Egoisten, Opportunisten und Pioniere: Lebensstrategien von Pilzen

Hans Halbwachs

Halbwachs H (2018) Egoists, opportunists and pioneers: Life strategies of fungi. Zeitschrift für Mykologie 84(2): 265-273.

Key words: Ecology, selection types, pioneer and climax communities, succession

Abstract: Fungi show characteristic traits that enable them to successfully colonise available and newly emerging niches. Discrimination is often done between competitive, ruderal and stress-tolerant life history strategies.
These strategies translate into fungal communities by a succession of species in sometimes abruptly changing ecosystems, for example after forest fires. Thus they substantially contribute to the adaptability of ecosystems and to element cycling.
It can be expected that global warming will significantly alter ecological processes. Field mycologists can contribute to a better understanding of this through their observations.

Zusammenfassung: Pilze besitzen charakteristische Eigenschaften, die sie befähigen, vorhandene und neu entstehende Nische zu besetzen. Im Wesentlichen wird dabei zwischen kompetitiven, ruderalen und stresstoleranten Lebensstrategien unterschieden.
Diese Strategien manifestieren sich in Pilzgesellschaften durch eine Artenabfolge in sich teilweise abrupt ändernden Ökosystemen, z. B. nach Waldbränden. Sie tragen dadurch wesentlich zur Anpassungsfähigkeit von Ökosystemen und von Stoffkreisläufen bei.
Die Klimaerwärmung wird aller Voraussicht nach ökologische Prozesse deutlich verändern. Um dies besser zu verstehen, können Feldmykologen durch ihre Beobachtungen beitragen.

Stichwörter: Ökologie, Selektionstypen, Pionier- und Klimaxgesellschaften, Sukzession

Pilznischen

Trotz der eher allegorisch anmutenden Begriffe in der Überschrift, sind die Lebensstrategien von Pilzen so geformt, dass sie eine Nische (zur Definition siehe Halbwachs & Bässler 2017) optimal besetzen können. Dazu gehören Nischen, die

A von vielen Arten beansprucht werden,

B die neu entstehen und die

C stressgeprägt sind.

Was versteht man unter diesen Nischenkategorien (s.a. Abb. 1)?

Kategorie A: entwickelte und weitgehend ungestörte Substrate, wie vermorschtes Holz, humose Waldböden oder Schwemmböden.

Anschrift des Autors: Hans Halbwachs, Danziger Str. 20, 63916 Amorbach, E-Mail: hans.waxcap@online.de

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Kategorie B: meist durch Störungen oder saisonale Prozesse entstandene Substrate (positive Störungen), z. B. durch Erdrutsche, Brandstellen, Windwurf, Landwirtschaft oder Streuanreicherung im Jahresverlauf.

Kategorie C: extreme Umweltbedingungen, z. B. Versalzung, Kälte, Bodenvernässung oder aride Böden.

Abb. 1: Links: Breitblättriger Rübling (*Megacollybia platyphylla* (Pers.) Kotl. & Pouzar) ein Saprobiont, der vor allem vermorschtes Laubholz besiedelt. Mitte: Kohlenbecherling (*Geopyxis carbonaria* (Alb. & Schwein.) Sacc.), ein typischer Brandstellenpilz. Rechts: Ein Stielbovist (*Tulostoma* sp. Pers.), ein Steppenspezialist.
Fotos (in Reihenfolge): T. Kewin (cc), H. Krisp (cc), Katya (cc)

Arten der Kategorie A sind kompetitiv ausgerichtet wie die meisten Ektomykorrhizapilze (z. B. *Suillus bovinus* (L.) Roussel: Mucha et al. 2008), oder der Grünblättrige Schwefelkopf (*Hypholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm.) als besonders „kämpferischer" Saprobiont (Boddy & Hiscox 2016). Sie verdrängen Konkurrenten indem sie Hyphen und Mycel anderer Pilze mechanisch oder mittels chemischer Stoffe wie Enzyme und Toxinen am Wachstum hindern (Dix & Webster 1995; Woodward & Boddy 2008).

Die Pilze der Kategorie B hingegen haben ruderalen Charakter, bevorzugen also neue Nischen, die noch nicht besetzt sind. Typische Vertreter sind Helmlinge, Trichterlinge und Rüblinge (Pugh & Boddy 1988a). Aber auch einige Ektomykorrhizapilze sind eher ruderal ausgerichtet, z. B. *Laccaria montana* Singer, eine Art die mit als erste auf Gletschermoränen wohl zusammen mit Zwergweiden erscheinen (Jumpponen et al. 2002).

Die Kategorie C umfasst die stressangepassten Arten. Beispiele sind der Salzwiesenchampignon (*Agaricus bernardii* Quél.), der Frostschneckling (*Hygrophorus hypothejus* (Fr.) Fr.) und der Sumpfhaubenpilz (*Mitrula paludosa* Fr.), welcher auf pflanzliche Substrate in stehendem Wasser angewiesen ist.

Die hier erwähnten Arten sind in Abb. 2 dargestellt.

Ökologische Schubladen

Die Ökologen verwenden die Begriffe K-selektiert (konkurrenzstark), R-selektiert (ruderal) und S-selektiert (stresstolerant) für die oben erwähnten drei Kategorien. Man verbindet damit eine Reihe von Eigenschaften, die für die jeweilige Lebensstrategie eines Pilzes erforderlich sind (Tabelle 1).

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Abb. 2: Links oben – *Suillus bovinus*, Mitte oben - *Hypholoma fasciculare*, rechts oben - *Laccaria montana*. Links unten - *Agaricus bernardii*, Mitte unten - *Hygrophorus hypothejus*, rechts unten - *Mitrula paludosa*. Fotos (in Reihenfolge): 松岡明芳(cc), Pethan (cc), Edward Barge (cc), Ron Pastorino (cc), Ripa (cc), Kiki (kwf) (cc)

Tabelle 1: Typische Eigenschaften von Pilzen unterschiedlicher Lebensstrategien (Dix & Webster 1995; Andrews 2017)

	K-selektiert	**R-selektiert**	**S-selektiert**
Wachstumsrate	gering bis mittel	hoch	gering
Reproduktionsrate	variabel	hoch	variabel
Biomasse	hoch	gering	gering
Anzahl Fruchtkörper	niedrig	hoch	variabel
Lebensdauer	hoch	niedrig	eher gering
Störungstoleranz*	gering	hoch	variabel
Stresstoleranz*	gering	variabel	hoch
Ausbreitungseffizienz**	variabel	hoch	variabel
Substratansprüche	hoch	gering	eher gering
Lokale Persistenz***	hoch	niedrig	eher hoch

* Störungen treten kurzfristig auf, z. B. eine Überschwemmung. Stress dauert an, z. B. in ariden Gebieten.

** Anzahl und Ausbreitungsdistanz der Sporen

*** Auftreten eines Pilzes in fortlaufenden Jahren

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Solche Kategorien sollen das Ökologenleben leichter machen, wenn sie denn so eindeutig wären, wie die Tabelle 1 suggeriert. Tatsächlich existiert ein Kontinuum bzw. Kombinationen zwischen den Lebensstrategien (Abb. 3).

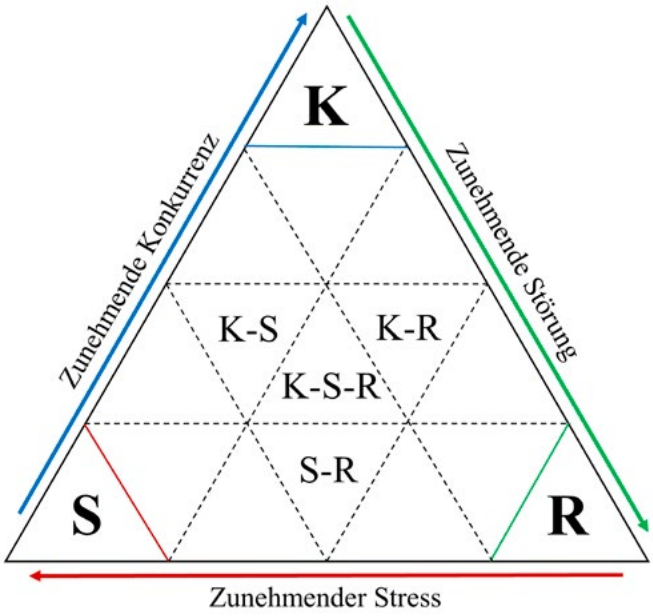

Abb. 3: Schema der Lebensstrategien mit seinen Mischformen. Die Pfeile deuten an, dass die Übergänge fließend sind. Nach Grime (1977) und Krause et al. (2014)

Es wird klar, dass man nicht erwarten kann, dass sich jeder Pilz einer klaren Strategie zuordnen lässt. Als Beispiel ist der Übergang von ruderal zu kompetitiv anhand einiger Pilzarten ist in Abb. 4 dargestellt.

Aber nicht nur, dass unterschiedliche Arten unterschiedliche Strategiekombinationen zeigen, sogar innerhalb einer Art kann sich der strategische Schwerpunkt ändern. Beobachtet wurde dieses Phänomen z. B. bei *Rigidoporus microporus* (Sw.) Overeem und *Phlebia radiata* Fr. (Pugh & Boddy 1988b).

Die Kategorisierung von pilzlichen Lebensstrategien ist letztlich ein beschreibender Ansatz und kein erklärender, weil die zugrunde liegenden Mechanismen recht unterschiedlich sein können und immer im Kontext der jeweiligen Pilzgesellschaften und deren Veränderungen gesehen muss (Pugh & Boddy 1988b; Boddy & Hiscox 2016).

Mykologen wissen zumeist, dass die Vorstellung einer „Natur im Gleichgewicht" eine Mär ist. Unsere natürliche Umwelt verändert sich fortlaufend, manchmal schnell, manchmal langsam. Der Klimawandel wird oft als ein relativ langsamer aber scheinbar unaufhaltsamer Prozess gesehen, der zu merklichen Änderungen der Lebensgemeinschaften führt. Ein Beispiel bei den Pilzen ist der leuchtender Ölbaumpilz (*Omphalotus illudens* (Schwein.) Bresinsky & Besl), der in Europa

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

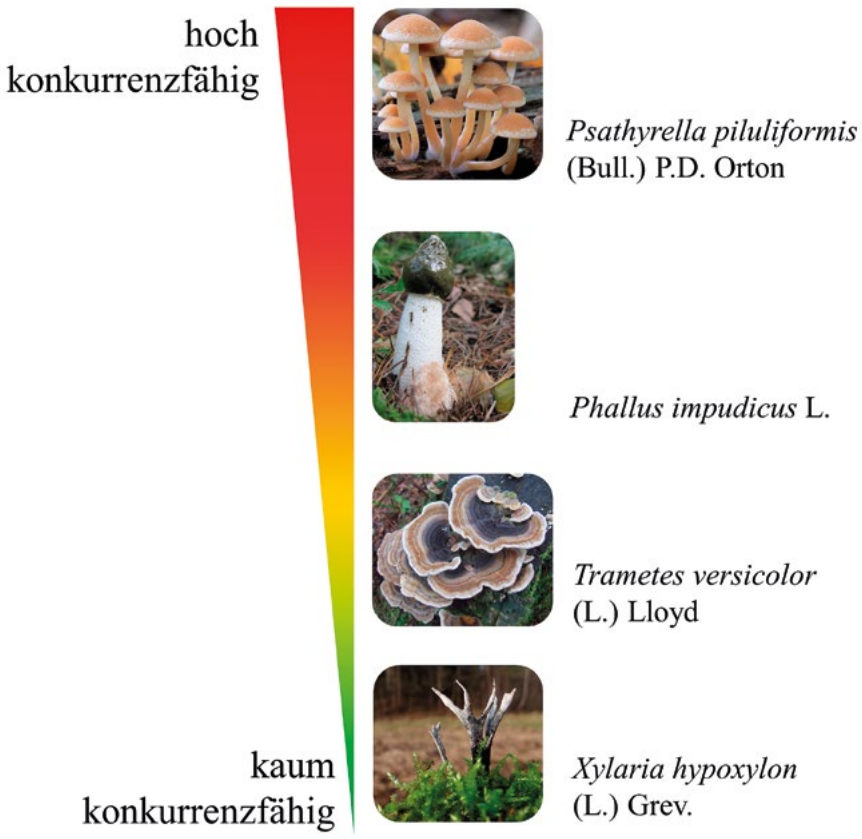

Abb. 4: Beispiele für den ruderal-kompetitiven Übergang (Beispiele aus Dix & Webster 1995). Die am wenigsten konkurrenzfähigen Arten sind in aller Regel Pionierarten. Fotos (von oben nach unten): Stu's Images (cc), Dohduhdah (cc), Jerzy Opioła (cc), Sasata (cc)

ursprünglich im Mittelmeergebiet an Ölbäumen vorkommt, aber mittlerweile z. B. auch in Baden-Württemberg an anderen, vorwiegend Laubbäumen in klimatisch begünstigten Flusstälern (Gminder & Krieglsteiner 2001).

Die Natur im Ungleichgewicht

Selbst ohne Klimaveränderung sind Ökosysteme Modifikationen unterworfen. Störungen wie Windwurf, Überschwemmungen, Waldbrand, außergewöhnliche Trockenperioden usw. führen zu teilweise drastischen Veränderungen (White & Jentsch 2004), auch für Pilze. Standorte fallen weg, z. B. durch Erdrutsche, bzw. kommen neu hinzu, z. B. in Form von Totholz. In aller Regel setzt nach solchen Umbrüchen eine Abfolge von Neubesiedelungen ein (Sukzession) (Connell & Slatyer 1977; Frankland 1998), unter Umständen bis zur Bildung einer zunächst stabilen Klimaxgesellschaft (Smith & Smith 2000).

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Abb. 5: Kolonisierungs-Abfolge (Sukzession) von lignicolen Pilzen an toter Fichte. Es wird deutlich, dass das K/R-Schema die kompetitiven Charakteristika der fünf Arten gut beschreibt. Angedeutet sind auch die Substratveränderungen. Fotos (von oben nach unten): Andreas Kunze (cc), Jean-Pol Grandmont (cc), Gerhard Koller (cc), caspar s (cc), caspar s (cc)

Bei Pilzen sind einige solcher Sukzessionen gut erforscht, z. B. lignicole Basidiomyceten an Fichten (Abb. 5) (Holmer & Stenlid 1997).

Mikropilze wurden in der Studie nicht berücksichtigt. Es ist deshalb durchaus wahrscheinlich, dass z. B. Ascomyceten das Substrat bereits teilzersetzt haben. Die strategischen Typen der Pilze (K/R) folgen den Zersetzungsgraden (initial, optimal, final). Die ruderalen Pilze der Initialphase verfügen über einen sehr effektiven Enzymapparat, der ± frische und damit schwer zu knackende Holzbestandteile (v.a. Cellulose, Lignin) nutzen kann (Ottosson 2013; Boddy & Hiscox 2016). Dies ist energieaufwendig, so dass sich solche Pilze große Fruchtkörper in der Regel nicht leisten können, also einen Kompromiss bei einem endlichen Energiebudget eingehen („tradeoff", Wikelski 2009). Haben die R-selektierten Pilze das Substrat ausreichend „angedaut",

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

übernehmen Pilze, die kompetitiver aufgestellt sind. Sie verdrängen ihre Vorgänger und profitieren von dem nun besser aufgeschlossenen Substrat. Diese Kette setzt sich fort, bis das Totholz zerfallen ist und letztlich terricole Pilze folgen (Cooke & Rayner 1984).

Auch bei Ektomykorrhizapilzen gibt es Sukzessionen. Ein Beispiel haben Last et al. (1983) während einer Beobachtungszeit von 6 Jahren (insgesamt 14 Jahre) in einem neu angepflanzten Birkenwald bearbeitet (Abb. 6).

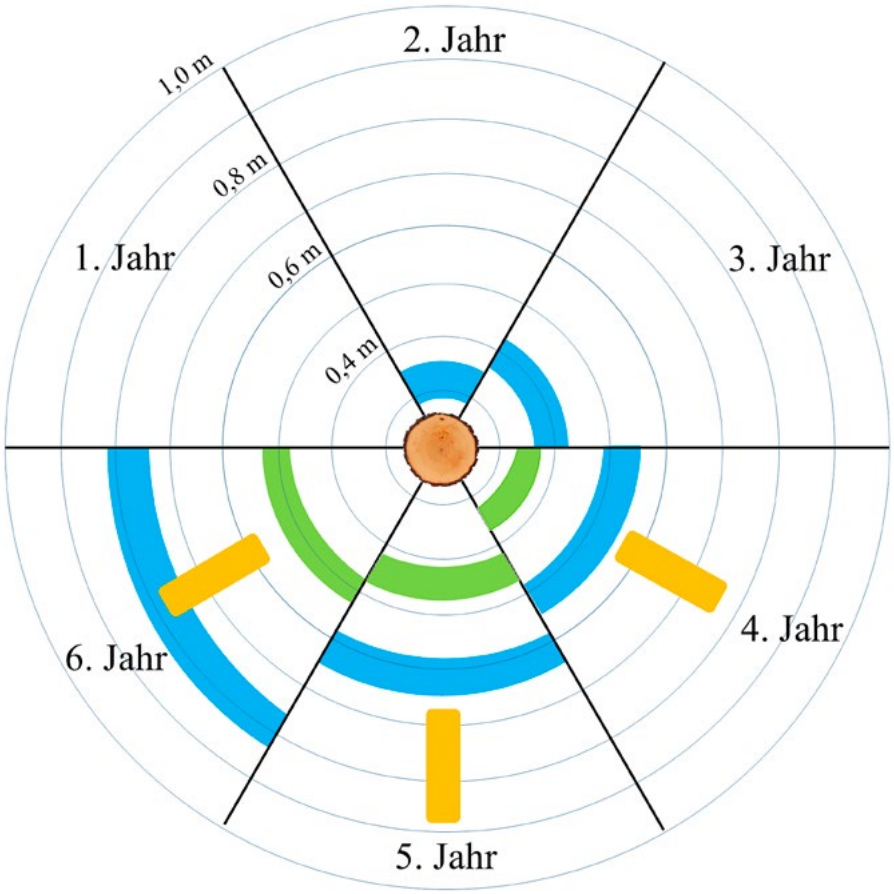

Abb. 6: Schema eines Birken Wurzeltellers mit der zeitlichen Staffelung von Hebeloma sp. (blau), Lactarius sp. (grün) und Laccaria sp. (orange). Es ist gut zu erkennen, dass der Milchling den Fälbling vor sich hertreibt.

Dies war wohl die erste Sukzessions-Studie über Ektomykorrhizapilze unter kontrollierten Bedingungen. Allerdings hatte man damals nicht die Möglichkeiten, die heutige molekulare Methoden bieten. Studien, die damit arbeiten, liefern ein weit differenzierteres Bild, z. B. eine neuere Studie zur Dynamik einer Pilzgemeinschaft auf verottenden Fichten (Rajala et al. 2012). Hier zeigte sich, dass die Sukzession mit

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

saprotrophen Arten (vor allem Ascomyceten) einsetzte und mit Ektomykorrhizapilzen abschloss. Die Pilzgemeinschaft war hochdivers (über 100 Taxa), wobei viele Sequenzen nicht bis auf Artebene identifiziert werden konnten.

Fazit

Lebensstrategien der Pilze, wie kompetitiv, ruderal und stresstolerant, äußern sich vor allem in der Besiedlungsdynamik. Pilze sind deshalb wesentliche Veränderungs-Agenten in Ökosystemen und tragen zum Materialkreislauf genauso bei, wie zur Anpassungsfähigkeit der Systeme.

Hinsichtlich des Klimawandels werden mit aller Wahrscheinlichkeit einige Verschiebungen in Artenspektren von Pilzgemeinschaften und den damit verbundenen Lebensstrategien, sowie bei Sukzessionen, zu beobachten sein.

Hierbei können Feldmykologen einen wichtigen Beitrag leisten, indem sie z. B. Sukzessionsgeschehen in ihren Revieren beobachten und aufzeichnen.

Danksagung

Ich bedanke mich herzlich bei Josef Simmel (Universität Regensburg) für seine hilfreichen Kommentare.

Stellungnahme

Der Autor versichert, dass keine speziellen Genehmigungen für die Durchführung der Arbeit nötig waren. Die Arbeit wurde aus Mitteln des Autors finanziert.

Literatur

Andrews JH (2017) Comparative Ecology of Microorganisms and Macroorganisms. Springer New York.

Boddy L, Hiscox J (2016) Fungal ecology: principles and mechanisms of colonization and competition by saprotrophic fungi. Microbiology spectrum **4**(6).

Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist **111**(982):1119-1144.

Cooke RC, Rayner ADM (1984) Ecology of saprotrophic fungi. Longman.

Dix NJ, Webster J (1995) Fungal Ecology. Chapman and Hall, London, 560 pp.

Frankland JC (1998) Fungal succession—unravelling the unpredictable. Mycological Research **102**(1):1-15.

Gminder A, Krieglsteiner GJ (2001) Die Großpilze Baden-Württembergs. 3. Ständerpilze: Blätterpilze. Ulmer.

Grime J (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. The American Naturalist **101**(982):1169-1194.

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Halbwachs H, Bässler C (2017) Wo sind die Pfifferlinge vom letzten Jahr geblieben? Einblicke in die Ökologie der Fruchtkörperbildung von Ektomykorrhizapilzen. Zeitschrift für Mykologie **83**(1):157-166.

Holmer L, Stenlid J (1997) Competitive hierarchies of wood decomposing basidiomycetes in artificial systems based on variable inoculum sizes. Oikos: 77-84.

Jumpponen A, Trappe JM, Cázares E (2002) Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. Mycorrhiza **12**(1):43-49.

Krause S, Le Roux X, Niklaus PA, Van Bodegom PM, Lennon JT, Bertilsson S, Grossart H-P, Philippot L, Bodelier PL (2014) Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. Frontiers in microbiology **5**(Article 251):1-10.

Last FT, Mason PA, Wilson J, Deacon JW (1983) Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation, function and dynamics. Plant and Soil **71**(1):9-21.

Mucha J, Zadworny M, Werner A, Napierała-Filipiak A, Łakomy P (2008) Antagonistic activity of the ectomycorrhizal fungus *Suillus bovinus* challenged by saprotrophic fungi from different soils. Nova Hedwigia **87**(3-4):373-385.

Ottosson E (2013) Succession of wood-inhabiting fungal communities, Doctoral Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Pugh G, Boddy L (1988a) A view of disturbance and life strategies in fungi. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences **94**:3-11.

Pugh G, Boddy L (1988b) A view of disturbance and life strategies in fungi. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences **94**(1):3-11.

Rajala T, Peltoniemi M, Pennanen T, Mäkipää R (2012) Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. FEMS Microbiology Ecology **81**(2):494-505.

Smith RL, Smith TM (2000) Elements of Ecology. Benjamin Cummings.

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.

Wikelski M (2009) Physiological ecology: Animals. In Levin SA: The Princeton Guide to Ecology. Princeton University Press, Princeton & Oxford:14-19.

Woodward S, Boddy L (2008) Interactions between saprotrophic fungi. British Mycological Society Symposia Series, Elsevier:125-141.

Hans Halbwachs

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

© 2018 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

DGfM 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. Freigebiger 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: 2018

Band/Volume: 84_2018

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

Artikel/Article: Egoisten, Opportunisten und Pioniere: Lebensstrategien von Pilzen 265-273