

Coole Pilze: Einblicke in die Ökologie alpiner Agaricomyceten

HANS HALBWACHS

HALBWACHS, H. (2018) Cool mushrooms: Insights into the ecology of alpine Agaricomycetes. *Zeitschrift für Mykologie* 84/2 275-300.

Abstract: To be able to survive and reproduce, all living beings need to exhibit traits fitting their environment. Trait-based ecology is common in botany and zoology, but rarely studied in fungi.

Fungi are able to colonise highly diverse habitats and niches due to their marked adaptability. Alpine ecosystems pose a particular challenge because of extreme climatic and edaphic constraints and also the associated vegetation is unique. Such conditions call for a pertinent repertoire of traits, such as pigmentation, habits or special (secondary) metabolites.

Concomitantly, fungi need to adjust to constrained dispersal and reproduction. This includes coevolution with plants and animals, context-adjusted phenology and asexual spore production. Such adaptations can be rather demanding, with tradeoffs as a basic ecological principle – in this case between protective mechanisms and lifestyle characteristics.

By using examples and data from the *Funga Nordica*, various aspects related to this are illustrated and discussed. In doing so, it becomes evident that there is still a considerable research gap, especially with respect to interrelations between phenotypic and genotypic plasticity.

Key words: Ecology, macrofungi, Alps, adaptation, stress-tolerance, cryophily, traits, secondary metabolites, habit, climate change

Zusammenfassung: Alle Lebewesen zeigen Merkmale, die sie überlebens- und reproduktionsfähig machen. Merkmals-basierte Ökologie wird in der Botanik und Zoologie seit langem betrieben, in der Mykologie ist sie hingegen kaum beachtet.

Pilze sind höchst anpassungsfähig und können die unterschiedlichsten Habitate besiedeln und Nischen besetzen. Eine besondere Herausforderung stellen alpine Ökosysteme dar. Klimatische und edaphische Gegebenheiten sind häufig extrem, die Begleitvegetation ist einzigartig. Solche Umstände erfordern ein geeignetes Repertoire an Merkmalen, sei es Pigmentierung, Wuchsform oder spezielle Stoffwechselprodukte (sekundäre Metabolite).

Ebenso müssen sich Pilze auf eingeschränkte Verbreitungs- und Vermehrungsmöglichkeiten einstellen können. Dazu gehören Koevolution mit Pflanzen und Tieren, eine kontextgerechte Phänologie und asexuelle Produktion von Sporen. Solche Anpassungen können recht aufwendig sein. Wir sehen deshalb ein ökologisches Grundprinzip, nämlich Kompromisse („Tradeoffs“), hier zwischen der Ausbildung von Schutzmechanismen und Lebensstrategien. Anhand von Beispielen und auf der Basis der Daten aus der *Funga Nordica* werden verschiedene ökologische Aspekte erläutert und diskutiert. Dabei wird klar, dass noch ein großer Forschungsbedarf besteht, vor allem bei dem Zusammenhang von phänotypischer und genotypischer Anpassung.

Stichwörter: Ökologie, Großpilze, Alpen, Anpassung, Stresstoleranz, Kryophilie, Merkmale, Sekundärstoffe, Wuchsform, Klimawechsel

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

Einleitung

Jedweder Organismus hat morphologische und physiologische Merkmale, die ihm Überleben und Vermehrung in seinem Habitat ermöglichen. Merkmalsbasierte Ökologie ist ein Wissenschaftszweig, der in den letzten drei Jahrzehnten zu vertieften Einblicken in biologische Strukturen und Lebensweisen geführt hat (GARNIER et al. 2016). Pioniere waren Pflanzenökologen, die z.B. die ökologische Bedeutung von Samenformen oder Blattgrößen untersuchten. In der Mykologie wird ein solcher Ansatz erst seit etwa 10 Jahren verstärkt verfolgt (AGUILAR-TRIGUEROS et al. 2015; PRINGLE et al. 2015).

In dem hier vorliegenden Übersichtsartikel werde ich versuchen, „Lifestyle“ und (Über-)Lebensstrategien von Agaricomyceten in einer stressreichen Umwelt zu beleuchten, nämlich in alpinen Hochgebirgen, speziell der europäischen Alpen. Die Alpen stellen ein Rückzugsgebiet für eiszeitliche Säuger, Vögel und Pflanzen dar (NAGY & GRABHERR 2009), und wahrscheinlich für einige Pilzarten. Sicher ist in jedem Fall, dass alpine Pflanzen und Pilze als „Überlebende“ des eiszeitlichen Pleistozäns unter fortwährenden Stressbedingungen koevolviert und funktionelle Verbindungen eingegangen sind, so bei den Ektomykorrhizapilzen (TRAPPE 1988).

Es ist einleuchtend, dass Extremhabitate wie die Hochalpen für alle dort vorkommenden Organismen eine Herausforderung sind. Daher sollen zunächst die wichtigsten Charakteristika alpiner Ökosysteme beleuchtet werden. Die folgenden Beschreibungen zu Geografie, Klima, Böden und Vegetation sind überwiegend von ELLENBERG (1996), NAGY & GRABHERR (2009) und WALTER & BRECKLE (1999) übernommen, wenn nicht anders ausgewiesen.

Geografie

Der Begriff „Alpen“ ist kein Spezifikum der Hochgebirgsregion, die sich von Südost-Frankreich bis in das östliche Österreich erstreckt. Gebirge mit alpinem Charakter sind auf allen Kontinenten zu finden, sogar auf tropischen Inseln wie z.B. Neuguinea (Papua). Dieser Artikel beschränkt sich jedoch auf die gemäßigten Breiten Europas (Abb. 1).

Die europäischen Hochgebirge sind prägende Strukturen vieler Länder (Tabelle 1). Zur Abgrenzung vom umliegenden Biom (~ Ökozone, Klimazone) werden sie als Orobiome bezeichnet. Die Alpen sind also ein Orobiom der gemäßigten, europäischen Klimazone.

Klima

Obwohl diese Gebirge alle in einem relativ engen geografischen Band zwischen dem 42. und dem 49. Breitengrad liegen, gibt es einige Unterschiede in der Höhenzonierung, die sich vor allem auf saisonale Witterungscharakteristika und die Vegetationstypen auswirkt. Dies wird bereits für die europäischen Alpen sichtbar, auf die im Folgenden hauptsächlich betrachtet werden. Sie zeigen typische Höhenprofile, die sich zwischen den nördlichen, zentralen und südlichen Gebirgszügen verschieben (Abb. 2).



Abb. 1: Das gemäßigte Europa mit seinen größten Hochgebirgszügen: A – Pyrenäen, B – Alpen, C – Apennin, D – Karpaten; Quelle: maps-for-free.com

Tabelle 1: Ungefähre Ausdehnung und Höhen der wichtigsten Hochgebirge im gemäßigten Europa (de.wikipedia.org, Google maps)

	Länder	Ausdehnung (Länge/Fläche)	Höhenbereich (m ü NHN)
Alpen	Deutschland, Frankreich, Italien, Liechtenstein, Monaco, Österreich, Schweiz, Slowenien	1.200 km/200.000 km ²	1.200-4.500
Apennin	Italien	Apuanische Alpen 90 km/2600 km ²	1.500-1.950
		Abruzzen 170 km/3500 km ²	1.500-2.900
Karpaten (inkl. Tatra)	Slowakei, Ungarn, Ukraine, Rumänien	1.200 km/50.000 km ²	1.200-2.650
Pyrenäen	Frankreich, Spanien, Andorra	340 km/11.850 km ²	1.400-3.400

Auf den Südseiten sind die Stufen um ca. 110-200 m in die Höhe verschoben, was vornehmlich auf die höhere Sonneneinstrahlung zurückzuführen ist (NAGY & GRABHERR 2009). Dabei sollte beachtet werden, dass die Tag-Nacht-Temperaturen besonders in höheren Lagen extrem schwanken können, so dass alle Organismen eine hohe thermische Widerstandsfähigkeit besitzen müssen.

Nicht nur unterscheiden sich die Temperaturen nördlich und südlich der Gebirgskämme, sondern dadurch auch der Wasserhaushalt. In den meisten Fällen sind die Südhängen trockener als die Nordhängen. Etwas anders sieht es aus, wenn überwiegend südliche Winde vorherrschen und sich an den Südhängen stauen, wie z.B. in den Karawanken, die an der Grenze zwischen Österreich und Slowenien verlaufen.

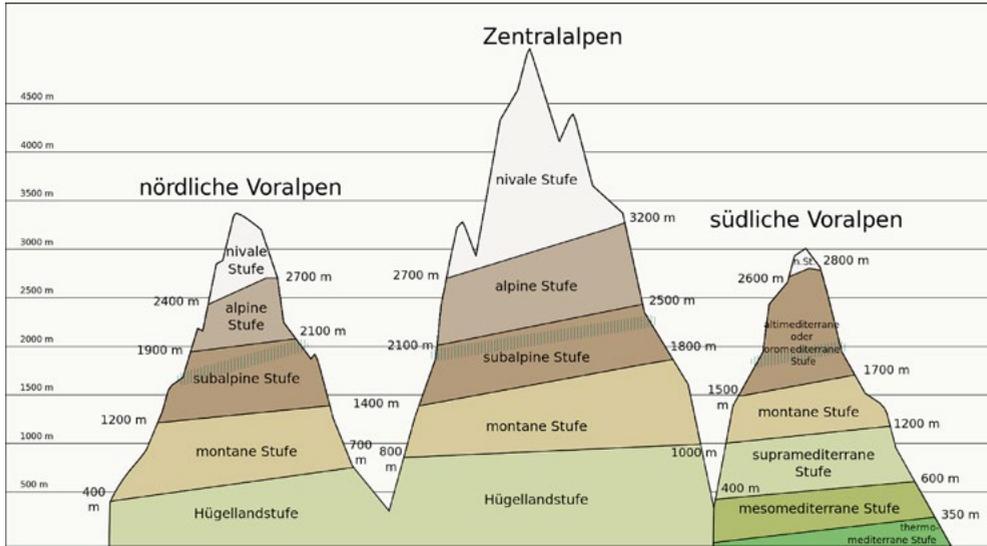


Abb. 2: Höhenprofile der Alpen, Baumgrenzen sind als schraffierte Bänder angedeutet; verändert nach Delphi234 (cc)

Staulagen erzeugen höhere Niederschläge. Deshalb sind z.B. die Nordhänge der nördlichen Kalkalpen feuchter als deren Südhängen, typisch für Wetterlagen die meist aus nord-westlichen Richtungen auf das Gebirge auftreffen (Abb. 3). Eine spezielle Staulage entsteht in den Alpen bei feuchten Südwinden. Sie regnen auf den Südhängen ab, streichen als Föhn über den Gebirgskamm und erreichen als warme, trockene Fallwinde die tieferen Lagen (VAN EIMERN & HÄCKEL 1984). Besondere Standorte für Pflanzen und Pilze stellen die Auftauzonen von Gletschern und Schneefeldern dar, in denen rohe, wassergesättigte Böden vorherrschen.

Ein weiterer, sehr wichtiger klimatischer Faktor ist die Vegetationszeit, also das jährliche Wachstums- und Verbreitungsfenster für Pflanzen und Pilze. Mit zunehmender Höhenstufe verkürzt sich die Vegetationszeit (Tabelle 2):

Tabelle 2: Ungefähre Vegetationszeiten der Höhenstufen der Alpen (WALENTOWSKI et al. 2006)

	Vegetationsperiode
Nival	August – September (1,5 Monate)
Alpin	Juni – Oktober (4 Monate)
Subalpin	Mai – November (6,5 Monate)
Montan	März – November (8,5 Monate)



Abb. 3: Staulage auf La Palma, einer der Kanarischen Inseln;

Foto: H. HALBWACHS

(Starker) Wind führt besonders oberhalb der Baumgrenze zu Trocken- und Temperaturstress. Zudem entstehen atmosphärische Belastungen vor allem durch flüchtige Stickstoffverbindungen (NO_x), die besonders in den Alpen zu Eutrophierung und Beeinträchtigung der Biodiversität, einschließlich die der Pilze führen können.

Die in hohen Lagen besonders starke UV-Strahlung schädigt Organismen in zweierlei Hinsicht. Die Strahlung schädigt Zellen direkt durch die Freisetzung freier Radikale oder dadurch, dass vermehrt bodennahes Ozon, ein starkes Oxidationsmittel, entsteht. Freie Radikale sind hochreaktive Moleküle, die ebenfalls Zellen und Gewebe schädigen. Bei Pilzen sind u.a. ihre Sporen betroffen, deren Erbmateriale speziell durch UV Schaden nehmen kann.

Böden

Die Grundgesteine der Alpen lassen sich grob in drei Kategorien aufteilen (www.mineralienatlas.de/):

1. Meist basenarme (saure) Silikatgesteine, z.B. Granite, und Vulkanite, z.B. der zentralen Gegirgskämme
2. Sedimentgesteine wie z.B. Grauwacke, und ihre metamorphen Abkömmlinge, z.B. Paragneis
3. Basenhaltige Kalke und Dolomite der umgebenden Randalpen

Diese vereinfachte Darstellung verführt dazu, die Variabilität der Bodenarten zu unterschätzen. Tatsache ist jedoch, dass vor allem die Alpen über eine hohe Vielfalt an Böden verfügt (GEITNER 2007).

Dies liegt im Wesentlichen an

- den Grundgesteinen, weil auch diese mit unterschiedliche verwertbaren Nährstoffgehalten auftreten,
- den für die Bodenbildung wesentlichen klimatischen Faktoren entlang der Höhenprofile. So führen z.B. in höheren Lagen saisonale Gefrier- und Auftauprozesse zu Bodenverwerfungen (Kryo-Perturbation) bis hin zu Verlagerungen durch Fließprozesse (Gelifluktion) an steileren Hängen. Permafrostböden zeigen nur saisonal begrenzte, dünne Böden mit kaum entwickeltem (zersetztem) Humus. Auch die durch die Höhenprofile bedingten vielfältigen Niederschlagsmuster tragen in Kombination mit Temperaturregimen zu unterschiedlichen Bodenbildungsprozessen bei.
- der Alterstruktur der Böden in den Höhenstufen. Die meisten subalpinen bis alpinen Matten (Gebirgstundra) bedecken flachgründige Böden von wenigen Zentimetern Dicke mit einer nur dünnen Humusauflage, während z.B. in Hochtälern die Bodenbildung früher einsetzte und so zu entwickelteren Profilen führte, also eine Abfolge von organischer Auflage, Humus, humosem Mineralhorizont und mineralischem Untergrund. Ab der Waldgrenze abwärts finden sich meist podsolige, saure Böden (Böden mit Humusauswaschungen) mit einer dicken Auflage von Rohumus.
- Eingriffen durch den Menschen, wie Abholzung und Viehzucht, die häufig zu Erosion bzw. Bodenverdichtung führen.

Insgesamt ist festzuhalten, dass der Bodenskelett-Anteil (Grobsande, Schotter, Fels) in der Regel mit der Höhe und Steilheit zunimmt, der Humusanteil abnimmt, dass es eine hohe kleinräumige Vielfalt von Bodenarten gibt und dass die Böden in höheren Lagen permanenten Veränderungsprozessen (Störungen) unterworfen sind. All dies sind Faktoren, die für Ökologie der Alpenpilze höchst relevant sind.

Flora und Fauna

Die in den hochmontanen Regionen vorherrschenden Fichten werden ab ca. 1400 Metern teilweise durch Lärchen (*Larix decidua*) und Zirben (*Pinus cembra*) abgelöst und gehen in eine Krummholzzone über (Latschen und Erlen- bzw. Weidengebüsch). Ab dem Übergang von subalpiner und alpiner Stufe breiten sich Matten aus, die vorwiegend aus Gräsern und Kräutern bestehen, durchsetzt mit Zwergsträuchern wie Gämsheide (*Loiseleuria procumbens*), Alpenrosen (*Rhododendron* spp.) und Silberwurzeln (*Dryas* spp.). Die Krummhölzer und Zwergsträucher sind überwiegend Ekto-mykorrhizawirte (Box 1).

Im Übergang vom hochalpinen zum subnivalen Gürtel setzen Pionierrasen und später dicotyle Polster ein (z.B. *Saxifraga*, *Silene*, *Poa*) (Abb. 4). Ab der nivalen Stufe können nur Moose und Flechten, sowie vereinzelt Samenpflanzen in günstigen Mikrohabitaten existieren.

Box 1 Krummhölzer, Zwergsträucher und ihre Mykorrhiza

Erlengebüsche (<i>Alnus</i> spp.)	EM
Latsche (<i>Pinus mugo</i>)	EM
Silberwurz (<i>Dryas octopetala</i>)	EM
Zwergweiden (<i>Salix herbacea, reticulata, retusa</i>)	EM
Zwerg-Birke (<i>Betula nana</i>)	EM
Alpen-Johannisbeere (<i>Ribes alpinum</i>)	EM, AM
Alpenwacholder (<i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i>)	EM, AM
Bärentrauben (<i>Arctostaphylos</i> spp.)	EM, ERM
Alpen-Sonnenröschen (<i>Helianthemum alpestre</i>)	EM?
Alpenrosen (<i>Rhododendron</i> spp.)	ERM
Gämsheide (<i>Loiseleuria procumbens</i>)	ERM
Heidelbeeren (<i>Vaccinium</i> spp.)	ERM
Heiden (<i>Erica</i> spp., <i>Calluna vulgaris</i>)	ERM
Krähenbeeren (<i>Empetrum</i> spp.)	ERM

Schlüssel: AM – arbuskuläre Mykorrhiza, EM – Ektomykorrhiza, ERM – erikoide Mykorrhiza

Quellen: ELLENBERG (1996); WANG & QIU (2006)

Es sollte beachtet werden, dass die Vegetationsgürtel stark durch den Menschen überformt wurden und werden. In der Vergangenheit haben Viehzucht und Holzschlag die vor menschlichen Eingriffen recht scharfe Baumgrenze zergliedert mit dem Effekt, dass sie eine Übergangszone zwischen lichten Baumbeständen und Weiden bildete. Da diese Bewirtschaftungsformen immer mehr zurückgehen, nähert sich die Waldgrenze langsam wieder ihrer natürlichen Höhe bei etwa 1.800-2.200 m ü NHN in geschlossenerer Form an. Moderne Eingriffe in die Alpennatur, vor allem im Zuge von Tourismus und Wintersport, beeinträchtigen die Biodiversität u.a. durch die Veränderung von Bodenstrukturen und Habitat-Zerstückelung.

Davon ist auch die Tierwelt betroffen, insbesondere Säuger und Gliederfüßler, beide wichtige Vektoren für die Verbreitung von Pilzen (HALBWACHS & BÄSSLER 2015b).

Agaricomyceten in den Alpen

Trotz der hohen Anpassungsfähigkeit von Agaricomyceten, unterscheiden sich die Artengemeinschaften der montanen Stufe von denen im Flachland. Dies ist in analoger Weise an der skandinavischen Gliederung der Ökozonen abzulesen. Eine Auswertung der in den temperaten, borealen und arktischen Klimagürteln vorkommenden Agaricomyceten anhand der von Angaben zu 2566 Arten aus



Abb. 4: a - Almrausch (*Rhododendron hirsutum*), Foto: Bernd Haynold (CC); b – Weiße Silberwurz (*Dryas octopetala*), Foto: Muriel Bendel (cc), c – Moos-Steinbrech (*Saxifraga bryoides*), Foto: Roland Teuscher (cc); d - Stängelloses Leimkraut (*Silene acaulis*), Foto: Kim Hansen (cc)

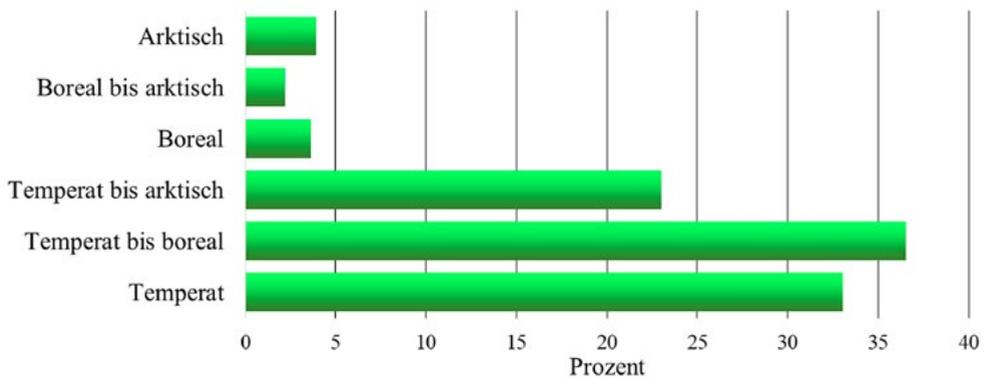


Abb. 5: Prozentuale Verbreitung von Agaricomyceten in wesentlichen skandinavischen Klimazonen

Box 2 Temperaturansprüche der Pilze

Quelle: DIX & WEBSTER (1995)

Je kältetoleranter bzw.-liebender (kryophiler) ein Pilz ist, umso mehr muss er einerseits Energie für Schutzmaßnahmen aufwenden (dazu mehr weiter unten), andererseits ist es so etwas wie ein Alleinstellungsmerkmal. Solche Pilze haben weniger Konkurrenzdruck, als mesophile Arten. Wir sehen hier einen ökologischen Kompromiss („Tradeoff“) zwischen zwei Investitionsformen, nämlich Kälteschutz versus Konkurrenzstärke (vergl. MOELLER & PEAY 2016).

KNUDSEN & VESTERHOLT (2012) zeigt einerseits, dass zahlreiche Arten in der Tat ein weites ökologisches Spektrum abdecken können. Andererseits gibt es deutliche Unterschiede zwischen den Klimazonen (Abb. 5).

Hierbei entspricht im Großen und Ganzen der temperate Gürtel dem Voralpenland, die boreale Zone der montanen und die arktische Zone den subalpinen bis subnivalen Höhenstufen. Wir erkennen unterschiedliche Grade der Temperaturtoleranz, aber auch eine Bevorzugung kalter Zonen bei ca. 4% der Pilzarten Skandinaviens. Die Temperaturansprüche lassen sich klassifizieren (Box 2).

Mit zunehmender Höhe erscheinen Pilzgesellschaften, deren mittlere Fruchtkörpergrößen kleiner werden. Dies zeigte eine Studie aus dem montanen bis hochmontanen Bayerischen Wald (BÄSSLER et al. 2016), in dem die Verfügbarkeit von Nährstoffen, z.B. biologisch aktiver Fein-Humus (Mull), mit der Höhe offenbar abnimmt. Möglicherweise spielt dabei auch der oben angeführte Kompromiss aufgrund des Temperaturgefälles eine Rolle. Zusätzlich ist wahrscheinlich das Wachstumsfenster für das Myzel ein limitierender Faktor, weil eine Mindestgröße für die Fruchtkörperbildung erforderlich ist (HALBWACHS et al. 2016). Der Größeneffekt lässt sich auch entlang der Klimazonen Skandinaviens beobachten: Die in der arktischen Zone vorkommenden Artengemeinschaften sind im Mittel etwa halb so groß wie im übrigen Areal (hochsignifikant: $p=0,002$).

Unterschiede in der Häufigkeit der Gilden sind bei den (sub-)alpinen bzw. (sub-)arktischen (im Folgenden kurz „alpin“ bzw. „arktisch“), also kryophilen Arten gemäß Funga Nordica nicht feststellen, es sind jeweils ca. 2% der Ektomykorrhiza- und saprotrophen Arten die in Skandinavien insgesamt vorkommen. Ob dies Zufall ist oder einen ökologischen Grund hat, ist derzeit nicht bekannt. Es ist möglich, dass die Möglichkeiten der Gilden, ökologische Tradeoffs einzugehen (s. Box 2), auf insgesamt ähnlichen physiologischen Zwängen beruhen. Möglicherweise verhält sich dies in arktischen Tundren anders. PETERSEN (1977) kommt bei einer Untersuchung in einer Tundra bei Qeqertarsuaq (Godhavn) auf Grönland zu dem Schluss, dass es wegen der geringen Vielfalt geeigneter Substrate in der Arktis generell weniger saprotrophe als ectomykorrhiza-bildende Arten gibt. Allerdings umfasst die Untersuchung lediglich drei Jahre.

Antworten auf Stress

Fruchtkörpergröße

Abgesehen von zwischenartlichen Größenverschiebungen entlang alpiner Höhengradienten, sind auch innerartliche Kältereaktionen zu beobachten. Grundsätzlich kann phänotypische Plastizität bei Hutpilzen enorm sein. Als Beispiel lässt sich die Nebelkappe (*Clitocybe nebularis*) anführen: Der Hutm Durchmesser kann bis zum 5-fachen schwanken (4-20 cm), beim Steinpilz (*Boletus edulis*) sogar um das 8-fache (5-40 cm) (KNUDSEN & VESTERHOLT 2012). Diese Plastizität ist höchstwahrscheinlich eine Anpassung an die Wachstumsbedingungen, also Nahrungsangebot und Mikroklima (KÜES & NAVARRO-GONZÁLEZ 2015). In arktischen bzw. alpinen Habitaten sind dementsprechend Verzweigungen hinsichtlich Durchmesser, Anzahl von Lamellen und Stiellänge zu beobachten (KOBAYASI et al. 1967; KNUDSEN 2006).

Zeitliche Abstimmung der Fruchtkörperbildung

Generell wird das die Fruktifizierung durch Mycelgröße (siehe oben) und Umweltfaktoren getaktet (MOORE 1998). In alpinen Habitaten sind besonders, wie bereits erwähnt, die Länge der Vegetationsperiode und die Temperaturregime die wesentlichen Einflussfaktoren. Das gleiche Muster ist in den arktischen Tundren zu beobachten (PETERSEN 1977). Feuchte ist im Hochgebirge generell nicht limitierend (NAGY & GRABHER 2009). Dies sieht etwas anders bei Kälteeinbrüchen und starken Winden aus, speziell oberhalb der Baumgrenze. Kälte wirkt bei mangelnden Niederschlägen stark austrocknend auf den Boden, besonders bei ausdauernden Winden (THOMAS et al. 2008). Bei solch ungünstigen Witterungsepisoden wird eine Fruktifizierung wahrscheinlich durch eine thermische Rückkopplung in Mycel und Primordium verzögert (MANACHÈRE 1980).

Unter den harschen Temperaturbedingungen und kurzen Vegetationszeiten sichern einige Pilze ihr Überleben durch die Bildung dauerhafter Mycelien (HENIS et al. 1987), eine Strategie, die es den Pilzen erlaubt bei günstigen Bedingungen zu fruktifizieren, auch wenn es Jahre dauern sollte.

Recht früh fruktifizieren Pilze, die mit Schnee(-feldern) assoziiert sind. Siehe dazu auch den Abschnitt „Schneefelder, ein Sonderfall“ weiter unten. Wie in arktischen Tundren (PETERSEN 1977) scheinen auch in den Alpen solche Pilzgemeinschaften mit Mittel relativ kleinen Fruchtkörpern aufzutreten.

Schutz gegen Kältestress

Es ist nachvollziehbar, dass Temperaturen unter 0 °C Myzel und Fruchtkörper schädigen. Das Zytosol (flüssige Phase in der Zelle) wird viskoser, seine Ionenkonzentration steigt an, Enzyme werden denaturiert. Im Extremfall bilden sich Eiskristalle, die die Zellmembranen durchstoßen und damit zerstören (SMITH 1993). Noch schädigender sind abwechselnde Phasen von Gefrieren und Auftauen (ROBINSON 2001). Es gibt aber eine Reihe von Pilzarten, die eine bemerkenswerte Kältetoleranz zeigen (MOSER 1958; MOSER 1993), wie z.B. viele Vertreter der Hygrophoraceae (Abb. 6).



Abb. 6: Kirschröter Saftling (*Hygrocybe coccinea*) nach einem Schneeschauer

Box 3 Melanine - Allheilmittel der Pilze

Melanine sind vielgestaltig hinsichtlich ihrer strukturellen Komplexität. Aber alle sind sog. Polyphenole, die Strahlung absorbieren, paramagnetisch sind, elektrische Ladung transportieren und mechanisch sehr stabil sind. Sie

- mildern thermalen Stress
- fangen freie Radikale
- schützen gegen Strahlung, wie UV und Röntgen(!)
- reduzieren Oxidantien, z.B. Ozon
- wandeln Licht in Wärme um
- binden Metallionen
- mildern chemischen und mechanischen Stress
- mildern Austrocknung
- mildern mikrobielle Attacken

Man kann nun fragen, warum dann nicht alle Pilze melanisiert sind. Wahrscheinlich deshalb, weil die Synthese von Melanin und anderen Pigmenten energieträftig ist und viele Pilze mehr auf Sporenproduktion setzen als auf Schutz.

Quellen: KUO & ALEXANDER (1967); CORDERO & CASADEVALL (2017)

Ich selbst habe Jungfern-Ellerlinge (*Cuphophyllus virginicus*) angetroffen, die nach ausdauerndem Nachtfrost am Morgen noch bereift, und drei Stunden später nicht nur aufgetaut, sondern auch um mehrere Millimeter gewachsen waren. Dass Saftlinge Fröste gut überstehen können, zeigt auch ein Foto von *Cuphophyllus lacmus* in BOERTMANN (2010), deren Fruchtkörper offenbar zwei Wachstumsphasen hinter sich haben.

Die meisten Sporen hingegen können auch intensive Fröste schadlos überstehen (SUSSMAN & HALVORSON 1966), besonders dann, wenn sie dunkel gefärbt sind, also Melanin enthalten (BUTLER et al. 2001). Generell scheint diese Substanz u.a. als Frostschutzmittel zu wirken (ONOFRI et al. 2007). Abgesehen von Melanin, eine Art Wunderwaffe gegen viele Stressoren (siehe Box 3), haben Pilze ein ganzes Arsenal von Mitteln zum Kälteschutz.

Da sind zunächst Kohlenhydrate wie Trehalose und Glykogen sowie Mannitol (ein höherer Alkohol) zu nennen, die in den meisten Großpilzen vorkommen (ZELLNER 1907). Sie stabilisieren Hyphen unter Kältestress (und Wärmestress!), so wie Glycoproteine, die ebenfalls als Frostschutz wirken, indem sie Eispartikel binden (XIAO et al. 2010). Ein weiterer Mechanismus besteht in der Änderung der Zusammensetzung von Lipiden in den Hyphenmembranen (DEACON 2006; RUIZ-HERRERA 2012). Kältetolerante Pilze haben oft einen niedrigen Wassergehalt (MOSER 1993), und weisen zudem eine relativ hohe Konzentration an höheren Alkoholen, Zuckern und Lipiden auf. Zumindest viele niedere Pilze besitzen an Kältestress speziell angepasste Enzymsysteme, die den grundlegenden Metabolismus von Zellen („housekeeping enzymes“) sicherstellen (CANTRELL 2017). Besonders wirksam sind sogenannte Hitzeschockproteine, die im Falle zu hoher oder zu niedriger Temperaturen lebenswichtige Enzyme vor Degradierung schützen bzw. bereits denaturierte Enzyme wieder in ihre ursprüngliche Form zurückfalten (PLESOFSKY-VIG & BRAMBL 1993; PARSELL & LINDQUIST 1994).

Ob es Anpassungs- bzw. Reparaturmechanismen hinsichtlich der frostbedingten, oft erheblichen Bodenverwerfungen gibt, die sicher zu Mycelschäden führen, ist nicht bekannt.

Schutz gegen Austrocknung

Abgesehen von Melaninen, gibt es weitere Schutzmechanismen. Kalte Winde führen vor allem in den windexponierten Zonen oberhalb der Baumgrenze zu Austrocknung (CALLAGHAN et al. 2005). Wie es scheint, könnte das bereits erwähnte gedrungene Wachstum („stunting“) von Fruchtkörpern harsche Winde abmildern. Auch sind filzige, schuppige und gelifizierte Strukturen der Huthaut (Abb. 7) geeignet, Dehydrierung einzuschränken (HALBWACHS et al. 2016).

Weiterhin sind Mikro-Habitate unter Krummholz und Polstergehölze wie Latschen (*Pinus mugo*) oder Stumpfbblätterige Weide (*Salix retusa*) windgeschützte und humide Mikrohabitate, die ein Überleben ermöglichen (RONIKIER 2009).

Schutz gegen UV, Ozon und freie Radikale

Auch andere Pigmente als Melanin wirken als Antioxidantien bzw. Radikalfänger (GRIFFIN 1996). Dazu gehören beispielsweise Karotinoide (EL-AGAMEY et al. 2004).



Abb. 7: Links *Inocybe arthrocytis*, assoziiert mit Zwergweiden, Foto: Bernd Oertel, mit freundlicher Genehmigung; rechts *Hygrophorus speciosus*, ein Lärchenbegleiter, Foto Eric Smith (cc)

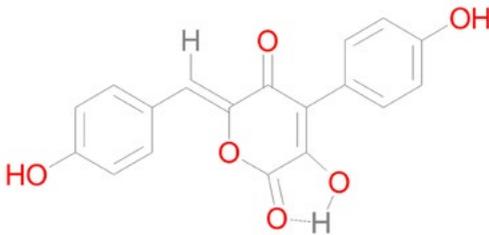


Abb. 8: Grevillin A, ein Beispiel für die komplexe Struktur solcher Pigmente (GILL & STEGLICH 1987)

Darüber hinaus gibt es ein breites Spektrum an pilzlichen Pigmenten bzw. deren Vorstufen, die oxidierende Ionen abfangen (ZHOU & LIU 2010), z.B. Grevelline (Abb. 8), die die gelbe Färbung vieler Schmierröhrlinge (oft Lärchen- und Zirbenbegleiter) verursachen (GUTHMANN et al. 2011).

Ob Huthaut-Pigmente am Wärmehaushalt beteiligt sind, also entweder als Wärmeabsorber oder –reflektoren, ist bislang noch nicht bekannt.

Gerechnet für Skandinavien sind etwa bei der Hälfte der auftretenden Arten dunkle Sporen zu beobachten (HALBWACHS et al. 2015). Bei den alpinen bzw arktischen Arten sind es rund 66%. Man könnte nun erwarten, dass es bei den dort herrschenden hohen UV-Intensitäten deutlich mehr Arten wären. Es muss also alternative Wege geben, um die Verbreitung bzw. Vermehrung kryophiler Pilze zu sichern. Damit befasst sich das nächste Kapitel.

Eingeschränkte Sporenverbreitung

Basidiosporen dienen der Verbreitung und sexuellen Vermehrung. Durch die Verschmelzung zweier haploider (mit einfachem Chromosomensatz), aus den Basidiosporen hervorgegangener Keimschläuche oder Hyphen zu einer dikaryotischen (zweikernigen) Hyphe können erneut Fruchtkörper gebildet werden (Heterothallie: DÖRFELT & JETSCHKE 2001). Dieser Zyklus beinhaltet eine Durchmischung der Erbanlagen (Rekombination) und führt damit zu einer höheren genetischen Flexibilität.

Es scheint, dass in Hochgebirgen die Produktion von Basidiosporen eingeschränkt ist. Darauf scheinen zumindest die im Vergleich zum Tiefland niedrigen Sporen-



Abb. 9: Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*) vor seinem unterirdischen Bau, Foto: MABOI! (cc)

konzentrationen hinzudeuten (GREGORY 1973). Inwieweit das (auch) an niedrigeren Abundanzen von Basidiomyceten in Hochlagen liegt (BÄSSLER et al. 2016), ist nicht bekannt, jedoch wahrscheinlich. In diesem Zusammenhang ist anzumerken, dass Pflanzen in hochalpinen Lagen ihr Investment z.B. in Samengröße reduzieren (PELLISSIER et al. 2010). Alpine Agaricomyceten-Gesellschaften hingegen produzieren Sporen, die im Mittel etwa 20% größer sind (hochsignifikant, $p=0,0001$, Datenbasis Funga Nordica). Es kann vermutet werden, dass wir wiederum einen Tradeoff sehen, nämlich geringere Sporenmengen gegen Überlebensfähigkeit (Dormanz) (HALBWACHS et al. 2017). Dessen ungeachtet gibt es einige äußere Faktoren, die die Sporenverbreitung einschränken.

Gedrungene Fruchtkörper, wie sie in den hochalpinen Zonen vorherrschen, haben naturgemäß Nachteile bei der Sporenverbreitung durch Wind (TRAPPE 1988). Auch werden geschützte Mikrohabitate unter Zwergsträuchern von Wind nur schwer erreicht. Es ist gut möglich, dass Tiere, die Pilze zu ihrer Nahrungsgrundlage zählen, unter den gegebenen Umständen eine wichtige Rolle bei der Verbreitung übernehmen, insbesondere von Ektomykorrhizapilzen, so wie dies auch in anderen Habitaten der Fall zu sein scheint (HALBWACHS & BÄSSLER 2015a). Ein Beispiel wäre das Murmeltier (*Marmota marmota*), von dem allerdings nach meinen Recherchen nicht bekannt ist, ob Pilze zu seiner Nahrung gehören (Abb. 9).



Abb. 10: Alpendohlen (*Pyrrhocorax graculus*), die sich gerne mal an des Wanderers Brotzeit gütlich tun. Foto: H. HALBWACHS

Sein nordamerikanisches Pendant, das Eisgraue Murmeltier (*Marmota caligata*) tut dies jedenfalls (ZAMBONELLI et al. 2017). Inwieweit Allesfresser unter den Alpenvögeln Fruchtkörper zu ihrer Nahrung zählen, und so Sporen verbreiten, ist wohl noch nicht untersucht worden. Es ist aber vorstellbar, dass vor allem die Alpendohle (*Pyrrhocorax graculus*), eine höchst kecke und opportunistische Vogelart (Abb. 10), dafür in Frage kommt. Eine verwandte Art aus der Familie der Raben vertilgt Pilze. Es ist der nordamerikanische „Camp Robber“ bzw. Meisenhäher (*Perisoreus canadensis*), der z.B. in mykologischen Exkursionslagern zum Trocknen ausliegende Pilze stibitzt (TRAPPE 1988).

Auf Holz wachsende Arten sind offenbar besonders gefährdet. UV-Einstrahlung und Frost führen zu erheblichen Sporenverlusten, die bei dem sehr lückenhaften Bewuchs jenseits der Waldgrenze eine Kolonisierung nachhaltig beeinträchtigen (NORROS et al. 2015).

Wie auch immer, unter den harschen Bedingungen oberhalb der Baumgrenze sind die Möglichkeiten zu einer echten sexuellen Vermehrung offensichtlich begrenzt. Eine Reihe von hochalpinen Arten sind in der Lage sich selbst zu befruchten, weil sie einkernige Hyphen eines einzigen Individuums verschmelzen können. Sie folgen damit einem homothallischen Vermehrungszyklus und bilden auf diese Weise Fruchtkörper (GARDES & DAHLBERG 1996). Allerdings sind deren Basidien bzw. Sporen weniger zahlreich (STAHL & ESSER 1976). Diese Autoren listen 36 Arten stipitater Agaricomyceten aus 11 Gattungen auf, z.B. *Collybia*, *Hygrocybe*, *Mycena* und *Omphalina*. In diesem Zusammenhang registrieren BOERTMANN & KNUDSEN (2006) einen Trend, dass es in den arktischen Regionen mehr zweisporige Arten gibt, als in wärmeren.

Schneefelder, ein Sonderfall

Im Gegensatz zu z.B. den Rocky Mountains sind Schneefelder als spezielle Großpilz-Habitate in den Alpen weniger bekannt, so zumindest MOSER & CRIPPS (2004). Auch SCHMID-HECKEL (1985) beschreiben nur sechs Arten aus den Gattungen *Galerina*,

Hodiphilus, *Omphalina* und *Strobilurus*, die mit Schneefeldern in den Berchtesgadener Alpen assoziiert sind. Trotz intensiver Recherche habe ich keine weiteren Studien gefunden. Aus den Hochgebirgen von Süd-Kanada bis nach Kalifornien berichten CRIPPS et al. (2016) bzw. CRIPPS (2009) von 21 Arten aus neun Gattungen. Sie fruktifizieren alle im Frühling/Frühsummer. Ich vermute deshalb, dass es in den europäischen Alpen bislang kaum gezielte Erhebungen über „Snowbankers“ gibt. Ich hoffe, dass dieser Artikel zur Motivation von (Feld-)Mykologen beiträgt, sich dieses Themas intensiver anzunehmen.

Was ist so besonders an Großpilzen, die bei oder sogar in Schneefeldern (auch „Schneetälchen“) fruktifizieren, wie der Fichtenzapfenrübling (*Strobilurus esculentus*) (SCHMID-HECKEL 1985)? Einerseits müssen sie mit heftigen Temperaturschwankungen außerhalb des Schneefeldes nach Teilschmelze im Tag-Nacht-Zyklus fertig werden, die den Boden oft wieder gefrieren und auftauen lassen (BARRY & VAN VIE 1974), aber auch mit mehr oder weniger wassergesättigtem, meist nährstoffarmen Böden (BJÖRK & MOLAU 2007). Andererseits ist die Kontaktzone zwischen Schneeauflage und Boden reich mit Bakterien, Bodenpilzen und Mycel durchsetzt (CRIPPS et al. 2016). Die gleichen Autoren berichten, dass Fruchtkörper Sonnenwärme einfangen, und so um sich einen Schmelztrichter bilden können (Abb. 11).

Leider sind die Schneefeld-Habitate der Alpen zunehmend durch den Klimawandel gefährdet (MATTEODO et al. 2016).



Abb. 11: Ein Helmling aus der Sierra Nevada (Kalifornien) (*Mycena nivicola*),

Foto: Michael Wood
(mit freundlicher Genehmigung)

Fazit

Die Alpen, eine hochgelegene Arktis?

Bis hier hin habe ich die Begriffe alpin und arktisch synonym benutzt. Das ist jedoch nur bedingt richtig und bezieht sich im Wesentlichen auf mittlere Jahrestemperaturen und Schneedeckendauer (Box 4).

Box 4 Umweltcharakteristika Alpen vs. Arktis

Hinzu kommen bedeutende Unterschiede der Geländeprofile. Während die Tundra wenig Struktur aufweist, sind Hochgebirge durch eine hohe Zerklüftung mit zahlreichen ökologischen Nischen gekennzeichnet. Die steilen alpinen Hänge führen zusammen mit Bodenfrosts (Abrutschungen!) zu vermehrten Bodenstörungen.

Quellen: IVES & BARRY (1974); GÜNTHER et al. (2006); DERRY et al. (2009)

Unterm Strich sind jedoch die Temperaturcharakteristika, die saisonalen Fenster und die Niederschläge für die Lebensbedingungen von Agaricomyceten prägend. Dies dürfte auch der Grund sein, warum in der Funga Nordica kaum zwischen arktischen und alpinen Standorten unterschieden wird.

Kälteliebend oder kältetolerant?

Aus den Daten der Funga Nordica geht hervor, dass über 95% der Arten im europäischen Raum bestenfalls kältetolerant sind, nur der Rest ist kryophil (Abb. 12).

Kryophile Arten zeichnen sich, wie gezeigt, durchweg durch kleine Fruchtkörper aus. Rein theoretisch könnte dies phylogenetische Ursachen haben, also eher zufallsbedingt sein, z.B. aufgrund der Besiedlungsfolgen durch bestimmte Gruppen im Laufe der jüngeren Erdgeschichte (BOENIGK & WODNIOK 2015). Andererseits machen kleine Fruchtkörper ökologischen Sinn: Sie sind nicht auf große Mycelien angewiesen und können opportunistisch „die Gunst der Stunde“ zum Fruktifizieren nutzen. Dieses Verhalten entspricht weitgehend einer ruderalen Lebensstrategie (r-selektiert) im Gegensatz zu kompetitiv aufgestellten Pilzen (K-selektiert) (ANDREWS 1992). In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, dass hypogäische Pilze zumindest in nordamerikanischen Hochgebirgen von Bedeutung sind, weil sie durch geringere Exposition offensichtlich gut an die harschen Bedingungen angepasst sind (TRAPPE 1988).

Auffällig ist, dass unter den Kryophilen keine Boletales zu finden sind. Lediglich kältetolerante Arten wie Vertreter aus der Gattung *Suillus* sind an der Baumgrenze als Symbiont von Zirben (und Lärchen) vertreten (RAINER et al. 2015). Hier gibt es möglicherweise einen Zusammenhang zwischen Zirbensamen, dem Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) (Abb. 13) und der Verbreitung von Basidiosporen.



Abb. 12: Eine Auswahl kryophiler Arten. a – Gebirgsschleimfuß (*Cortinarius alpinus*) bei *Salix*, Foto: Ron Pastorino (cc); b – ein Risspilz (*Inocybe hygrophorus*), Foto: Ditte Bandini, mit freundlicher Genehmigung; c – Silberwurz-Schwindling (*Rhizomarasmius epidryas*), Foto: Davide Puddu (cc); d – ein Scheinhelmling (*Hemimycena pseudocrispula*), Foto: Drew Parker (cc)



Abb. 13: Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*), ein wichtiger Verbreiter von Zirbensamen und möglicherweise Sporen von Ektomykorrhizapilzen, Foto: MurrayBHenson (cc)

Die Tannenhäher sind maßgeblich an der Verbreitung von Zirben beteiligt, indem sie Samen sammeln und in Bodenverstecken horten (STIMM & BÖSWALD 1994). Es ist gut vorstellbar, dass vom Boden aufgenommene Samen mit Pilzsporen kontaminiert sein können (Jahreszeit!) und in diese Verstecke verfrachtet werden. Sporen von Ektomykorrhizapilzen sind besonders langlebig (HALBWACHS & BÄSSLER 2015a) und könnten nach Keimung der Zirbensamen die Keimlinge infizieren. Solche mutualistischen Verbreitungsszenarien wurden bereits von PIROZYNSKI & MALLOCH (1988) diskutiert, aber – nach meinen Recherchen - erst von RAMADHANI et al. (2018) bei tropischen Bäumen und ihren assoziierten Ektomykorrhizapilzen erstmals beschrieben worden.

Man kann nicht alles haben

An mehreren Punkten dieser Darstellung lässt sich ableiten, dass Pilze in den alpinen Habitaten nicht alle theoretischen Möglichkeiten auszuschöpfen können, um sich der harschen Bedingungen zu erwehren. Schutzmechanismen sind für alle Organismen mit Aufwand verbunden. Das dafür zur Verfügung stehende Energiebudget, generiert aus Nährstoffen und – zu einem kleinen Teil – Wärmestrahlung, ist besonders für begrenzt für Lebewesen, die selbst keine Wärme bilden können (Ektotherme) (NENTWIG et al. 2009) (Abb. 14).

Also kommt es in aller Regel zu Kompromissen (Tradeoffs), die je nach Nische bzw. genetischer Herkunft verschieden ausfallen können.

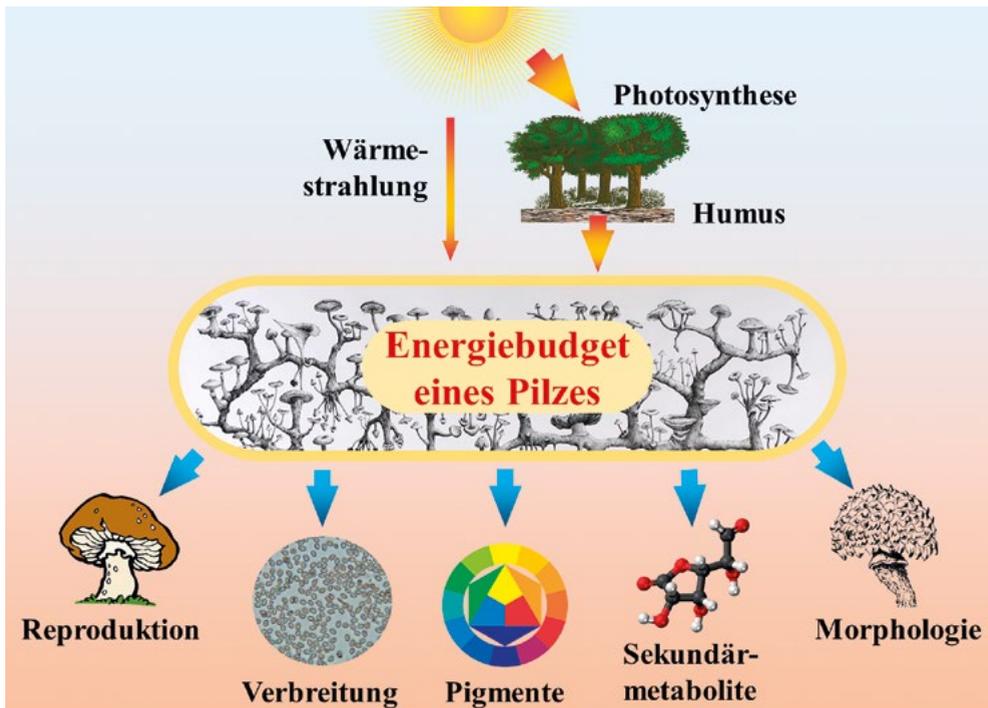


Abb. 14: Wesentliche Energiequellen von Pilzen und das Energiebudget für die Bildung von Sporen, Pigmenten, Frostschutz-Molekülen und Strukturen der Huthaut

Ein naheliegender Tradeoff wäre Fruchtkörpergröße versus Anzahl der Fruchtkörper. Wie BÄSSLER et al. (2015) und BÄSSLER et al. (2016) gezeigt haben, nimmt die Fruchtkörpergröße mit abnehmender Höhe (Nährstoffverfügbarkeit) ab. Die Anzahl von Fruchtkörpern nimmt dabei in begrenztem Maße nur für die Saprotrophen zu. Da sie vorwiegend einer ruderalen Strategie folgen, also mit kleinen aber vielen Fruchtkörpern, können sie flexibel auf Umweltänderungen reagieren, indem sie die Fruchtkörperzahl steuern (BÄSSLER et al. 2016). Ectomykorrhizapilze sind aufgrund der insgesamt zuverlässigen Versorgung mit Kohlenstoff (Zucker) des Wirtes (CORRÊA et al. 2011) auf eine solche Flexibilität weniger angewiesen.

Zukünftiges

Die hier vorgelegte Zusammenstellung mag dazu verführen zu glauben, dass ein gesichertes und vollständiges Bild der Ökologie alpiner Pilze in Reichweite ist. Richtig ist, dass es einige gesicherte Erkenntnisse gibt, wie ein guter Teil der Referenzen zeigt. Viele Aussagen sind jedoch spekulativ, wenn auch plausibel, und bedürfen weiterer Aufklärung. Dazu gehören vor allem

- Vergleich mit Orobiomen anderer biogeografischer Regionen
- Ursachen für die ähnlichen Häufigkeiten der kryophilen saprotrophen und Ectomykorrhizapilze
- Mechanismus, der zur verzögerten Fruchtkörperbildung führt
- Rolle dauerhafter Mycelien unter Kältestress im Kontrast zu ruderalen Strategien
- Ursache des niedrigen Wassergehaltes von Fruchtkörpern kältetoleranter Pilze
- Ursachen der niedrigeren Basidiosporendichte in der Luft von Hochlagen
- Pigmentierung und Wärmeabsorption bzw. Strahlungsreflektion
- Reparaturmechanismen von Mycelschäden, die durch Rupturen verursacht werden
- Verbreitung von Sporen durch Murmeltiere und Alpendohlen (Fruchtkörper auslegen, mit Wildkameras beobachten und Kot molekular untersuchen?)
- Pilzstudien in „Schneetälchen“ der Alpen
- Rolle des Tannenhähers als Sporenverbreiter zusammen mit Zirbensamen mit molekularen Methoden
- Dynamik phänotypischer und genotypischer Anpassungen in den sich kleinräumig verändernden Habitaten entlang steiler Gebirgsprofile, vor allem in der Kampfzone der Baumgrenze.

Weiterhin sind Erkenntnisse, inwieweit der Klimawandel die alpinen Pilzgesellschaften beeinflusst, kaum vorhanden, zumal die Pilzartenvielfalt der Hochalpen nicht zufriedenstellend erfasst ist (BRUNNER et al. 2017). Diese Frage ist auch deshalb schwer zu beantworten, weil es im Ökoton der Waldgrenze (Übergangszone zweier Habitate: SMITH & SMITH 2000) gleichgerichtete Kräfte gibt: Zum einen wandert die Baumgrenze wegen zunehmender Aufgabe des Holzeinschlags und Almenbewirtschaftung wieder nach oben, zum anderen folgt der Wald den zunehmenden Temperaturen ebenfalls nach oben. (MIETKIEWICZ et al. 2017). Andere Veränderungen sind bei ehemals kurzgehaltenem Grünland (Beweidung, Mahd) zu erwarten. So werden z.B. Saftlinge zurückgedrängt, die hohe Vegetation meiden (GRIFFITH et al. 2011). Andererseits ist zu erwarten, dass sich die teilweise ausgedehnten Bodenverdichtungen durch Viehtritt reduzieren, was die Pilzgesellschaften der Almen deutlich beeinflussen dürfte.

Schlussappell

Angesichts der vielen offenen Fragen, nicht nur zur Ökologie der Alpenpilze, hoffe ich, dass sich der eine oder andere (Feld-)Mykologe durch die vorliegende Ausarbeitung ermutigt fühlt, über die taxonomisch relevanten Merkmale hinaus auch die ökologischen Aspekte systematisch aufzugreifen.

Danksagung

Ein besonderer Dank geht an Josef Simmel (Uni Regensburg) und Claus Bässler (Nationalpark Bayerischer Wald), die mit ihren konstruktiven Kommentaren zur Verbesserung des Manuskripts erheblich beigetragen haben.

Schließlich und endlich bedanke ich mich bei Henning Knudsen, Jan Vesterholt und allen anderen Koautoren der Funga Nordica, die einen einzigartigen Quell ökologischer Informationen in ihrem Werk zusammengestellt haben. Sie zeigen, dass sich taxonomische und ökologische Anliegen konsistent verbinden lassen.

Stellungnahme

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

Literatur

- AGUILAR-TRIGUEROS CA, HEMPEL S, POWELL JR, ANDERSON IC, ANTONOVICS J, BERGMANN J, CAVAGNARO TR, CHEN B, HART MM, KLIRONOMOS J (2015) Branching out: Towards a trait-based understanding of fungal ecology. *Fungal Biology Reviews* 29(1): 34-41.
- ANDREWS JH (1992) Fungal life-history strategies. In CARROL GC, WICKLOW DT: *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. Marcel Dekker Inc., New York: 119-145.
- BARRY RG, VAN VIE CC (1974) Topo- and microclimatology in alpine areas. In IVES JD, BARRY RG: *Arctic and alpine environments*. Methuen, London: 73-83.

- BÄSSLER C, HEILMANN-CLAUSEN J, KARASCH P, BRANDL R, HALBWACHS H (2015) Ectomycorrhizal fungi have larger fruit bodies than saprotrophic fungi. *Fungal Ecology* **17**: 205–212.
- BÄSSLER C, HALBWACHS H, KARASCH P, HOLZER H, GMINDER A, KRIEGLSTEINER L, GONZALEZ RS, MÜLLER J, BRANDL R (2016) Mean reproductive traits of fungal assemblages are correlated with resource availability. *Ecology and Evolution* **6**(2): 582–592.
- BJÖRK RG, MOLAU U (2007) Ecology of Alpine Snowbeds and the Impact of Global Change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **39**(1): 34–43.
- BOENIGK J, WODNIOK S (2015) *Biodiversität und Erdgeschichte*. Springer Berlin Heidelberg.
- BOERTMANN D (2010) The Genus *Hygrocybe*. *Svampetryk*, Tilst.
- BOERTMANN D, KNUDSEN H (2006) *Arctic and Alpine Mycology* 6. Danish Polar Center.
- BRUNNER I, FREY B, HARTMANN M, ZIMMERMANN S, GRAF F, SUZ LM, NISKANEN T, BIDARTONDO MI, SENN-IRLET B (2017) Ecology of Alpine Macrofungi - Combining Historical with Recent Data. *Frontiers in Microbiology* **8**(2066).
- BUTLER MJ, DAY AW, HENSON JM, MONEY NP (2001) Pathogenic properties of fungal melanins. *Mycologia*: 1–8.
- CALLAGHAN TV, BJÖRN LO, CHAPIN III F, CHERNOV Y, CHRISTENSEN TR, HUNTLEY B, IMS R, JOHANSSON M, RIEDLINGER DJ, JONASSON S (2005): Arctic tundra and polar desert ecosystems. *Arctic climate impact assessment*. **1**: 243–352.
- CANTRELL SA (2017) Fungi in extreme and stressful environments. In DIGHTON J, WHITE J: *The fungal community: its organization and role in the ecosystem* CRC Press: 293–308.
- CORDERO RJB, CASADEVALL A (2017) Functions of fungal melanin beyond virulence. *Fungal Biology Reviews* **31**(2): 99–112.
- CORRÊA A, GUREVITCH J, MARTINS-LOUÇÃO M, CRUZ C (2011) C allocation to the fungus is not a cost to the plant in ectomycorrhizae. *Oikos* **121**(3): 449–463.
- CRIPPS C (2009) Snowbank fungi revisited. *Fungi* **2**(1): 47–53.
- CRIPPS CL, EVENSON V, KUO M (2016) *The essential guide to Rocky Mountain mushrooms by habitat*. University of Illinois Press.
- DEACON J (2006) *Fungal Biology*, 4th edition. Blackwell Publishers, Malden, MA.
- DERRY J, KANE D, LILLY M, TONIOLO H (2009) *Snow-course measurement methods*, North Slope, Alaska. University of Alaska Fairbanks, Water and Environmental Research Center, Report INE/WERC: 15.
- DIX NJ, WEBSTER J (1995) *Fungal Ecology*. Chapman and Hall, London, 560 pp.
- DÖRFELT H, JETSCHKE G (2001) *Wörterbuch der Mycologie*. Spektrum Akademischer Verlag.
- EL-AGAMEY A, LOWE GM, MCGARVEY DJ, MORTENSEN A, PHILLIP DM, TRUSCOTT TG, YOUNG AJ (2004) Carotenoid radical chemistry and antioxidant/pro-oxidant properties. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **430**(1): 37–48.
- ELLENBERG H (1996) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht* (5. Auflage). Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- GARDES M, DAHLBERG A (1996) Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question. *New Phytologist* **133**(1): 147–157.

- GARNIER E, NAVAS ML, GRIGULIS K (2016) *Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. Oxford University Press.
- GEITNER C (2007): Böden in den Alpen – Ausgewählte Aspekte zur Vielfalt und Bedeutung einer wenig beachteten Ressource. Innsbruck, Institut für Interdisziplinäre Gebirgsforschung (<http://www.mountainresearch.at>).
- GILL M, STEGLICH W (1987) *Pigments of fungi (Macromycetes)*. Springer.
- GREGORY PH (1973) *Microbiology of the Atmosphere*, 2nd edition. John Wiley & Sons, New York.
- GRIFFIN DH (1996) *Fungal physiology*. John Wiley and Sons, New York.
- GRIFFITH GW, RODERICK K, GRAHAM A, CAUSTON DR (2011) Sward management influences fruiting of grassland basidiomycete fungi. *Biological Conservation* **145**(1): 234–240.
- GÜNTHER T, RACHNER M, MATTHÄUS H (2006) Langzeitverhalten der Schneedecke in Baden-Württemberg und Bayern: KLIWA-Projekt A 1.1.4: "Flächendeckende Analyse des Langzeitverhaltens verschiedener Schneedeckenparameter in Baden-Württemberg und Bayern". KLIWA-Berichte Heft 6: 88.
- GUTHMANN J, HAHN C, REICHEL R (2011) *Taschenlexikon der Pilze Deutschlands: ein kompetenter Begleiter zu den wichtigsten Arten*. Quelle & Meyer.
- HALBWACHS H, BÄSSLER C (2015a) Gone with the wind – a review on basidiospores of lamellate agarics. *Mycosphere* **6**: 78–112.
- HALBWACHS H, BÄSSLER C (2015b) Wo die Liebe hinfällt oder Wie die Ektomykorrhiza-Spore ihre Wurzel findet. *Zeitschrift für Mykologie* **81**(2): 451–459.
- HALBWACHS H, BRANDL R, BÄSSLER C (2015) Spore wall traits of ectomycorrhizal and saprotrophic agarics may mirror their distinct lifestyles. *Fungal ecology* **17**: 197–204.
- 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.
- HALBWACHS H, HEILMANN-CLAUSEN J, BÄSSLER C (2017) Mean spore size and shape in ectomycorrhizal and saprotrophic assemblages show strong responses under resource constraints. *Fungal Ecology* **26**: 59–64.
- HENIS Y, KENNETH R, BARASH I (1987) Survival and dormancy of fungi. In HENIS Y: *Survival and dormancy of microorganisms*. Wiley, New York: 169–228.
- IVES JD, BARRY RG (1974) *Arctic and alpine environments*. Methuen, London.
- KNUDSEN H (2006) Mycology in Greenland - an introduction. In BOERTMANN D, KNUDSEN H: *Arctic and alpine mycology* 6. Danish Polar Center, Copenhagen: 7–16.
- KNUDSEN H, VESTERHOLT J (2012) *Funga Nordica: Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen.
- KOBAYASI Y, HIRATSUKA H, AOSHIMA K, KORF R, SONEDA M, TUBAKI K, SUGIYAMA J (1967): Mycological studies of the Alaskan Arctic. *Annual Report of the Institute for Fermentation*. Osaka. **3**: 137.
- KÜES U, NAVARRO-GONZÁLEZ M (2015) How do Agaricomycetes shape their fruiting bodies? 1. Morphological aspects of development. *Fungal Biology Reviews* **29**(2): 63–97.

- KUO MJ, ALEXANDER M (1967) Inhibition of the lysis of fungi by melanins. *Journal of Bacteriology* **94**(3): 624-629.
- MANACHÈRE G (1980) Conditions essential for controlled fruiting of macromycetes—a review. *Transactions of the British Mycological Society* **75**(2): 255-270.
- MATTEODO M, AMMANN K, VERRECCHIA EP, VITTOZ P (2016) Snowbeds are more affected than other subalpine–alpine plant communities by climate change in the Swiss Alps. *Ecology and evolution* **6**(19): 6969-6982.
- MIETKIEWICZ N, KULAKOWSKI D, ROGAN J, BEBI P (2017) Long-term change in subalpine forest cover, treeline, and species composition in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science* **28**: 951-964.
- MOELLER HV, PEAY KG (2016) Competition-function tradeoffs in ectomycorrhizal fungi. *PeerJ* **4**: e2270.
- MOORE D (1998) *Fungal Morphogenesis*. Cambridge University Press.
- MOSER M (1958) Der Einfluß tiefer Temperaturen auf das Wachstum und die Lebenstätigkeit höherer Pilze mit spezieller Berücksichtigung von Mykorrhizapilzen. *Sydowia* **12**: 386-399.
- MOSER M (1993) Fungal growth and fructification under stress conditions. *Ukrainian Botanical Journal* **50**(3): 5-11.
- MOSER M, CRIPPS C (2004) Subalpine conifer forests in the Alps, the Altai, and the Rocky Mountains: a comparison of their fungal populations. In CRIPPS C: *Fungi in forest ecosystems: systematics, diversity, and ecology*. The New York Botanical Garden: 151-158.
- NAGY L, GRABHERR G (2009) *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press.
- NENTWIG W, BACHER S, BRANDL R, LAY M (2009) *Ökologie Kompakt*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH.
- NORROS V, KARHU E, NORDÉN J, VÄHÄTALO AV, OVASKAINEN O (2015) Spore sensitivity to sunlight and freezing can restrict dispersal in wood-decay fungi. *Ecology and evolution* **5**(16): 3312-3326.
- ONOFRI S, SELBMANN L, DE HOOG G, GRUBE M, BARRECA D, RUISI S, ZUCCONI L (2007) Evolution and adaptation of fungi at boundaries of life. *Advances in Space Research* **40**(11): 1657-1664.
- PARSELL DA, LINDQUIST S (1994) 18 Heat Shock Proteins and Stress Tolerance. *Cold Spring Harbor Monograph Archive* **26**: 457-494.
- PELLISSIER L, FOURNIER B, GUISAN A, VITTOZ P (2010) Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecology* **211**(2): 351-365.
- PETERSEN P (1977) Investigations on the ecology and phenology of the macromycetes in the Arctic. *Meddelelser on Grønland* **199**(5): 1-72.
- PIROZYNSKI KA, MALLOCH DW (1988) Seeds, spores and stomachs: Coevolution in seed dispersal mutualisms. In PIROZYNSKI KA, HAWKSWORTH DL: *Coevolution of fungi with plants and animals*. Academic Press: 227-246.
- PLESOFSKY-VIG N, BRAMBL R (1993) Heat shock proteins in fungi. In JENNINGS DH: *Stress tolerance of fungi*. Marcel Dekker, Inc., New York: 45-68.

- PRINGLE A, VELLINGA E, PEAY K (2015) The shape of fungal ecology: does spore morphology give clues to a species' niche? *Fungal Ecology* **17**: 213-216.
- RAINER G, KUHNERT R, UNTERHOLZER M, DRESCH P, GRUBER A, PEINTNER U (2015) Host-specialist dominated ectomycorrhizal communities of *Pinus cembra* are not affected by temperature manipulation. *Journal of Fungi* **1**(1): 55-75.
- RAMADHANI I, SUKARNO N, LISTIYOWATI S (2018) Basidiospores attach to the seed of *Shorea leprosula* in lowland tropical dipterocarp forest and form functional ectomycorrhiza on seed germination. *Mycorrhiza* **28**(1): 85-92.
- ROBINSON CH (2001) Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi. *New phytologist* **151**(2): 341-353.
- RONIKIER A (2009) Subalpine communities of dwarf mountain-pine: a habitat favourable for fungi. *Nova Hedwigia* **89**(1-2): 49-70.
- RUIZ-HERRERA J (2012) *Fungal Cell Wall: Structure, Synthesis, and Assembly*, 2nd Edition. Taylor & Francis, Boca Raton.
- SCHMID-HECKEL H (1985) *Mykologische Untersuchungen im Nationalpark Berchtesgaden*. Nationalpark Berchtesgaden.
- SMITH D (1993) Tolerance to freezing and thawing. In JENNINGS DH: *Stress tolerance of fungi*. Marcel Dekker, Inc., New York: 145-187.
- SMITH RL, SMITH TM (2000) *Elements of Ecology*. Benjamin Cummings.
- STAHL U, ESSER K (1976) Genetics of fruit body production in higher basidiomycetes. *Molecular and General Genetics MGG* **148**(2): 183-197.
- STIMM B, BÖSWALD K (1994) Die Häher im Visier Zur Ökologie und waldbaulichen Bedeutung der Samenausbreitung durch Vögel. *Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch* **113**(1): 204-223.
- SUSSMAN AS, HALVORSON HO (1966) *Spores, their dormancy and germination*. Harper & Row, New York.
- THOMAS DN, FOGG GE, CONVEY P, FRITSEN CH, GILI J-M, GRADINGER R, LAYBOURN-PARRY J, REID K, WALTON DWH (2008) *The Biology of Polar Regions*. Oxford University Press.
- TRAPPE JM (1988) Lessons from alpine fungi. *Mycologia* **80**(1): 1-10.
- VAN EIMERN J, HÄCKEL H (1984) *Wetter- und Klimakunde: eine Lehrbuch der Agrarmeteorologie*. Ulmer.
- TRAPPE JM (1988) Lessons from alpine fungi. *Mycologia* **80**(1): 1-10.
- VAN EIMERN J, HÄCKEL H (1984) *Wetter- und Klimakunde: eine Lehrbuch der Agrarmeteorologie*. Ulmer.
- WALENTOWSKI H, EWALD J, FISCHER A, TÜRK W (2006) *Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns: ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz*. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Verlag Geobotanica, Freising.
- WALTER H, BRECKLE SW (1999) *Vegetation und Klimazonen*. Ulmer, Stuttgart.
- WANG B, QIU YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* **16**(5): 299-363.

- XIAO N, SUZUKI K, NISHIMIYA Y, KONDO H, MIURA A, TSUDA S, HOSHINO T (2010) Comparison of functional properties of two fungal antifreeze proteins from *Antarctomyces psychrotrophicus* and *Typhula ishikariensis*. *The FEBS journal* 277(2): 394-403.
- ZAMBONELLI A, ORI F, HALL I (2017) Mycophagy and Spore Dispersal by Vertebrates. In DIGHTON J, WHITE FJ: *The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem*. 347-358.
- ZELLNER J (1907) *Chemie der höheren Pilze*. W. Engelmann.
- ZHOU Z-Y, LIU J-K (2010) Pigments of fungi (macromycetes). *Natural product reports* 27(11): 1531-1570.



Hans Halbwachs

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



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. 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: [Coole Pilze: Einblicke in die Ökologie alpiner Agaricomyceten 275-300](#)