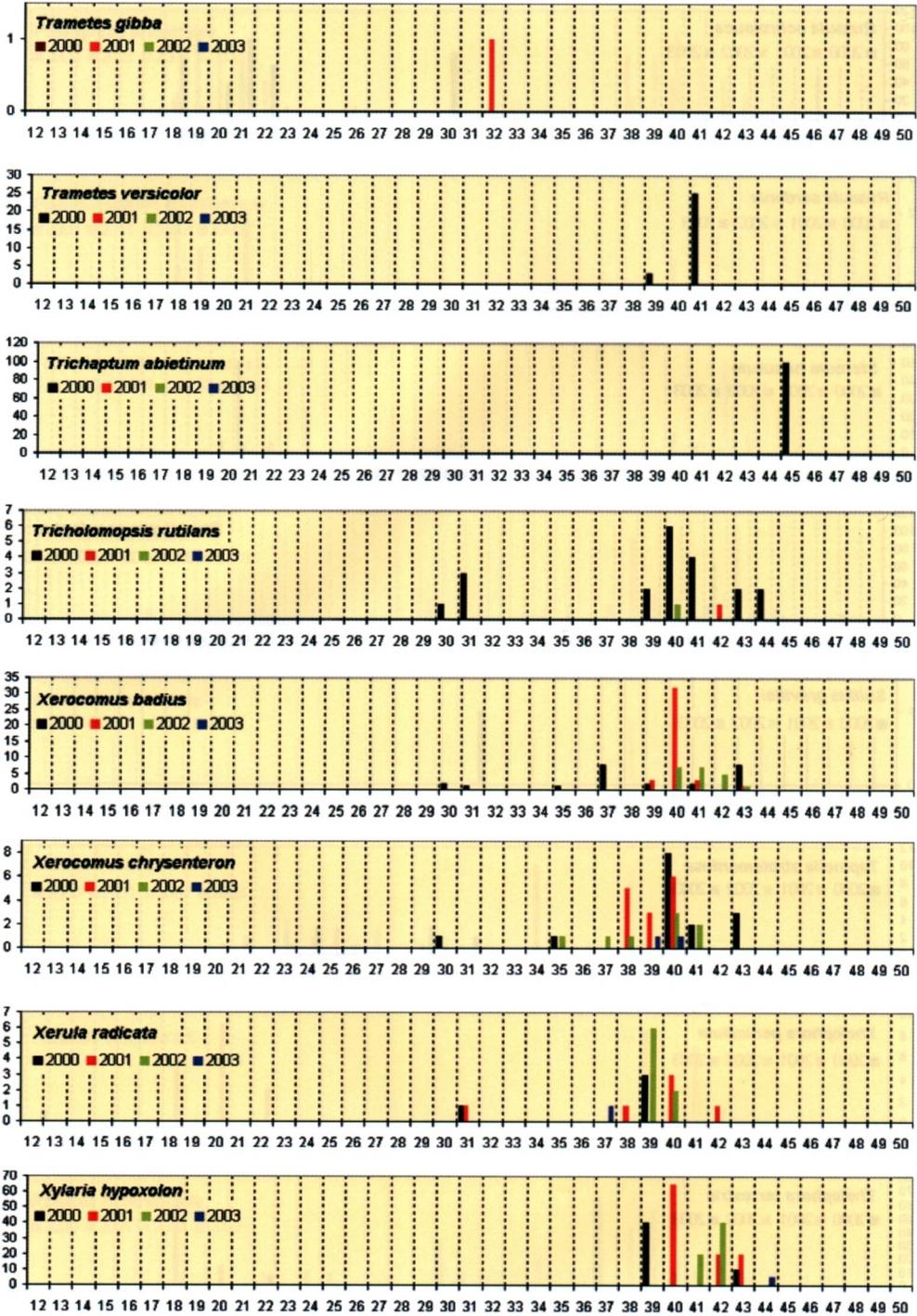


Abb. 15: Phänologie der Arten T – X. Die Ordinate weist die Anzahl der registrierten Fruchtkörper aus, die Abszisse die zugehörigen Kalenderwochen.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

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. Freigibiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - 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: 2008

Band/Volume: [74_2008](#)

Autor(en)/Author(s): Halbwachs Hans

Artikel/Article: [Phänologie von saprotrophen und Mykorrhizapilzen: Ein Beitrag zur Ökologie von Großpilzen in einem Kiefernforst der Rhein-Main-Ebene 221-252](#)