

Wo sind die Pfifferlinge vom letzten Jahr geblieben?

Einblicke in die Ökologie der Fruchtkörperbildung von Ektomykorrhizapilzen

HANS HALBWACHS und CLAUS BÄSSLER

HALBWACHS H, BÄSSLER C (2017) Where have the chanterelles of last year gone? Looking into the fructification ecology of ectomycorrhizal fungi. *Zeitschrift für Mykologie* 83(1):157-166.

Abstract: Ectomycorrhizal fungi produce fruit bodies in a generally unpredictable way. We observe significant interannual and spatial variations. On the one hand, this is caused by the lifestyles of different species. On the other hand, ecosystems, habitats, and finally ecological niches are subject to persistent, and mainly random changes. Ectomycorrhizal fungi react by competition-controlled abundance shifts and by migration to other, suitable niches. The central mechanism are disturbances which are able to reconfigure habitats and to alter niches. This includes major events such as windthrow, periodic changes in the abiotic and biotic environment, and small scale stochastic disturbances, e.g. soil perturbation by rodents or soil compaction by human trampling. What we see in the end is a permanent modification in the composition of ectomycorrhizal communities, and if the disturbance are of natural origin, no decrease in species richness, on the contrary.

Key words: Macromycetes, disturbance, ecosystem, habitat, niche, species turnover, species richness, fructification

Zusammenfassung: Ektomykorrhizapilze fruktifizieren in wenig vorhersehbarer Weise. Es gibt deutliche Schwankungen zwischen Jahren und Örtlichkeiten. Dies liegt einerseits an unterschiedlichen Lebensstrategien der Arten. Andererseits sind Ökosysteme, Habitate und letztlich ökologische Nischen anhaltenden, auch zufälligen Veränderungen unterworfen. Darauf reagieren Ektomykorrhizapilze mit konkurrenzbedingten Abundanzänderungen bzw. Abwanderung in andere geeignete Nischen. Zentraler Mechanismus sind Störungen, die Habitate umgestalten und Nischen verändern können. Dazu gehören Großereignisse wie z.B. Windwurf, periodische Änderungen im abiotischen und biotischen Umfeld und kleinteilige, zufallsgesteuerte Störungen, wie Bodenveränderungen durch Nager (Wühlen) oder durch Menschen (Bodenverdichtung). Letztlich sehen wir einen stetigen Wandel der Zusammensetzung von Ektomykorrhizapilz-Gemeinschaften, aber – bei natürlichen Störungen – in der Regel keine Minderung des Artenreichtums, im Gegenteil.

Stichwörter: Makromyzeten, Störung, Ökosystem, Habitat, Nische, Änderung der Artenzusammensetzung, Artenreichtum, Fruktifikation

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

Einführung

Wer kennt das nicht, letztes Jahr alles voll mit Steinpilzen, Pfifferlingen oder Reizkern, heuer nichts! Vornehmer ausgedrückt: Pilze generell, und speziell Mykorrhizapilze, fruktifizieren so gut wie jedes Jahr in verschiedenen Mengen, Größen und an anderen Orten. Muster sind dabei schwer zu auszumachen, obwohl häufiger beobachtet wird, dass auf ein „schlechtes“ Pilzjahr ein „gutes“ folgt (HALBWACHS 2007).

Als Grund wird meist der Witterungsverlauf angeführt, aber auch Immisionen und menschliche Eingriffe. All das ist gut möglich, obwohl Nachweise eher lückenhaft sind. Das liegt unter anderem daran, dass wir in aller Regel nur das sehen, was von den Pilzen oben ankommt: die Fruchtkörper. Wie die Situation unter der Bodenoberfläche aussieht, wissen wir nicht, es sei denn, dass aufwändige Untersuchungsmethoden angewendet werden. Dazu zählen die morphologische Analyse von Mykorrhizen, molekulare Methoden, Minirhizotrons (ein spezielles Endoskop), Analysen von stabilen Isotopen und mehr.

Es kann nun gut sein, dass ein Ektomykorrhizapilz gesund und munter ist, und sogar in die Ausbreitung seines Mycels investiert, nur nicht in Fruchtkörper. Für die Bildung von Fruchtkörpern benötigen Pilze einen Anreiz, der im weitesten Sinne ein Ausbremsen des Mycelwachstums darstellt. Dazu zählen mechanische Hindernisse, Temperaturstürze, Fressfeinde usw. (HALBWACHS et al. 2016). Man könnte versucht sein, dies anders gelagert zu sehen, als bei Gefäßpflanzen, von denen nicht wenige Arten recht regelmäßig jedes Jahr Blüten und Samen produzieren. Doch auch Pflanzen sind hierzu auf bestimmte Schlüsselreize angewiesen, was besonders gut nachzuvollziehen ist z. B. bei ruderalen oder alpinen Arten, bzw. beim Vergleich von Kurz- und Langtagspflanzen (z. B.: KUDO 1993; SITTE et al. 2002; Cerdán & Chory 2003; Blázquez et al. 2003).

Wenn solche und andere Störungen dazu führen, dass das Mycel zu sehr geschädigt wird, können keine Fruchtkörper gebildet werden. Hinzu kommt, dass ein Fundort einschließlich Boden und Rhizosphäre sich subtil, aber ständig verändert. Welche Einflüsse und Prozesse dafür verantwortlich sind, zeigt die nun folgende Zusammenstellung. Dazu wollen wir zunächst einige Begriffe klären, die in der Pilzökologie (und nicht nur dort) von Bedeutung sind.

Ökosystem, Habitat, Fundort, Substrat, Nische, und was Pilze davon halten

Bei der biogeografischen Verortung von Pilzen geht es teilweise kunterbunt durcheinander. Ist ein Erlenbruch ein Habitat, oder vielleicht eine Nische? Ist der Mittelmeerraum ein Lebensraum, und sind Moorböden Substrate oder nur spezielle Fundorte? Um Licht in das Ganze zu bringen, hier einige Definitionen (vergl. KEHL 2014):

Ökosysteme sind Teil von Ökozonen (= Biome), also von biogeografischen Arealen, wie z.B. der boreale Gürtel. Ein zugehöriges Ökosystem wäre z. B. die boreale Zwergstrauchheide, die Moorheide ein Habitat (= Lebensraum). Der Fundort bezieht sich auf die kleinteilige Struktur, z. B. „zwischen Bulten“, das Substrat wäre hier Torf. Abbildung 1 illustriert die Zusammenhänge beispielhaft.

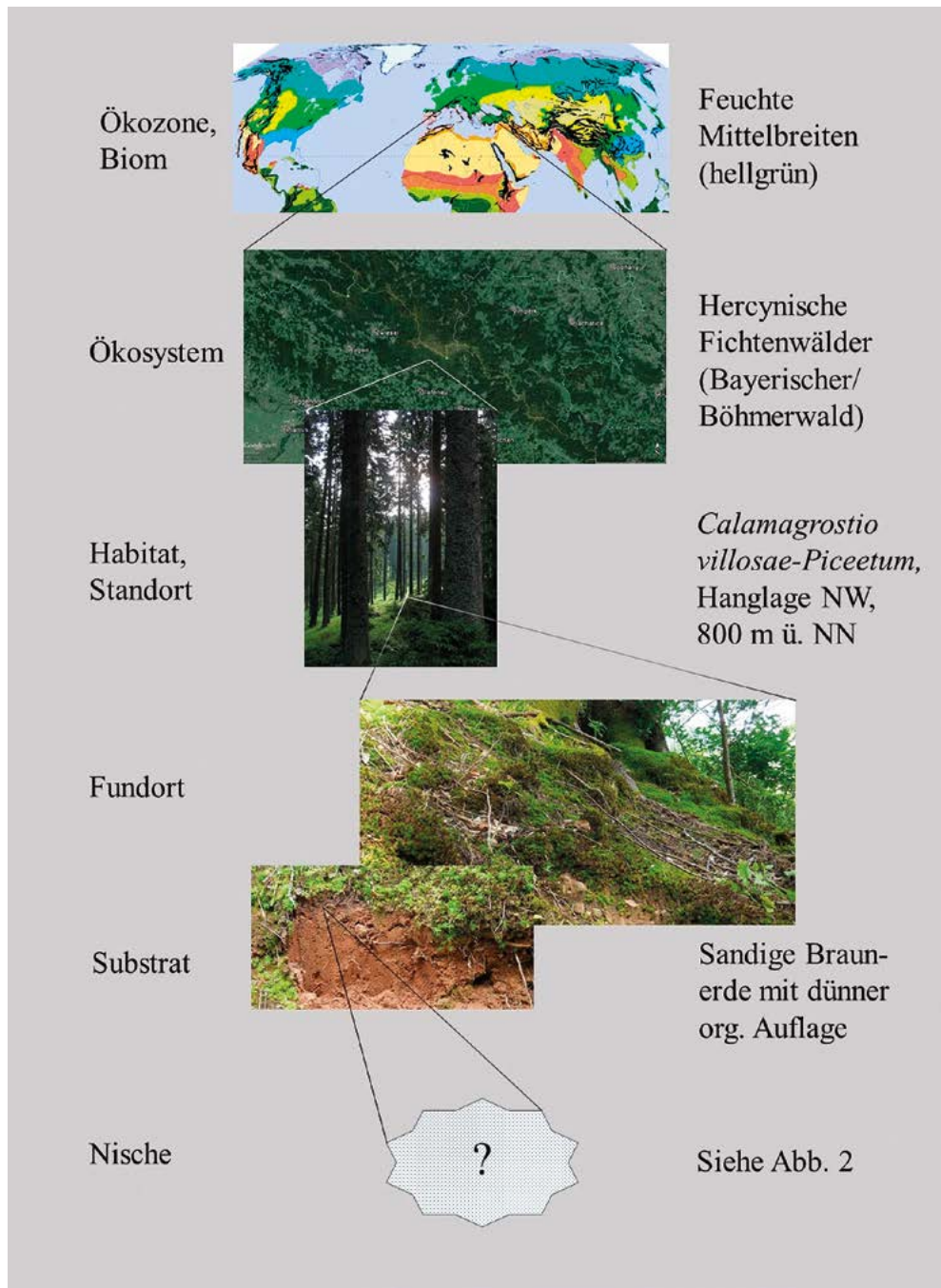


Abb. 1: Die biogeografische Hierarchie ökologischer Begriffe. Die Beschreibungen auf der rechten Seite sind aus Platzgründen verkürzt wiedergegeben. Das Fragezeichen zum Begriff Nische wird in Abb. 2 erläutert. Bildnachweis: Ökozone/Biom – Ökologix (Wikipedia), Ökosystem – Google Earth, alle anderen vom Autor.

Die Nische ist Teil des Habitats bzw. Substrats und über abiotische und biotische Eigenschaften bzw. Einflussfaktoren definiert (SCHOENER 2009). Die Vielfältigkeit einer Nische ist in Abbildung 2 dargestellt, aber sicher nicht vollständig. Man spricht auch von der multi-dimensionalen Nische.

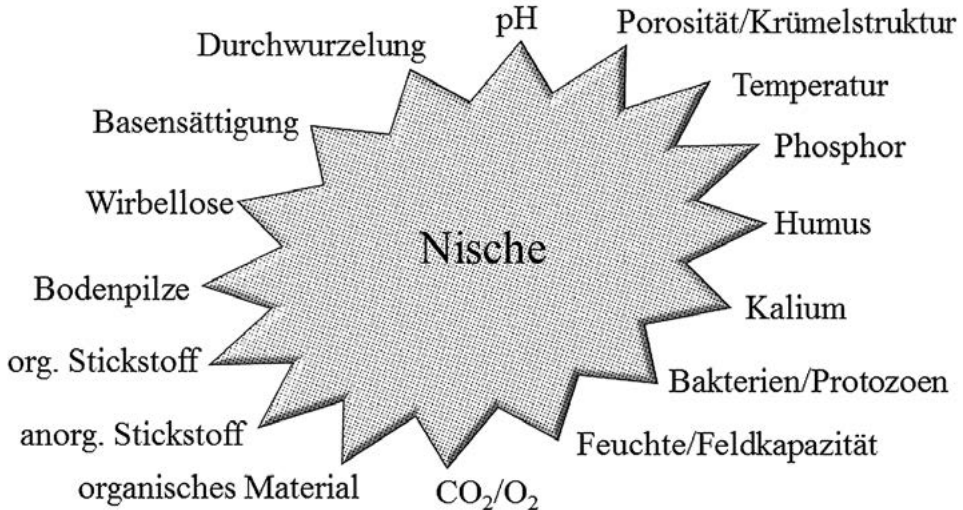


Abb. 2: Zusammenstellung von Nischendimensionen.

Die Kombination solcher Nischenfaktoren und ihrer jeweiligen Wirkung bzw. Größenordnung ergeben ein Nischenprofil, das zusammen mit der Wirtssituation (eigentlich auch Teil des Nischenprofils) selektiv auf das Vorkommen von Ektomykorrhizapilzen wirkt. Hinzu kommt, dass trotz der vielfältigen Nischenmuster Pilze um eine Nische in Konkurrenz treten oder Prädatoren die Mycelausbreitung einschränken und sich dadurch die Nische zur sogenannten „realisierten“ (d. h., tatsächlich besetzbaren) Nische verkleinert (SCHOENER 2009).

Habitate bis hin zu Nischen können sich aufgrund abiotischer und biotischer Einflüsse ändern, bei katastrophenartigen Ereignissen (z. B. Waldbrand) auch drastisch. Von solchen Störungen berichtet der folgende Abschnitt.

Vom Märchen des „natürlichen Gleichgewichts“

Um es gleich vorweg zu nehmen, so etwas gibt es nicht! Zumindest nicht als die romantische Vorstellung einer ungestörten Lebensgemeinschaft. Lebensgemeinschaften sind immer dynamisch und verändern sich, also auch Ektomykorrhiza-Gesellschaften (STRAATSMA et al. 2001; WALKER 2009). Die Gründe hierfür sind bei wiederkehrenden und zufälligen Einflüssen zu suchen. Im wesentlichen zufallsgetrieben ist die Sporenverbreitung z. B. durch Wind und tierische Vektoren wie Bodenarthropoden und Kleinsäuger (HALBWACHS & BÄSSLER 2015), aber auch Witterungsschwankungen. Solche Schwankungen, z. B. ein plötzlicher Frosteinbruch im Frühjahr,

Häufige Störungen in feuchten Mittelbreiten

- Borkenkäfer
- Windwurf
- Waldbrand
- Dürren
- Verbiss
- Bodenerosion
- Forstwirtschaft
- Freizeitverhalten

können für Pilzarten eine Störung darstellen, die zur Verzögerung der Mycelausbreitung führt. Andere Arten sind gegenüber Kälte nicht so empfindlich und haben daher einen Konkurrenzvorteil. Bodenpilze und Ektomykorrhizapilze können den Boden-pH selbst beeinflussen und so Nischen verändern (DAVET 2004; WALLANDER 2006). Mehrere Mykorrhizapilz-Individuen beanspruchen häufig die gleiche Nische, und verengen sie damit. Regelmäßige, saisonale Geschehnisse stellen ebenfalls (periodische) Störungen dar, die Nischen-relevant sind. Auch größere Störungen, wie z. B. Käferbefall von Wirtsbäumen, können chronisch sein, jedoch über eine Zeitskala

von Jahrzehnten (COOKE et al. 2007). Naturkatastrophen wie Feuer, Bergrutsche oder Überflutung sind in ähnlichen Zeitdimensionen zu sehen, sie folgen in unseren Breiten allerdings einem Zufallsmuster. Anthropogene Störungen können positive oder negative Auswirkungen auf die Artenvielfalt haben. Ein großer Teil der mykorrhizabildenden Pilzarten ist auf nährstoffarme Standorte angewiesen (ARNOLDS 1991; KUYPER 2013), und daneben oft auch auf offenerdige Standorte (SIMMEL & GLEIXNER 2015). Einstige Landnutzungsformen wie Streurechen und Waldweide sind diesbezüglich als positiv zu bewerten, da durch Streuentnahme und Beweidung Nährstoffe entzogen und Offenstellen geschaffen wurden (POSCHLOD 2015; SIMMEL & GLEIXNER 2015). Demgegenüber steht heute die Problematik der anthropogen stark erhöhten Nährstoffeinträge (v. a. Stickstoff) aus der Luft, die deutliche Rückgänge bei Mykorrhizapilzen hervorrufen (ARNOLDS 1991; KUYPER 2013).

Störungsformen können sich überlagern, wie z. B. Dürre und Käferbefall im Sinne einer Störungssteigerung, oder Waldbrand und Extrem-Niederschläge, die zu einer Störungsminderung führen können (SHEA et al. 2004). Sieht man sich simulierte Störungsmuster z.B. in einem Nadelwald an, so wird klar, dass bei aller Zufälligkeit die chronischen, saisonalen Störungen deutlich hervortreten (Abbildung 3).

Störungen und Störungsverläufe sind allgegenwärtig und haben einen unvermeidlichen Einfluss auf Lebensgemeinschaften. So kann zwar kein „natürliches Gleichgewicht“ im statischen Sinne entstehen, sondern ein dynamisches System, in dem die Veränderung das Konstante ist (vergl. HERAKLIT 540-480 v. Chr.).

Ohne Störung keine Vielfalt

Störungen bzw. Nischenveränderungen führen also zwangsläufig zu Veränderungen in der Zusammensetzung einer lokalen Ektomykorrhiza-Gesellschaft durch Konkurrenz, Verdrängung und Zufälligkeiten („Lotterieeffekt“) (KENNEDY et al. 2009; KENNEDY 2010; KENNEDY et al. 2011). Sind Störungsregime weder geringfügig noch katastrophal, also von mittlerer zeitlicher, räumlicher und intensitätsbezogener Auswirkung, erzeugt dies ein Flickermuster unterschiedlicher Habitatfragmente bzw.

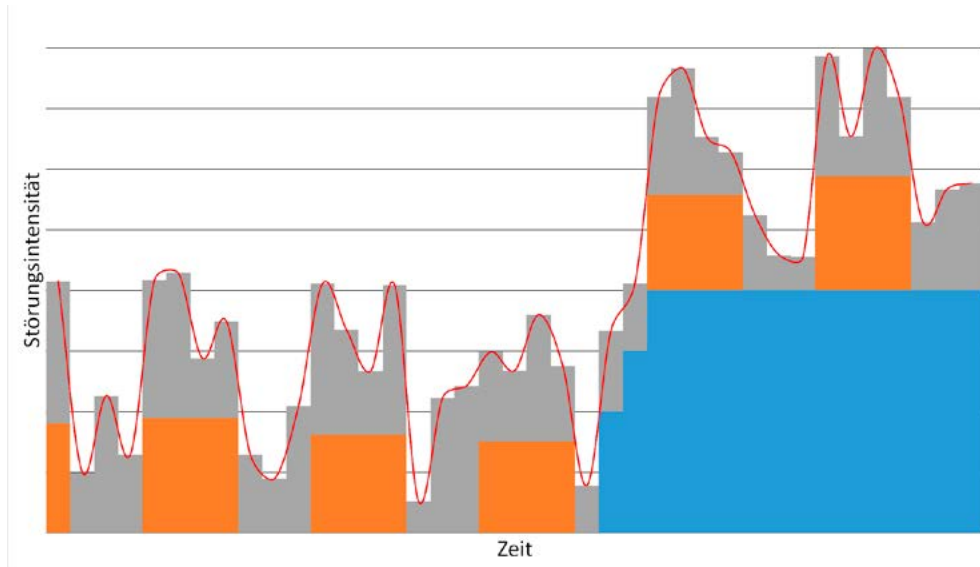


Abb. 3: Fiktives Störungsmuster über einige Jahre (blau - langfristig, orange - saisonal, grau - kurzzeitig/zufällig). In diesem vereinfachten Modell sieht man, wie sich Störungsformen aufaddieren.

Nischen (siehe z.B. ROXBURGH et al. 2004; vgl. auch HUNTER et al. 2016). Damit wird die Koexistenz verschiedener Arten ermöglicht und letztlich eine hohe Biodiversität („Intermediate disturbance hypothesis“, CONNELL 1978). So können Artengemeinschaften mehr oder minder selbstregulierend Artenreichtum und ökologische Funktionalität aufrecht erhalten (WHITE & JENTSCH 2004). Dies trifft auch und in besonderem Maße auf Ektomykorrhiza-Gemeinschaften zu, vor allem bei Störungen, die zu Sukzessionsgeschehen führen. Wenn z. B. durch Windwurf Wirtsbäume großflächig zerstört werden, so setzt eine Abfolge von Sukzessionsstadien ein, beginnend bei Pioniergehölzen (z. B. Weiden, Birken, Ebereschen), die in unseren Breiten in der Regel in einem Bestand mündet, der weitgehend dem ursprünglichen gleicht (NENTWIG et al. 2009: 207ff). Entlang einer solchen Wirts-Sukzession erscheinen daran angepasste Ektomykorrhiza-Arten. Der Artenpool, aus denen sich die Pilzsukzession rekrutiert, stammt weitgehend aus im Boden vorhandenen Pilzorganellen, wie Mycelien, Sklerotien und Sporen („Sporenbank“) (GLASSMAN et al. 2015; HALBWACHS & BÄSSLER 2015), und aus benachbarten Gemeinschaften über Sporenverbreitung bei längerfristiger Wiederbesiedlung (vgl. DICKIE & REICH 2005). Auch sogenannte Gründerbäume, also stehengebliebene und häufig mächtige Bäume, können ein wichtiger Ausgangspunkt für Neukolonisierung sein („hub trees“, SIMARD 2009). Wenn Störungen interagieren, sich also gegenseitig verstärken (s. Abb. 3) oder abschwächen, entstehen komplexe Störungsregime, die Biodiversität steigern können (FUKAMI 2001; SHEA et al. 2004). Zusätzlich entsteht durch Störungen ein Anpassungsdruck, der letztlich zu neuen Arten führen kann (LEVIN 2004). Dieser Effekt wird möglicherweise durch periodische Störungen verstärkt (LEVIN 2004; YEBOAH & CHEN 2016).

Es sollte nicht vergessen werden, dass das Fruktifizierungsverhalten nicht nur von Störungsregimen abhängt, sondern auch von artspezifischen ökologischen Strategien. So ist beispielsweise *Hebeloma cylindrosporum* recht kurzlebig. Nach spätestens einem Jahr sind die Mykorrhiza und das Mycel dieses Pionier-Mykorrhizapilzes abgestorben (GUIDOT et al. 2001). Deutlich langlebiger ist *Suillus bovinus* mit > 10 Jahren (DAHLBERG & STENLID 1994).

Ausblick: Warten auf den Pfifferling

Um auf die Parabel in der Überschrift dieses Artikels zurückzukommen, unser vermisster Pfifferling wird sich bei anderen Buchen oder Fichten erneut zeigen, oder Jahre später wieder an unserem ursprünglichen Fundort. Dies zumindest so lange, wie das Habitat einigermaßen intakt bleibt und nicht durch permanenten Störungsdruck grundlegend und irreversibel verändert wird. Hierzu zählen massive menschliche Einflüsse (z.B. gewinnmaximierende Forstwirtschaft oder Fragmentierung durch Tief- und Hochbau) und immer deutlicher auch der Klimawandel (SHEA et al. 2004).

Es gibt aber auch eher Hoffnung spendende Entwicklungen. Der vor allem in den 80er Jahren breit diskutierte Saure Regen, der zur Degradierung unserer Naturräume beitrug (LESER et al. 1994), ist heute kein vordringliches Thema mehr. Durch staatliche Steuerungsmaßnahmen sind Emissionen von Schwefel- und Stickoxiden mittlerweile erheblich zurückgegangen (ANONYMUS 2016), so dass sich viele Waldgebiete erholen konnten.

Insgesamt bleibt festzuhalten, dass das Artenspektrum von Ektomykorrhizapilzen an einem beliebigen Standort fortlaufenden Änderungen unterworfen ist, aber nicht notwendigerweise ihre Diversität (STRAATSMA et al. 2001; WALKER 2009).

Danksagung

Wir bedanken uns herzlich bei Josef Simmel (Universität Regensburg): Seine konstruktiven Kommentare haben zur inhaltlichen Gestaltung des Manuskripts wesentlich beigetragen.

Literaturverzeichnis

- ANONYMUS (2016) „Nationale Trendtabellen für die deutsche Berichterstattung atmosphärischer Emissionen seit 1990, Emissionsentwicklung 1990 bis 2014 (Stand 03/2016).“ from <http://www.umweltbundesamt.de/daten/luftbelastung/luftschaedstoff-emissionen-in-deutschland>.
- ARNOLDS E (1991) Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 35(2):209-244.
- BLÁZQUEZ, M. A., HOON AHN, J., WEIGEL, D. (2003) A thermosensory pathway controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Genetics* 33:168-171.
- CERDÁN, P. D., CHORY, J. (2003) Regulation of flowering time by light quality. *Nature* 423:881-885.

- CONNELL JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs - High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* **199**:1302-1309.
- COOKE BJ, NEALIS VG, RÉGNIÈRE J (2007) Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems. *Plant disturbance ecology: the process and the response*. Edited by EA Johnson and K. Miyanishi. Elsevier Academic Press, Burlington, Mass., USA:487-525.
- 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.
- DAVET P (2004) *Microbial Ecology of the Soil and Plant Growth*. Science Publishers, Inc., Enfield.
- DICKIE IA, REICH PB (2005) Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology* **93**(2):244-255.
- FUKAMI T (2001) Sequence effects of disturbance on community structure. *Oikos* **92**(2):215-224.
- GLASSMAN SI, PEAY KG, TALBOT JM, SMITH DP, CHUNG JA, TAYLOR JW, VILGALYS R, BRUNS TD (2015) A continental view of pine-associated ectomycorrhizal fungal spore banks: a quiescent functional guild with a strong biogeographic pattern. *New Phytologist* **205**(4):1619-1631.
- GUIDOT A, DEBAUD JC, MARMEISSE R (2001) Correspondence between genet diversity and spatial distribution of above- and below-ground populations of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Molecular Ecology* **10**(5):1121-1131.
- 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.
- HALBWACHS H, BÄSSLER C (2015) Gone with the wind – a review on basidiospores of lamellate agarics. *Mycosphere* **6**:78-112.
- HALBWACHS H, SIMMEL J, BÄSSLER C (2016) Tales and mysteries of fungal fruiting: How morphological and physiological traits affect a pileate lifestyle. *Fungal Biology Reviews* **30**(2):36-61.
- HERAKLIT (540-480 v. Chr.) *Fragmente*. Ephesus.
- HUNTER, M. L., JR., ACUÑA, V., BAUER, D. M., BELL, K. P., CALHOUN, A. J. K., FELIPE-LUCIA, M. R., FITZSIMONS, J., GONZÁLEZ, E., KINNISON, M., LINDENMAYER, D., LUNDQUIST, C., MEDELIN, R., NELSON, E. J., POSCHLOD, P. (2016) Conserving small natural features with large ecological roles: a synthetic overview. *Biol. Cons.* (submitted).
- KEHL H (2014) „Vegetationsökologie Tropischer & Subtropischer Klimate.“ from <http://lv-twk.oekosys.tu-berlin.de/project/lv-twk/00-sitemap-twk.htm>.
- KENNEDY P (2010) Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research directions. *New Phytologist* **187**(4):895-910.
- KENNEDY PG, HIGGINS LM, ROGERS RH, WEBER MG (2011) Colonization-competition tradeoffs as a mechanism driving successional dynamics in ectomycorrhizal fungal communities. *PloS one* **6**(9):e25126.
- KENNEDY PG, PEAY KG, BRUNS TD (2009) Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: Are priority effects a rule or an exception? *Ecology* **90**(8):2098-2107.

- KUDO, G. (1993) Relationships between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany* 80(11):1300-1304.
- KUYPER, T. (2013) Die Auswirkungen von Stickstoffeinträgen auf Artengemeinschaften von Pilzen. *Zeitschrift für Mykologie* 79(2):565-581.
- LESER H, HAAS H-D, HUBER-FRÖHLI J, MOSIMANN T, PAESLER R, STREIT B (1994) Westermann Lexikon Ökologie & Umwelt. Westermann, Braunschweig.
- LEVIN DA (2004) Ecological speciation: the role of disturbance. *Systematic botany* 29(2):225-233.
- NENTWIG W, BACHER S, BRANDL R, LAY M (2009) Ökologie Kompakt. Spektrum Akademischer Verlag GmbH.
- ROXBURGH SH, SHEA K, WILSON JB (2004) The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85(2):359-371.
- SCHOENER TW (2009) Ecological niche. In LEVIN SA: *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton & Oxford:3-13.
- SHEA K, ROXBURGH SH, RAUSCHERT ES (2004) Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology letters* 7(6):491-508.
- SIMARD SW (2009) The foundational role of mycorrhizal networks in self-organization of interior Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management* 258:S95-S107.
- SIMMEL J, GLEIXNER G (2015) *Sistotrema confluens* Pers.: Fr., ein humusfliehender Mykorrhizabildner – Störung als Pflegemaßnahme für Pilze? *Mycologia Bavarica* 16:71-83.
- SITTE, P., WEILER, E., KADEREIT, J., BRESINSKY, A., KÖRNER, C. (2002) *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen („Strasburger“)*, 35. Auflage. Heidelberg, Berlin, Spektrum Akad. Verlag, 1123 S.
- STRAATSMA, 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(5):515-523.
- WALKER B (2009) Landscapes and the Biosphere. In LEVIN SA: *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton & Oxford:423-430.
- WALLANDER H (2006) Mineral dissolution by ectomycorrhizal fungi. In GADD GM: *Fungi in biogeochemical cycles*. Cambridge University Press:328-343.
- WHITE PS, JENTSCH A (2004) Disturbance, Succession, and Community Assembly in Terrestrial Plant Communities. In TEMPERTON V, HOBBS R, NUTTLE T, HALLE S: *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*. Island Press:342-366.
- YEBOAH D, CHEN HYH (2016) Diversity–disturbance relationship in forest landscapes. *Landscape Ecology* 31(5):981-987.

**Hans Halbwachs**

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

**Claus Bässler**

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



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

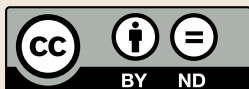
Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

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 Heftreihe 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. Freigegebiger 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: 2017

Band/Volume: [83_2017](#)

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

Artikel/Article: [Wo sind die Pfifferlinge vom letzten Jahr geblieben? Einblicke in die Ökologie der Fruchtkörperbildung von Ektomykorrhizapilzen 157-166](#)