

Pilzartengemeinschaften im Höhengradienten

MARKUS BLASCHKE und ANGELA SIEMONSMEIER

BLASCHKE M & SIEMONSMEIER A (2021) Fungal communities in an altitudinal gradient. *Zeitschrift für Mykologie* 78(2):363-385.

Abstract: An altitudinal gradient comprising 144 sampling plots was installed in the Bavarian forest to investigate environmental and climate change effects on several species groups. The gradient was composed of 48 plots in strict forest reserves and plots in surrounding managed forest stands covering an elevational range of about 1.100 m a.s.l. Fruit bodies of macro-mycetes were sampled according to a time-normalization protocol. Data from a sampling on the plots in the strict forest reserves in 2009 were available and used for comparative analyses. Species richness was comparable across the altitudinal gradient, except for the high altitude sites where considerably less species were observed. Fungal community composition was strongly correlated with elevation and thereby linked tree species ratios. Shifts of species distribution ranges were not detected in the considered time frame of ten years.

No differences were found in the species numbers in strict forest reserves and managed forest stands. However, numbers of xylophagous fungi were significantly higher in forest reserves, whereas numbers of mycorrhizal species showed a maximum in spruce-dominated managed forest stands. Red-list species and naturalness indicator species were observed more frequently in strict forest reserves. Conservation of fungal richness and diversity should incorporate both strictly protected forest reserves and managed forests consisting of locally adapted tree species, also including Norway spruce and silver fir.

Keywords: altitudinal gradient, Bavarian forest, strict forest reserves, fungal communities, forest naturalness indicators, xylobiotic fungi

Zusammenfassung: Im Bayerischen Wald wurde ein Höhengradient aus 144 Probeflächen angelegt, um die Einflüsse der Umwelt und insbesondere des Klimawandels auf verschiedene Artengruppen zu analysieren. Dieser Gradient setzt sich zum einen aus 48 Flächen in Naturwaldreservaten und zum anderen aus bewirtschafteten Waldflächen in deren Umfeld über eine Ausdehnung von rund 1100 Höhenmetern zusammen. Für die Großpilze erfolgte eine zeitnormierte Kartierung von Fruchtkörpern. Für die Naturwaldreservatsflächen konnte dabei zum Vergleich auf eine Erhebung aus dem Jahr 2009 zurückgegriffen werden.

Innerhalb des Höhengradienten waren die Artenzahlen für die Gebiete relativ konstant. Nur im Bereich der Fichtenhochlagen wurden weniger Pilzarten beobachtet. Die Artengemeinschaften wurden in erster Linie durch die Meereshöhe und die damit zusammenhängenden Baumartenanteile geprägt. Es konnten keine Verschiebungen der Artareale im betrachteten Zeitraum von zehn Jahren festgestellt werden.

Die Artenzahlen auf den Reservatsflächen unterschieden sich nicht zu den Artenzahlen der bewirtschafteten Flächen. Allerdings war der Anteil der Holzpilze in den Reservaten deutlich höher, während die Zahlen der Mykorrhizaarten insbesondere in nadelbaumdominierten bewirtschafteten Beständen ein Maximum erreichten. Arten der Roten Liste und Naturnähezeigerarten waren in den Naturwaldreservaten signifikant häufiger zu beobachten.

Anschrift der Autoren: Markus Blaschke und Angela Siemonsmeier, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz, 1 85354 Freising, E-mail: markus.blaschke@lwf.bayern.de.

Um die Vielfalt der Pilzarten in der Zukunft bestmöglich zu erhalten, ist eine Mischung aus bewirtschafteten Flächen unter Einbeziehung der standörtlich angepassten Baumarten, einschließlich der Fichte und der Tanne, wie auch die Erhaltung von Prozessschutzflächen eine gute Kombination.

Stichwörter: Höhengradient, Bayerischer Wald, Naturwaldreservate, Pilzartengemeinschaften, Naturnähezeiger, Holzbesiedelnde Arten

Einleitung

Wälder sind komplexe Ökosysteme, die durch den Klimawandel zunehmend aus dem Gleichgewicht gebracht werden. Gleichzeitig erfährt die globale Biodiversität in diesen Zeiten einen dramatischen Einbruch, der nach wissenschaftlichen Erkenntnissen ebenfalls anthropogenen Ursprungs ist. Diese beiden Prozesse haben in der Kombination verheerende Auswirkungen, die vielerorts bereits deutlich sichtbar sind. Das Verständnis für die zugrundeliegenden Mechanismen ist essentiell für die Erarbeitung potenzieller Lösungsansätze. Hier bieten Untersuchungen entlang von Höhengradienten in Gebirgen deutliche Vorteile gegenüber klassischen Temperaturexperimenten, ermöglichen sie doch das Studium der betroffenen Ökosysteme in ihrer Gesamtheit, ohne die Vernachlässigung einzelner Komponenten zum Zwecke der Vereinfachung. Zu Beginn des zweiten Jahrtausends wurden Migrationsbewegungen der Arten in höhere Lagen und in höhere Breitengrade als Reaktion auf die Verschiebung ihrer klimatischen Optima infolge der Klimaerwärmung prognostiziert (JUMP & PENUELAS 2005). Unterschiedliche Migrationsgeschwindigkeiten sollten demnach zu der Formierung neuer Artenkombinationen führen, die in den bisher bestehenden Gesellschaften nicht auftraten und die durch veränderte Konkurrenzsituationen erhebliche Auswirkungen auf die betroffenen Ökosysteme haben können. Inzwischen werden überall auf der Welt Verschiebungen von Artenarealen bei Pflanzen, Tieren und anderen Organismen beobachtet (e.g. CHEN et al. 2011; WOLF et al. 2016; HE et al. 2019; DIEZ et al. 2020). Entsprechende Studien zu Pilzen sind in der einschlägigen Literatur bislang deutlich unterrepräsentiert, obgleich sie, gerade in Waldökosystemen, eine elementare Rolle spielen (GEML et al. 2017). Als Zersetzer sorgen sie für die Rückführung organischer Biomasse in den Nährstoffkreislauf, als Symbionten versorgen sie ihre Baumpartner mit Nährstoffen, wie der in den Hochlagen des Bayerischen Waldes häufige Königsfliegenpilz *Amanita regalis* (Abb.1). Im Rahmen eines vom Waldklimafonds finanzierten Projektes wurden in einem Höhengradienten im Bayerischen Wald neben sechs anderen Artengruppen (Vegetation, Flechten, Vögel, Schnecken, xylobionte Käfer und Laufkäfer) die Pilzartengemeinschaften in bewirtschafteten und unbewirtschafteten Wäldern von den Tieflagen auf etwa 300 m ü. NN bis zu den Hochlagen des Großen Arber auf ca. 1.400 m ü. NN untersucht. Auf Teilflächen, die in acht ungenutzten Naturwaldwaldreservaten (NWR) liegen, wurden die Aufnahmen nach zehn Jahren erstmals wiederholt (BLASCHKE 2011, BLASCHKE & BUSSLER 2012), um festzustellen, ob nach einem Zeitraum von nur einem Jahrzehnt schon Auswirkungen der klimatischen Veränderungen sichtbar sind.



Abb. 1: Der Königsfliegenpilz (*Amanita regalis* (Fr.) Michael) ist in den Hochlagen des Bayerischen Waldes immer mal wieder zu finden.

Methoden

Untersuchungsgebiet

Der Höhengradient umfasst Flächen in acht Naturwaldreservaten (NWR) und Wirtschaftswäldern in deren Umkreis. Zwei dieser Reservate liegen im Bereich des Neuburger Waldes bei Passau westlich der Donau, drei Waldflächen in mittleren Höhenlagen bei Grafenau, Spiegelau bzw. Bischofsmais und drei NWR am höchsten Berg des Bayerischen Waldes, dem Großen Arber bei Bodenmais. Die Wälder werden von den beiden staatlichen Forstbetrieben in Neureichenau und Bodenmais betreut bzw. bewirtschaftet und liegen in der naturräumlichen Region des Oberpfälzisch-Bayerischen Waldes. Die Hochlagen sind Teil des Inneren Bayerischen Waldes, die Wälder am Rusel zwischen Deggendorf und Bischofsmais sind zum Vorderen Bayerischen Wald zu zählen und die übrigen Flächen zum Passauer Abteiland und Neuburger Wald (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT 2020). Geologisch stocken die Wälder auf Granit und Gneisgesteinen, die zum ostbayerischen Grundgebirge gehören. Die Böden sind in den höheren und mittleren Lagen durch flachgründige Braunerden über dem Ausgangsgestein charakterisiert. Teilweise liegt das Ausgangsgestein in Form von Blocküberlagerungen direkt an der Oberfläche. In den Tieflagen hatte sich während der letzten Eiszeiten Löss abgelagert, der sich zu tiefgründigen Parabraunerden entwickelt hat. Die Durchschnittstemperaturen im Jahresmittel reichen von 9,1°C an der Donau bis 3,8°C am Großen Arber bzw. während der Vegetationszeit

von durchschnittlich 16,6 °C in den Tieflagen bis 10,2°C in den Hochlagen. Die Jahresniederschläge steigen mit der Meereshöhe und reichen von 875 mm in den Tieflagen bis 1.660 mm in den Hochlagen. Davon entfallen 528 bzw. 898 mm auf die Vegetationszeit. Für jede Probefläche liegen rechnerische Klimadaten aus Aufnahmen des Deutschen Wetterdienstes im Anhalt an KASPAR et al. (2013), MAIER et al. (2003) und MÜLLER-WESTERMEIER (1995) vor.

In den Tieflagen wechseln sich Buchenmischwälder mit zahlreichen Mischbaumarten (Eiche, Esche oder Ahorn) und nadelbaumreichere Bestände aus Fichte, Weißtanne und Douglasie ab. Die Koniferen in diesem Bereich gehen in aller Regel auf die jahrhundertelange Bewirtschaftungsgeschichte dieser Region zurück. Der Bergmischwald mit Buche, Fichte und Weißtanne ist die typische Waldformation der mittleren Lagen und reicht bis hinauf in Höhenlagen von 1.150 m ü. NN. Hochlagenwälder mit führender Fichte und Beimischung der Vogelbeere (WALENTOWSKI et al. 2020) prägen schließlich die Flächen im Bereich des Großen Arber.

Auswahl der Probeflächen

In den acht Naturwaldreservaten wurden schon in einem Vorgängerprojekt (BLASCHKE et al. 2011) je sechs Probeflächen (Typ: NWR) angelegt. Diese Punkte wurden aus den Betriebsinventurpunkten über die Meereshöhen stratifiziert und zuletzt über ein Zufallsprinzip ausgelost. Jedem der insgesamt 48 Punkte wurde im Umkreis von 3.000 m aus dem Wirtschaftswald eine laubbaumbetonte Vergleichsfläche (Typ: A) sowie eine nadelbaumbetonte Vergleichsfläche (Typ: B) zugeordnet (SIEMONSMEIER et al. 2020). Die Vergleichsflächen vom Typ A sollten sich bis auf die Hochlagen hinsichtlich der Baumartenzusammensetzung, der Höhenlage und der wichtigsten Standortskriterien des Bodens entsprechen. Bei den Hochlagenflächen sollten die Flächen vom Typ A einen Laubholzanteil von etwa 50 % aufweisen. Die Auswahl unter allen Betriebsinventurpunkten im Wirtschaftswald erfolgte mit Hilfe einer Clusteranalyse, die ähnliche Flächen bzw. in den Hochlagen Flächen mit einem erhöhten Laubholzanteil als Flächentyp A typisierte. Für die Auswahl von Flächen des Typ B wurde für die Clusteranalyse der Laubbaumanteil halbiert und durch Koniferen ersetzt (in den Hochlagen entsprach der Nadelholzanteil der Flächen vom Typ B jenem der Vergleichsflächen im entsprechenden Naturwaldreservat).

Kartierung

Im Jahr 2019 wurde jede der 144 Probeflächen mit einem Radius von 17,84 m (1000 m²) zweimal zeitnormiert (30 min) für die Pilzkartierung begangen. Dabei wurden alle im Gelände gefundenen und vor Ort ansprechbaren Arten erfasst. Die ersten Begehungen erfolgten im Zeitraum Juli/August, der zweite Durchlauf in der zweiten Oktoberhälfte. Eine ursprünglich geplante dritte Begehung im September wurde aufgrund der extremen Trockenheit nicht durchgeführt.

Für einen zeitlichen Vergleich der Pilzgemeinschaften konnten Kartierungsdaten von 48 Probekreisen innerhalb der Naturwaldreservate aus dem Jahr 2009 herangezogen werden (BLASCHKE et al. 2011).

Auswertung

Regionalisierte Klimadaten des DWD für den Zeitraum von 1981 bis 2010, die entsprechend der Methoden von MÜLLER-WESTERMEIER (1995) bzw. MEIER et al. (2003) hergeleitet wurden, Strukturdaten einer forstlichen Bestandesansprache (u. a. Schichtdeckungen, Baumartenanteile, Bodenparameter wie z.B. Felsanteil) und Daten aus der Luftbildinterpretation (u. a. Längen von Bestandesinnenrändern und Erschließungslinien) für das Umfeld von einem Hektar, sowie die Daten einer vorab durchgeführten Waldstrukturaufnahme mit dem lebenden Bestand (Brusthöhendurchmesser über 7 cm) und dem Totholz auf einer Fläche von 500 m² mit demselben Kreismittelpunkt standen als Umweltparameter für die Analysen zur Verfügung (SIEMONSMEIER et al. 2020). Als Weiser für das Bestandesalter wurde der maximale Brusthöhendurchmesser (BHD) der Bäume auf der Probefläche herangezogen.

Die statistischen Analysen wurden mit Hilfe des frei verfügbaren Statistikprogramms R in der Version 3.6.2 (R CORE TEAM 2019) durchgeführt. Dabei kamen insbesondere die ergänzenden Pakete „vegan“ (OKSANEN 2011) für die multivariaten Analysen und „iNEXT“ (HSIEH 2016) für Artensättigungskurven auf der Basis der Artenzahl in Abhängigkeit von den einzelnen Artnachweisen, sowohl auf der Basis der acht Gebiete wie auch der drei Nutzungsformen, zum Einsatz. Als Ordinationsverfahren wurde die DCA (detrended correspondence analysis) eingesetzt (HILL & GAUCH 1980). Die daraus gewonnen Artengemeinschaften wurden farblich markiert und in ein räumliches Modell umgesetzt. Mit dem Paket „eHof“ (JANSEN 2020) wurden „Species-response-curves“ erstellt. Diese Kurven beschreiben die Wahrscheinlichkeit, dass eine Art in Abhängigkeit von einem Umweltparameter auftritt. Species-response-curves wurden für sechs im Höhengradienten verbreitet auftretende Arten errechnet. Verallgemeinerte lineare Modelle (GLM) wurden mit dem Standartpaket von R berechnet.

Ergebnisse

Die Kartierungen brachten über alle 144 Probekreise insgesamt 5584 bestimmte Pilze aus 335 Arten. Unter die häufigsten Arten gesellten sich überwiegend Holzbesiedler, wie der Klebrige Hörnling (*Calocera viscosa* (Pers.) Fr.), das Flächige Buchen-Eckenscheibchen (*Diatrype decorticata* (Pers.) Rappaz) und der Rotrandige Baumschwamm (*Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst.), aber auch zwei Mykorrhizapilze, der Rotfußröhrling (*Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara) und der Ockertäubling (*Russula ochroleuca* Fr.), sowie mit dem Butterrübling (*Rhodocollybia butyracea* (Bull.) Lennox) ein Streuzersetzer (Tab. 1).

Artenverteilung innerhalb der Gebiete und Nutzungsformen

Die Gesamtartenzahlen der acht Gebiete, die durch jeweils 18 Probekreise repräsentiert werden, lagen für die Flächen der Tieflagen und der mittleren Lagen (einschließlich der Flächen am Fuße des Arbers) sehr eng zusammen. Schwach ausgeprägt war eine Höhenschichtung von den artenreicheren Gebieten an Donau bzw. Inn zu den etwas artenärmeren Hochlagen zu erkennen. Nur die durch die Gebiete Seeloch und Grübel repräsentierten Hochlagenflächen am Arber blieben hinsichtlich

Tab. 1: Häufigste Arten der Kartierung im Höhengradienten des Bayerischen Waldes

Taxon	Deutscher Name	Nachweise
<i>Phragmotrichum chaillatii</i> Kunze	Fichtenzapfenschuppenschorf	102
<i>Calocera viscosa</i> (Pers.) Fr.	Klebriger Hörnling	96
<i>Dacrymyces stillatus</i> Nees	Gemeine Gallerträne	83
<i>Diatrype decorticata</i> (Pers.) Rappaz	Flächiges Buchen-Eckenscheibchen	79
<i>Xerocomellus chrysenteron</i> (Bull.) Šutara	Rotfußröhrling	79
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst.	Rotrandiger Baumschwamm	78
<i>Russula ochroleuca</i> Fr.	Ockertäubling	74
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	Zunderschwamm	68
<i>Rhodocollybia butyracea</i> (Bull.) Lennox	Butterrübling	64
<i>Bisporella citrina</i> (Batsch) Korf & S.E. Carp.	Zitronengelbes Holzbecherchen	63

ihrer Artenzahl deutlich zurück. Für die drei Nutzungsformen, den laubholzbetonten Wirtschaftswald, den nadelbaumbetonten Wirtschaftswald und die nutzungs-freien Naturwaldreservate, ergab sich in der Gesamtartenzahl kein erkennbarer Unterschied (Abb.6).

Die Höhenschichtung der Artenzahlen über die Gebiete war auch bei den Holzpilzen erkennbar (Abb. 7). Unter den Nutzungstypen setzten sich die Naturwaldreservate von den beiden bewirtschafteten Flächentypen mit höheren Artenzahlen bei den Holzersetzen ab. Für die Artenzahlen der Mykorrhizapilze zeichnete sich ein

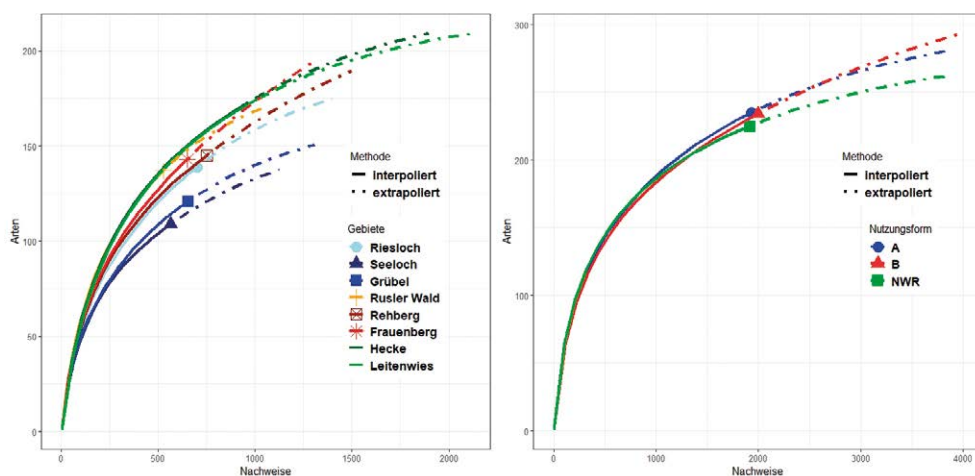


Abb. 6: Artensättigungskurven über alle kartierten Pilzarten, getrennt für die einzelnen Gebiete (links) (blau – Flächen am Arber, orange/rot – Flächen in den Mittellagen bei Bischofsmais bzw. Grafenau und grün – Tieflagen bei Passau) und für die Nutzungsformen (rechts) (blau – A – laubbaumbetonter Wirtschaftswald, rot – B – nadelbaumbetonter Wirtschaftswald, grün – NWR – Naturwaldreservat)

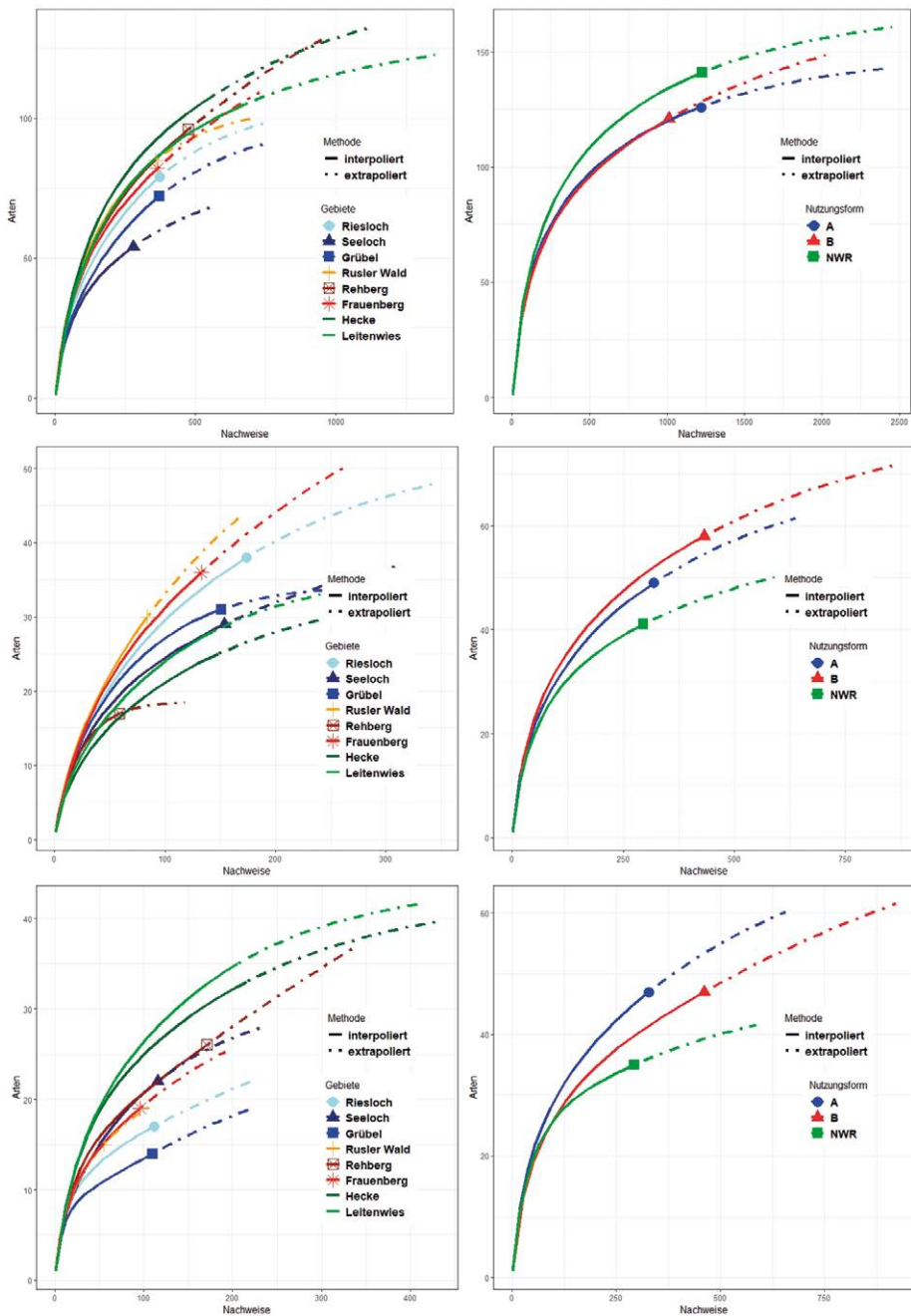


Abb. 7: Artensättigungskurven nach Gilden für die Pilzarten der Holzpilze, der Mykorrhizapilze und der Streuzersetzer, getrennt für die einzelnen Gebiete (links) (blau – Flächen am Arber, orange/rot – Flächen in den Mittellagen bei Bischofsmais bzw. Grafenau und grün – Tieflagen bei Passau) und für die Nutzungstypen (rechts) (blau – A – laubbaumbetonter Wirtschaftswald, rot – B – nadelbaumbetonter Wirtschaftswald, grün – NWR – Naturwaldreservat)

Maximum in den mittleren Lagen ab, während sowohl die Tieflagen als auch die Hochlagen weniger Arten aufwiesen. Allerdings war auch das Gebiet um das NWR Rehberg relativ artenarm an Mykorrhizapilzen. Hinsichtlich der Nutzungsformen lagen die nadelbaumbetonten Wirtschaftswälder knapp vor den laubholzbetonten, während sich die Naturwaldreservate deutlich darunter absetzten.

Auch bei der artenärmsten Gruppe, den Streuzersetzern, ergab sich eine Höhenschichtung mit höheren Gesamtartenzahlen in den Tieflagen als in den Hochlagen. Die laubbaumbetonten Wirtschaftswälder zeigten hier den größten Artenreichtum vor den nadelbaumbetonten Wirtschaftswäldern und den Naturwaldreservaten.

Rote-Liste-Arten und Naturnähezeiger

Zur Einschätzung der ökologischen Wertigkeit der untersuchten Waldbestände wurden die Rote Liste für Bayern (KARASCH & HAHN 2009) und die Artenliste der Naturnähezeiger (BLASCHKE et al. 2009) herangezogen. Diese Artenliste wurde speziell für die Bewertung der Naturnähe von Wäldern in Deutschland durch holzbesiedelnde Pilze entwickelt. Im Höhengradienten zeichnet sich eine starke Überschneidung beider Listen ab (Tab. 2 und Tab. 3). Die kartierten Arten zeigen deutlich die Wertigkeit der seit rund 40 Jahren ungenutzten Naturwaldreservate. So stammen alle Nachweise der stark gefährdeten Rote-Liste-Arten (*Camarops tubulina* (Alb. & Schwein.) Shear, *Pluteus umbrosus* (Pers.) P. Kumm., *Gloeoporus pannocinctus* (Romell) J. Erikss. (Abb. 2), *Phleogena faginea* (Fr.) Link) aus den Naturwaldreservaten, und auch bei der Summe der Arten über alle Rote-Liste-Kategorien ist ein deutliches Übergewicht in den Naturwaldreservaten zu erkennen (Tab. 2). Darüber hinaus stammen 14 der 16 Nachweise starker Naturnähezeiger aus den Naturwaldreservaten. Selbst bei den abundanzabhängigen Naturnähezeigern (hier repräsentiert durch *Fomes fomentarius* (L.) Fr. (Abb. 4), *Picipes badius* (Pers.) Zmitr. & Kovalenko, *Phellinus hartigii* (Allesch. & Schnabl) Pat.) zeichnet sich ein deutlicher, abfallender Gradient von den NWR über die laubbaumbetonten Wirtschaftsflächen zu den nadelbaumbetonten Wirtschaftswäldern ab.

Artvorkommen und Umweltparameter

Das Vorkommen der häufigsten Arten wurde mit einer Auswahl von Umweltparametern verschnitten, die im Rahmen des Projektes erfasst wurden. Dabei zeichnete sich im Wesentlichen die Meereshöhe als maßgeblicher Parameter für die Verbreitung der einzelnen Arten im Höhengradienten ab (Abb. 8). Damit ist der Anteil der Fichte in der Oberschicht bzw. umgekehrt der Buche in der Oberschicht der Bestände eng korreliert, sodass sich diese beiden Parameter auch über alle Arten als charakterisierende Größe abzeichneten. Eine deutliche Korrelation mit der Meereshöhe über alle drei Bewirtschaftungsformen der Wälder zeigten unter anderem der Ockertäubling (*Russula ochroleuca*), der Klebrige Hörnling (*Calocera viscosa*) und die Gemeine Gallerträne (*Dacromyces stillatus*), der Rotrandige Baumschwamm (*Fomitopsis pinicola*) und der Adernzähling (*Plicaturopsis crispa* (Pers.) D.A. Reid). Dem gegenüber ergab sich für den Süßlichen Milchling (*Lactarius subdulcis*), den Grünblättrigen

Tab. 2: Verteilung der Nachweise von Rote-Liste-Arten für Bayern (nach Hahn und Karasch 2009) in den drei Nutzungsformen der Wälder

Rote Liste Kategorie Bayern 2009	A Laubbaumbetonter Wirtschaftswald	B nadelbaumbetonter Wirtschaftswald	NWR Naturwaldreservat
2 – stark gefährdet	0	0	8
3 – gefährdet	3	5	9
R – Extrem selten	3	2	1
V – Vorwarnliste	3	4	10
Summe	9	11	28

Im Gradienten bestätigte Arten der Roten Liste Bayern (2009):

2 – *Camarops tubulina*, *Pluteus umbrosus*, *Gloeoporus pannocinctus* (Abb. 2), *Phleogena faginea*

3 – *Lentinellus ursinus*, *Phellinus chrysoloma*, *Fuscoporia viticola* (Abb. 3), *Russula grata*, *Phaeocollybia christinae*, *Dentipellis fragilis*, *Hericium coralloides*, *Hericium flagellum*, *Ganoderma carnosum*, *Bondarzewia mesenterica*

V – *Hymenochaete cruenta* (Abb. 5), *Phellinus hartigii*, *Cantharellus friesii*, *Russula heterophylla*, *Caloboletus calopus*, *Sparassis brevipes*

R – *Gymnopilus picreus*

Tab. 3: Verteilung der Naturnähezeiger nach Blaschke et al. (2009) auf die drei Nutzungsformen

Naturnähezeiger Klasse	A Laubbaumbetonter Wirtschaftswald	B nadelbaumbetonter Wirtschaftswald	NWR Naturwaldreservat
1 (starker Zeiger)	2	0	14
2 (Abundanzzeiger)	26	12	36

Im Gradienten gefundene Arten der Naturnähezeiger:

1 – *Camarops tubulina*, *Dentipellis fragilis*, *Gloeoporus pannocinctus*, *Hericium coralloides*, *Hericium flagellum*, *Ischnoderma resinatum*, *Lentinellus ursinus*, *Phellinus viticola*, *Pluteus umbrosus*

2 – *Fomes fomentarius* (Abb. 4), *Picipes badius*, *Phellinus hartigii*

Schwefelkopf (*Hypholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm.) und das Flächige Bucheneckenscheibchen (*Diatrype decorticata*) ein negativer Zusammenhang mit der Meereshöhe. Parameter wie der maximale Brusthöhendurchmesser der Probefläche als Weiser für das Bestandesalter, der Lückenanteil bzw. umgekehrt die Deckungsanteile von Oberschicht, Mittelschicht und Verjüngungsschicht des Bestandes, sowie die Flächenanteile der Rückegassen auf der Probefläche bzw. die Waldinnenrandlängen zeigten keine signifikanten Einflüsse auf das Vorkommen der untersuchten häufigsten Arten.

Von allen untersuchten Umweltparametern zeigte die Meereshöhe den größten Einfluss auf die Artenzahlen pro Probefläche, der sich hochsignifikant negativ auswirkte (Abb. 9). Der Buchenanteil in der Oberschicht des Waldbestandes und die Anteile von Rückegassen zeigten hingegen einen positiven Effekt auf die Artenzahlen. In abgeschwächter Form gab es auch beim Anstieg des Deckungsgrades der Mittelschicht und



Abb. 2: *Gloeoporus pannocinctus* und *Camarops tubulina* an einem alten sehr starken Buchenstamm im Naturwaldresevat Leitenwies



Abb. 3: Der Dünne Feuerschwamm (*Fuscoporia viticola*) ist in den Hochlagen des Naturwaldreservates Seeloch ein häufiger Zersetzer von liegenden Fichtenholzstücken



Abb. 4: Der Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*) ist der prägende Pilz der Buchenwälder in den tiefen und mittleren Lagen des Höhengradienten im Bayerischen Wald



Abb. 5: Ein Kennzeichen für die Bergmischwälder ist die Weißtanne (*Abies alba*) und ihr strenger Begleiter, die Rote Borstenschnecke (*Hymenochaete cruenta*)

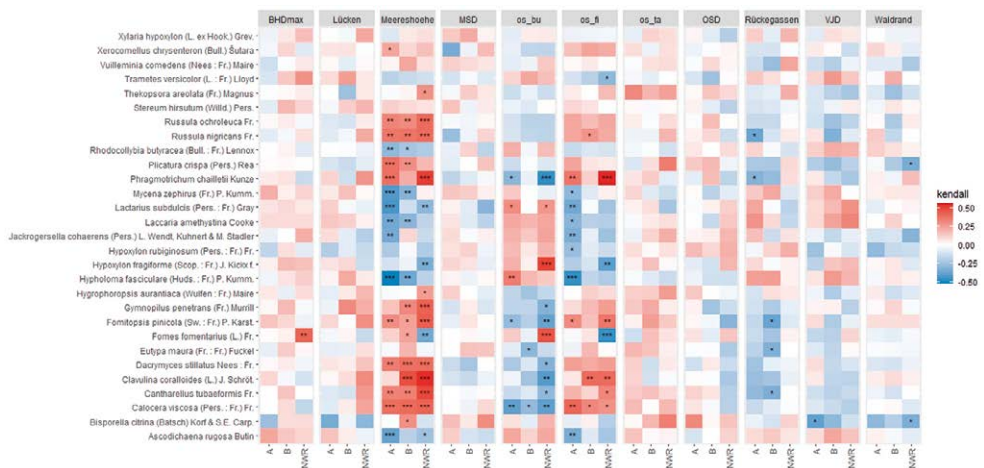


Abb. 8: Korrelationen (rot-positiv, blau-negativ) zwischen dem Auftreten der häufigsten Pilzarten und ausgewählten Umweltparametern im Höhengradient (BHDmax – maximaler Brusthöhendurchmesser, Lücken – Lückenanteil, MSD – Mittelschichtdeckung, os-bu – Anteil der Buche an der Oberschicht, os-fi – Anteil der Fichte an der Oberschicht, os-ta – Anteil der Tanne an der Oberschicht, OSD – Oberschichtdeckung, VJD – Verjüngungsschichtdeckung, Waldrand – Waldrandlänge auf einem Hektar).

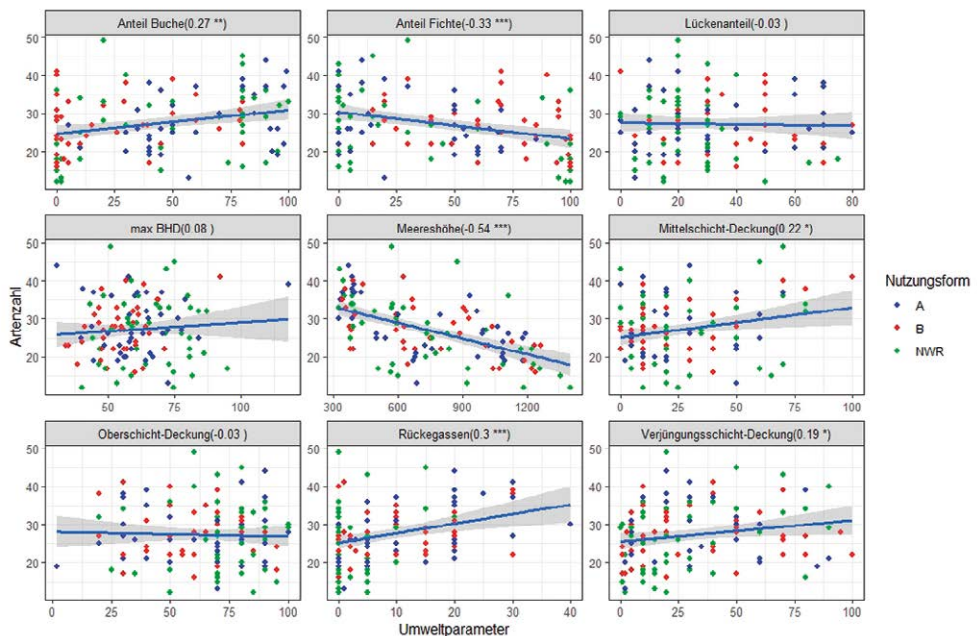


Abb. 9: Korrelationen zwischen der Artenzahl der Pilze und ausgewählten Umweltparametern im Höhengradient (A – laubholzbetonter Wirtschaftswald, B – nadelholzbetonter Wirtschaftswald, NWR – Naturwaldreservat).

der Verjüngungsschicht ansteigende Artenzahlen. Dagegen wirkte sich der Anteil der Fichte in der Oberschicht analog zur Meereshöhe negativ auf die Artenzahl aus.

Totholz und Artenzahlen

Für jeden Probekreis standen umfangreiche Daten aus der Totholzerfassung zur Verfügung (SIEMONSMEIER et al. 2020). Dabei wurde in vier wesentliche Typen des Totholzes differenziert: Stubben (bis 1,3 m Höhe), Hochstubben (gebrochene Bäume), abgestorbene stehende Bäume und liegendes Totholz.

Verallgemeinerte lineare Regressionsmodelle (GLM) für die drei Ernährungsgruppen der Pilze (Holzzersetzer, Mykorrhizapilze und Streuzersetzer) zeigten einen engen Zusammenhang der Artenzahlen mit den Stöcken, die überwiegend aus der Holzernte stammen (Abb. 10). Dieser Zusammenhang war bei den Holzzersetzern hochsignifikant negativ, während er bei den beiden anderen Gruppen positiv ausfiel. Ähnlich, wenn auch deutlich schwächer, stellte sich der Zusammenhang mit stehendem Totholz dar. Dagegen zeigte sich ein signifikanter positiver Zusammenhang für die Holzzersetzer mit dem liegenden Totholz, der wiederum bei den Mykorrhizapilzen und Saprophyten negativ war. Für die Hochstubben ergab sich bezüglich der Holzzersetzer und Mykorrhizapilze eine ähnliche Tendenz. Die Meereshöhe hatte einen höchst- bzw. hochsignifikanten negativen Einfluss auf die Artenzahlen der Holzbesiedler und Streuzersetzer, nicht aber auf Mykorrhizapilze.

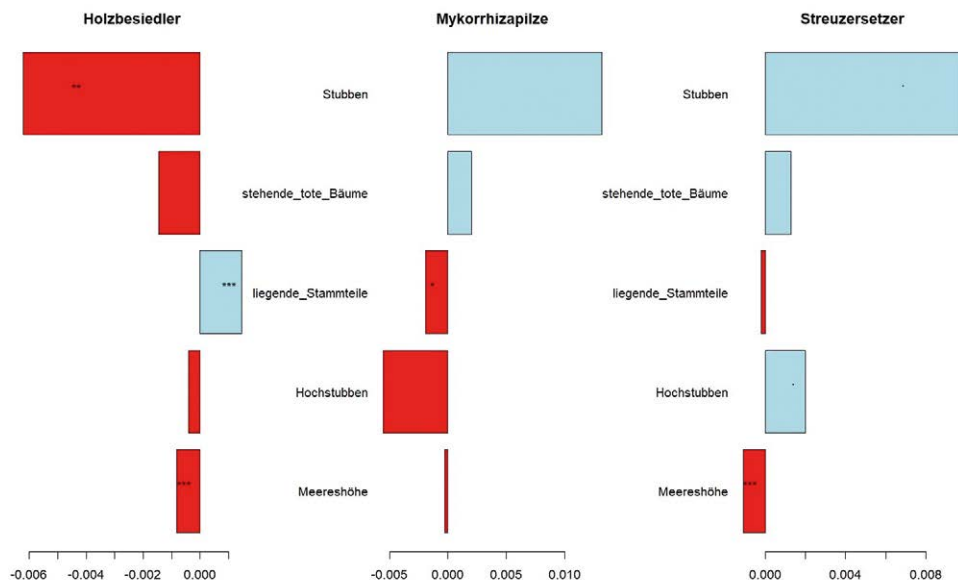


Abb. 10: Ergebnisse eines Verallgemeinerten Linearen Modells (GLM) zwischen den Artenzahlen der drei Ernährungstypen von Pilzen (Holzbesiedler, Mykorrhizapilze und Streuzersetzer) in Abhängigkeit von Totholzartenmengen verschiedener Zersetzungstypen und der Meereshöhe (rot – negativer Zusammenhang, blau – positiver Zusammenhang, *** – höchst signifikant, ** – hochsignifikant, * – signifikant)

Pilzartengemeinschaften im Höhengradienten

Die Analyse der Pilzartengemeinschaften mit einem multivariaten statistischen Ordinationsmodell wie der DCA macht die Unterschiede der Artenzusammensetzungen auf den einzelnen Probekreisen grafisch sichtbar (Abb. 11). Im Höhengradienten des Bayerischen Waldes wird sehr gut erkennbar, dass in erster Linie die Meereshöhe und damit auch das Temperaturregime die Artenzusammensetzung prägt. So ordnen sich die Probekreise in dem Diagramm von den Tieflagen zu den Hochlagen entlang der ersten Achse von links nach rechts an. Als beschreibende Parameter für diese Achse erwiesen sich die Meereshöhe, der Anteil der Fichte und in entgegengesetzter Richtung entsprechend der Buchenanteil in der Oberschicht als am besten geeignet. Die zweite Achse wird durch weitere Parameter charakterisiert, die insbesondere den Schluss der Waldbestände, aber auch die Eigenschaften des Bodens beschreiben.

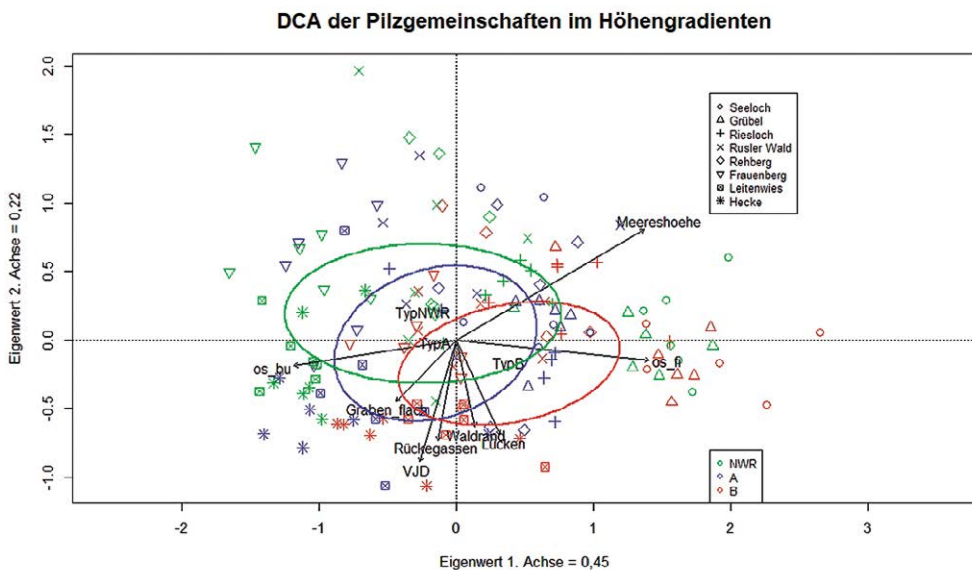


Abb. 11: Verteilung der 144 Probeflächen aus acht Gebieten auf der Basis der beiden ersten Achsen einer DCA und der Verschneidung mit Umweltparametern (NWR - Naturwaldreservat, a - Wirtschaftswald laubbaumbetont, b - Wirtschaftswald nadelbaumbetont, os_fi – Anteil der Fichte an der Oberschicht, os_bu – Anteil der Buche an der Oberschicht, VJD – Deckung der Verjüngungsschicht, Graben_flach – Länge von Gräben, die das Umfeld durchziehen Waldrand – Länge der Bestandesränder, Lücken – Flächenanteil der Lücken). Die Ellipsen zeigen den Schwerpunkt des Vorkommens der Nutzungsformen für die farblich analogen Flächen.

Entsprechend den Ergebnissen der ersten drei Achsen der DCA wurden diese in einen RGB-Farbraum umgesetzt und für das Untersuchungsgebiet visualisiert (Abb. 12). Somit erhalten Punkte mit einer ähnlichen Artenzusammensetzung auch ähnliche Farben, während Punkten mit ganz unterschiedlichen Arten andere Farben zugeordnet werden.

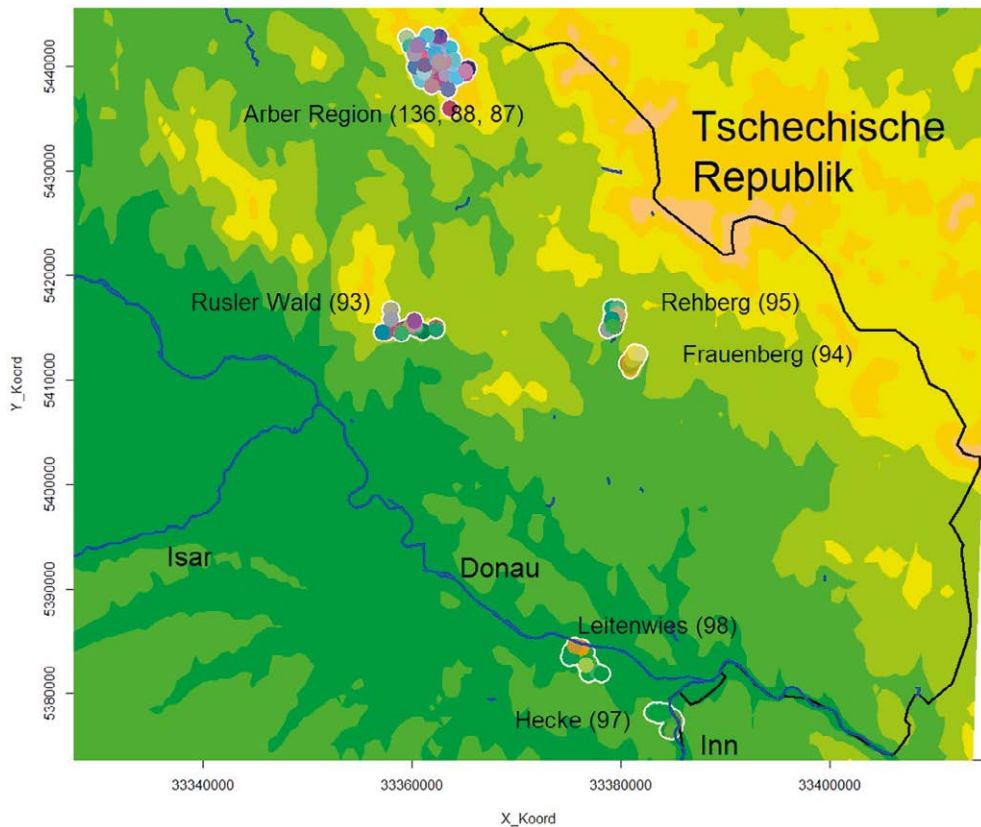


Abb. 12: Farbliche Visualisierung der Ergebnisse der DCA für die einzelnen Probepunkte aufgrund ihrer Pilzartengemeinschaften im Höhengradienten.

Hier lässt sich deutlich der Unterschied zwischen den Artengemeinschaften in den Hochlagen der Arberregion und den Wäldern in den Tieflagen erkennen. Die Wälder in den mittleren Lagen zeigen insbesondere in der Region Rusler Wald Punkte, die farblich in Richtung der Hochlagen tendieren, und zum anderen in den Gebieten Frauenberg und Rehberg viele Punkte, die tendenziell den Punkten in den Tieflagen ähnlicher sind.

Veränderungen zwischen den Kartierungen 2009 und 2019 in den NWR und zwischen den Nutzungsformen für einzelne Arten

Die „Species-response-curves“ (Abb. 13) machen die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Art im Hinblick auf einen Umweltparameter (in diesem Fall die Meereshöhe) sichtbar. Dabei ergaben sich entlang des Höhengradienten für die exemplarisch untersuchten Arten verschiedene Anpassungen. Der Ockertäubling (*Russula ochroleuca*) zeigte in den NWR noch im Jahr 2009 kontinuierlich ansteigende Präsenzwahrscheinlichkeiten mit zunehmender Meereshöhe. Im Jahr 2019 wurde ein deutlicher Einbruch des Vorkommens in Höhenlagen von 1.000 bis 1.200 m ü. NN verzeichnet,

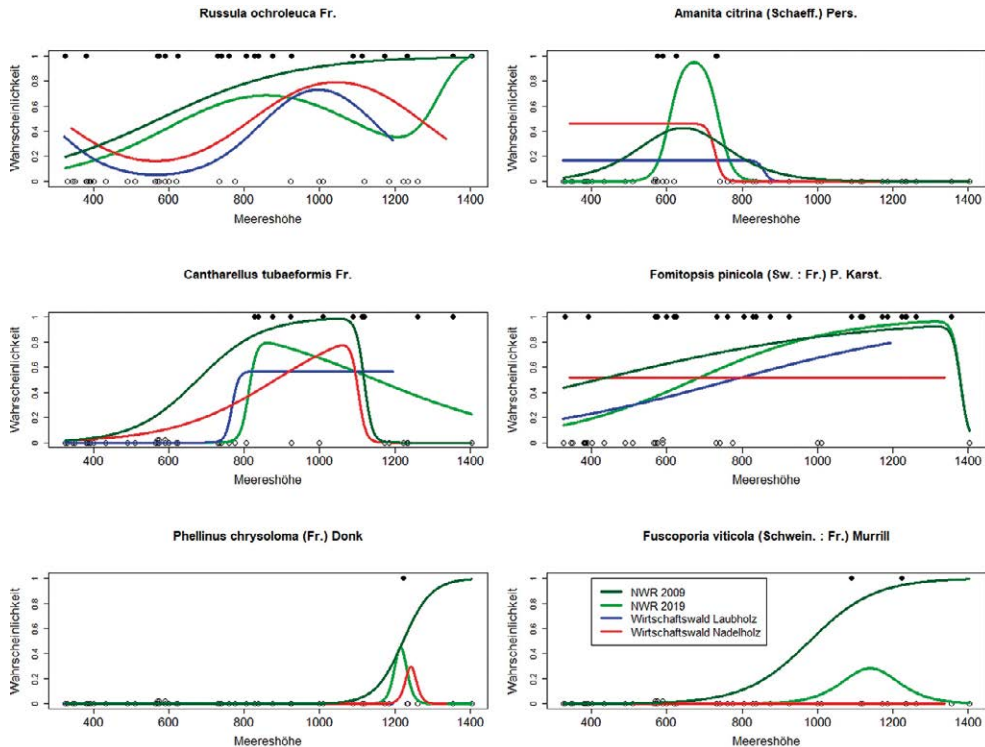


Abb. 13: Auftretenswahrscheinlichkeit von Pilzen im Höhengradient in Abhängigkeit von der Meereshöhe und im Vergleich der Nutzungsformen sowie für die Naturwaldreservate im Vergleich zwischen 2009 und 2019

wohingegen die höchstgelegenen Flächen ein Maximum auf dem Niveau von 2009 erreichten. Für die Wirtschaftswälder zeigte sich ein Maximum bei etwa 1.000 m ü. NN und ein zweites Hoch bei etwa 300 m ü. NN. Für den Gelben Knollenblätterpilz (*Amanita citrina* Pers.) deutete sich ein vermehrtes Auftreten bei 600 bis 700 m ü. NN an und eine Grenze der Verbreitung bei etwa 1.000 m ü. NN, eine Verteilung, die auch 2009 in den Naturwaldreservaten in ähnlicher Form beobachtet wurde, wenngleich mit durchweg niedrigeren Wahrscheinlichkeitswerten. Der Trompetenfleckerling (*Craterellus tubaeformis* (Fr.) Quél.) hingegen verlor in den Naturwaldreservaten der mittleren Lagen im Vergleich zu 2009 deutlich an Boden, wurde dafür jedoch bis in die höchsten Lagen der Arberregion angetroffen, wo noch 2009 keine Funde zu verzeichnen waren. Der Rotrandige Baumschwamm (*Fomitopsis pinicola*) zeigte für die Jahre 2009 und 2019 in den NWR sehr ähnliche Kurvenverläufe, mit generell ansteigenden Präsenzwahrscheinlichkeiten mit der Meereshöhe und etwas niedrigeren Werten in den tiefen und mittleren Lagen im Kartierungsjahr 2019. Der Kurvenverlauf für die buchendominierten Wirtschaftswälder folgte im Wesentlichen jenen der NWR, wenngleich auf etwas niedrigerem Niveau, während die Präsenzwahrscheinlichkeit in fichtendominierten Wirtschaftswäldern konstant bei rund 50 % lag. Ein deutlicher Rückgang zeigte sich für zwei typische Hochlagenarten, den

Dünnen Feuerschwamm (*Fuscoporia viticola* Syn. *Phellinus viticola*) (Abb. 3) und den Fichtenfeuerschwamm (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk). Waren die beiden Arten 2009 noch in den Naturwaldreservaten der Hochlagen regelmäßig verbreitet, ergibt sich für 2019 ein starker Rückgang mit einem Maximum der Präsenzwahrscheinlichkeit von nur noch knapp 30 bis 40 % bei etwa 1.100 bis 1.200 m ü. NN. Solche drastischen Veränderungen waren für die anderen analysierten Arten in der Form nicht zu erkennen. Auch wurde der Dünne Feuerschwamm in den Wirtschaftswäldern auf den Untersuchungsflächen nicht gefunden. Der Fichtenfeuerschwamm war vereinzelt auch in den fichtendominierten Wirtschaftswäldern zu finden.

Diskussion

Die Ergebnisse der Kartierung von Fruchtkörpern 2019 lagen hinsichtlich der Artenzahlen und Abundanzen deutlich unter dem grundsätzlichen Potential der Flächen. Dies war insbesondere dem Umstand geschuldet, dass das Jahr 2019 extrem durch die Trockenheit im Sommer und Herbst geprägt war. Im Jahr 2009 konnten auf den 48 Flächen in den Naturwaldreservaten allein 265 Arten aus der Gruppe der holz-zersetzenden Pilze (BLASCHKE et al. 2012) beobachtet werden, während 2019 nur 141 Arten bestätigt wurden. Die häufigsten Arten decken sich im Wesentlichen mit anderen Kartierungen in den Bayerischen Naturwaldreservaten (BLASCHKE et al. 2004).

Bei der Kartierung von Fruchtkörpern wurde eine Abnahme der Artenzahlen beim Übergang in die Fichten-Hochlagenwälder beobachtet. SILES & MARGESIN (2016) konnten bei Untersuchungen in den Alpen mit Hilfe von DNA-Nachweisen aus Bodenproben dagegen eine Zunahme der Artenzahlen von Pilzen mit der Höhe von rund 500 m ü. NN auf 2.000 m ü. NN feststellen. BAHRAM et al. (2012) fanden stark abnehmende Artenzahlen mit der Meereshöhe bei Ektomykorrhizapilzen entlang von drei Höhengradienten im Hyrkanischen Wald im Norden Irans. Im Bayerischen Wald war ein derartiges Muster nicht zu erkennen, stattdessen zeichnete sich hier ein Maximum des Artenreichtums der Mykorrhizapilze in den mittleren Lagen ab. Auch GÓMEZ-HERNÁNDEZ et al. (2012) fanden ein Maximum des Artenreichtums der Ektomykorrhizapilze in mittleren Lagen in Veracruz, Mexico, und führten diese Beobachtung auf überlappende Artareale in dieser Höhenlage zurück (Mid-domain-effect), während GEML et al. (2017) diese Hypothese für eine ähnliche Verteilung der Artenzahlen von Ektomykorrhizapilzen am Mt. Kinabalu, Borneo, verwarfen. Für die meisten Organismen werden bei Untersuchungen von Höhengradienten mit ausreichender Spanne (mind. 1.000 m) Glockenkurven-artige Verteilungen des Artenreichtums mit Maxima in mittleren Höhenstufen beobachtet (RAHBK 2005). Dies wird im Allgemeinen damit erklärt, dass die Temperaturen mit zunehmender Meereshöhe sinken, während die Wasserverfügbarkeit steigt, sodass optimale Bedingungen für die meisten Organismen in der mittleren Höhenlage zu finden sind (RAHBK 1995). Die insgesamt niedrigeren Artenzahlen in den Hochlagen des Bayerischen Waldes sprechen im vorliegenden Fall gegen einen Mid-domain-effect. Obwohl die Gesamtartenzahlen in den Tieflagen jene in den mittleren Lagen übertreffen, wodurch sich

eine monotone Abnahme mit der Meereshöhe ergibt, zeigen doch die Artenzahlen der Mykorrhizapilze, deren Fruktifikation stark von der Wasserverfügbarkeit abhängt, ein Optimum der Bedingungen in den mittleren Lagen. Dies wird durch Messungen von Temperatur und Luftfeuchte auf einzelnen Untersuchungsflächen bestätigt (SIEMONSMEIER et al. 2020). Die Abnahme der Gesamtartenzahlen mit der Meereshöhe scheint vor allem auf den hohen Artenreichtum bei den holzbesiedelnden Pilzen in den beiden Tieflagenreservaten an Donau und Inn zurückzuführen zu sein, die von den dortigen sehr hohen Totholzvorräten profitierten (SIEMONSMEIER et al. 2020) und durch geringere Niederschläge weniger beeinträchtigt wurden.

Bei den Gesamtzahlen der Arten wurden für die drei Nutzungstypen keine wesentlichen Unterschiede erkennbar, jedoch durchaus bei Betrachtung der Ernährungsgilden. BÄSSLER et al. (2014) konnten bei ihrer Untersuchung im Steigerwald einen ähnlichen Trend erkennen wie er hier im Bayerischen Wald beobachtet wurde: Während die Zahl der Streuzersetzer und Holzzersetzer in Abhängigkeit von der Nutzungsintensität der Wälder zurückgeht, steigt die Artenzahl bei den Mykorrhizapilzen auf den stärker genutzten Flächen. DOVE & KEETON (2015) konnten auf der Grundlage von Fruchtkörperkartierungen über alle Großpilze für eine kleinräumige Bewirtschaftungsform die höchsten Artenzahlen bestätigen.

Die Beobachtungen zu den bodenbewohnenden Pilzen können vermutlich auf Bodenverwundungen zurückgeführt werden (LOELE 2003). Diese sind im Wirtschaftswald durch die Befahrung und das Rücken der Stämme häufiger und durchbrechen die Streuschicht. Dies führt möglicherweise zu einer erhöhten Fruktifikation von Pilzen. In Thüringen wurden bei der Kartierung von historischen Streunutzungen deutlich mehr Fruchtkörper gezählt, als auf den Kontrollflächen (LOELE 2003). Allerdings kommen BRUNET et al. (2010) bei ihren Recherchen zu dem Schluss, dass bei Mykorrhizapilzen der Einfluss der Bewirtschaftung gering sei, während Holzpilze von Managementmaßnahmen stärker beeinflusst sind, ein Ergebnis, das durch die vorliegende Studie bestätigt wird. MÜLLER et al. (2007) hingegen fanden im Steigerwald gleiche Artenzahlen von Holzpilzen für Naturwaldreservate und naturnah bewirtschaftete Wälder. Nur intensiv bewirtschaftete Flächen fielen in der Artenzahl ab. STOCKLAND und LARRSON (2011) konnten in bewirtschafteten Fichtenwäldern Norwegens auf derselben Zahl von Stämmen weniger Holzpilze finden als in unbewirtschafteten Vergleichsflächen. Bei Kiefern gab es allerdings keine Unterschiede hinsichtlich der Artenzahlen. In Finnland fanden JUNNINEN et al. (2006) über alle Holzpilze in der Artenzahl wenige Unterschiede in Bezug auf den Nutzungstyp. Allerdings zeigten sich bei den Porlingen hinsichtlich der Artenzahl erkennbare Differenzen. Hier lagen die Zahlen der Porlinge in den Naturwäldern auf einem hohen Niveau, das auch naturnah bewirtschaftete Wäldern in einzelnen Entwicklungsstadien teilweise erreichen konnten. Auf intensiver bewirtschafteten Waldflächen waren hingegen deutlich weniger Arten nachzuweisen.

Im Gegensatz dazu fanden BLASER et al. (2013) in drei untersuchten Regionen in Deutschland geringere Artenzahlen der Holzpilze auf unbewirtschafteten Flächen

als auf bewirtschafteten Flächen. Sie führten dieses Ergebnis auf die geringe Nachlieferung von Totholz in den noch jungen Reservaten nach der Aufgabe der Nutzung zurück. Die hier untersuchten Naturwaldreservate im Bayerischen Wald sind mehrheitlich seit inzwischen rund 40 Jahren unbewirtschaftet und weisen im Schnitt erheblich höhere Totholzvorräte auf als die untersuchten Wirtschaftswälder (SIEMONSMEIER et al. 2020), sodass ein fördernder Effekt der Totholzakkumulation infolge der Bewirtschaftungsaufgabe auf den Artenreichtum der Holzpilze im vorliegenden Fall sehr wahrscheinlich ist.

DCA

Die Artenzusammensetzungen der 144 Flächen des Höhengradienten wurden in erster Linie durch die Höhenlage bestimmt. Auch bei Untersuchungen von SCHÖN et al. (2018) für Fichtenwälder in Höhenlagen von 900 bis 1.500 m ü. NN im Allgäu zeichnete sich die Meereshöhe als der wichtigste Parameter für die Artenzusammensetzung der Pilzgemeinschaften ab. Ähnlich einzuordnen sind die Daten von BHOPLE (2019) aus Untersuchungen in den Österreichischen Alpen.

Die Auftrennung der Artengemeinschaften nach den Bewirtschaftungsformen ist in der Ordination zwar angedeutet erkennbar, aber nicht so ausgeprägt wie bei Untersuchungen im Steigerwald (MÜLLER et al. 2007). Auch JUNINEN et al. (2006) konnten in borealen Wäldern Finnlands auf der Basis der Ordination Unterschiede zwischen den Nutzungstypen vom Naturwald über naturnah bewirtschaftete Wälder zu intensiver genutzten Wirtschaftswäldern aufzeigen.

GOLDMANN et al. (2005) konnten in den Biodiversitätsexploratorien in drei Regionen Deutschlands zwischen Pilzgemeinschaften in Nadelwäldern und Laubwäldern anhand von DNA-Nachweisen bodenbewohnender Pilze mithilfe von Ordinationsmodellen recht gut unterscheiden. Unbewirtschaftete Buchenwälder und bewirtschaftete Buchenbestände in zwei Altersklassen waren dagegen praktisch nicht zu trennen.

Artenvergleich

Innerhalb von zehn Jahren seit der ersten Aufnahme waren bei den untersuchten Arten noch keine Hinweise auf eine Verschiebung ihrer Verbreitungsareale im Höhengradienten zu erkennen. DIEZ et al. (2020) konnten für das Vorkommen von Mykorrhizapilzen und Streuzersettern im Alpenraum über einen Zeitraum von rund 40 Jahren Veränderungen hinsichtlich der Verbreitung in der Höhe feststellen. So war hier ein deutlicher Trend für viele Arten zu einer Verschiebung ihres Areals in höhere Lagen zu erkennen. Allerdings war dieser Trend bei Holzbesiedlern nicht in der Form zu bestätigen bzw. deutlich geringer ausgeprägt.

Nachweise des Dünnen Feuerschwamms (*Fuscoporia viticola*) und des Fichtenfeuerschwamms (*Phellinus chrysoloma*), die fast ausschließlich in den Hochlagen an der Fichte vorkommen, sind auf den Untersuchungsflächen im Bayerischen Wald deutlich seltener geworden. Inwieweit dies bereits auf den Klimawandel zurückzuführen ist oder allein auf periodische Schäden (z.B. durch den Borkenkäfer), bleibt in

weiteren Studien zu klären. Mit ein Grund für den Rückgang dieser Arten dürfte auch die Aufarbeitung der Fichten in Folge der Sturmwürfe und des Borkenkäferbefalls in den letzten Jahren sein, die zur Abwendung von Gefahren für umliegende Wirtschaftswälder in den Naturwaldreservaten erlaubt ist (BayWaldG Art. 12a, 2005). Unter den Naturnähezeigern, die die Nutzungsaufgabe am deutlichsten aufzeigen und die in den untersuchten Wirtschaftswäldern durchweg fehlten, finden sich auch ein paar Porlingsarten. LÖHMUS et al. (2018) kommen zu dem Schluss, dass für die Sicherung von Porlingen allerdings auch verschiedene Managementmaßnahmen, wie die Anreicherung bestimmter Baumarten z.B. der Aspe, ähnlich wie bei vielen FFH-Arten zielführend sein können und nicht nur der Prozessschutz für alle Arten förderlich ist.

Fazit

Die Artengemeinschaften der Pilze unterscheiden sich innerhalb eines Höhengradienten sehr deutlich in ihrer Abhängigkeit von der Meereshöhe. Daher ist zu erwarten, dass es im Zuge des Klimawandels zu erheblichen Verschiebungen und Veränderungen der Artengemeinschaften kommen wird. Die enge Verzahnung der Pilzgemeinschaften mit anderen Komponenten der Waldökosysteme, insbesondere den Baumarten als Schlüsselspezies, macht sie in besonderer Weise anfällig für Imbalancen innerhalb dieser Gemeinschaften, wie sie durch unterschiedliche Migrationsgeschwindigkeiten der Arten infolge des Klimawandels auftreten können. Am stärksten betroffen dürften in den deutschen Mittelgebirgen die Fichtenhochlagenwälder sein. Für die dort vorkommenden Spezialisten, wie die beiden Feuerschwämme der Fichte, werden die Ressourcen durch direkte und indirekte Einflüsse der Klimaveränderungen immer weniger. Intensive Bewirtschaftungsformen haben das Potential, die Situation für Hochlagenspezialisten zusätzlich zu den Klimawandeleffekten zu verschärfen.

Für die Mykorrhizapilze konnten in dieser Studie keine Nachteile durch die im Bayerischen Wald untersuchten Bewirtschaftungsformen der Wälder festgestellt werden. Unterschiede in der Artenausstattung zwischen den bewirtschafteten und unbewirtschafteten Waldflächen waren vielmehr für ausgewählte, seltenere Holzpilzarten insbesondere aus der Gruppe der Naturnähezeiger festzustellen. Daher könnte das zweigleisige Vorgehen mit Prozessschutzflächen auf der einen Seite aber auch einer zukünftigen Bewirtschaftung mit der Sicherung von Fichten(misch)beständen auf standörtlich geeigneten Flächen eine zielführende Strategie für den Erhalt der Grundlagen für viele Pilzarten im Klimawandel darstellen.

Dank

Wir bedanken uns beim Waldklimafonds für die finanzielle Unterstützung des Projektes „Höhengradient“.

Literatur

- BAHRAM M, PÖLME S, KÖLJALG U, ZARRE S, TEDERSOO L (2012) Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. - *New Phytologist* **193**(2):465-473.
- BÄSSLER C, ERNST R, CADOTTE M, HEIBL C, Müller J (2014) Near to nature logging influences fungal community assembly processes in a temperate forest. - *Journal of Applied Ecology* **51**(4):939-948.
- BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT (2020) Karte der Naturraum-Haupteinheiten und Naturraum-Einheiten in Bayern. - https://www.lfu.bayern.de/natur/naturraeume/doc/haupt-einheiten_naturraum.pdf, [Zugriff am: 10.06.2020]
- BHOPLE P (2019) Effects of climate change on fungal community structure and organic matter turnover in soil profiles along elevation gradients in alpine ecosystems (Doctoral dissertation). <https://kobra.uni-kassel.de/bitstream/handle/123456789/11607/Dissertation-ParagBhople.pdf?sequence=6> (Stand: 30.09.2020), 145 S.
- BLASCHKE M (2011) Mykorrhizapilze in einem Höhengradienten im Bayerischen Wald. - *Tintling* (5):39-43.
- BLASCHKE M, HAHN C, HELFER W (2004) Die Pilzflora der Bayerischen Naturwaldreservate. - *LWF Wissen* 43:5-30.
- BLASCHKE M, HELFER W, OSTROW H, HAHN C, LOY H, BUSSLER H, KRIEGLSTEINER L (2009) Naturnähezeiger-Holz bewohnende Pilze als Indikatoren für Strukturqualität im Wald. - *Natur und Landschaft* **84**(12):560-566.
- BLASCHKE M, BUSSLER H (2012) Borkenkäfer und baumschädigende Holzpilze in einem Höhengradienten des Bayerischen Waldes. - *Forstschutz Aktuell* **54**:10-15.
- BLASER S, PRATI D, SENN-IRLET B, FISCHER M (2013) Effects of forest management on the diversity of deadwood-inhabiting fungi in Central European forests. - *Forest Ecology and management* **304**:42-48.
- BRUNET J, FRITZ Ö, RICHNAU G (2010) Biodiversity in European beech forests-a review with recommendations for sustainable forest management. - *Ecological Bulletins*:77-94.
- CHEN I C, HILL J K, OHLEMÜLLER R, ROY D B, THOMAS C D (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. - *Science* **333**(6045):1024-1026.
- DIEZ J, KAUSERUD H, ANDREW C, HEEGAARD E, KRISAI-GREILHUBER I, SENN-IRLET B, ... BÜNTGEN U (2020) Altitudinal upwards shifts in fungal fruiting in the Alps. - *Proceedings of the Royal Society B* **287**(1919):20192348.
- DOVE N C, KEETON W S (2015) Structural complexity enhancement increases fungal species richness in northern hardwood forests. - *Fungal Ecology* **13**:181-192.
- GEML J, MORGADO LN, SEMENOVA-NELSEN TA, SCHILTHUIZEN M (2017) Changes in richness and community composition of ectomycorrhizal fungi among altitudinal vegetation types on Mount Kinabalu in Borneo. - *New Phytologist* **215**(1):454-468.
- GÓMEZ-HERNÁNDEZ M, WILLIAMS-LINERA G, GUEVARA R, LODGE D J (2012) Patterns of macro-mycete community assemblage along an elevation gradient: options for fungal gradient and metacommunity analyse. - *Biodiversity and Conservation* **21**(9):2247-2268.
- HE X, BURGESS K S, YANG X F, AHREND S, GAO L M, LI D Z (2019) Upward elevation and north-west range shifts for alpine *Meconopsis* species in the Himalaya-Hengduan Mountains region. - *Ecology and evolution* **9**(7):4055-4064.

- HSIEH T C, MA K H, CHAO A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). - *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451-1456.
- JANSEN F (2020) Hierarchical species response curves in package eHOF. - URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/eHOF/vignettes/eHOF.pdf> [Zugriff am: 10.06.2020]
- JUMP AS, PEÑUELAS J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. - *Ecology letters* 8(9):1010-1020.
- JUNNINEN K, SIMILÄ M, KOUKI J, KOTIRANTA H (2006) Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. - *Ecography* 29(1):75-83.
- KARASCH P, HAHN C (2009) Rote Liste gefährdeter Großpilze Bayerns. - UmweltSpezial, Bayerisches Landesamt für Umwelt, Augsburg: 112 S.
- KASPAR F, MÜLLER-WESTERMEIER G, PENDA E, MÄCHEL H, ZIMMERMANN K, KAISER-WEISS A, DEUTSCHLÄNDER, T (2013) Monitoring of climate change in Germany – data, products and services of Germany's National Climate Data Centre. *Adv Science Research* 10: 99-106.
- LOELE A (2003) Hungrige Pilze im Vessertal. - *Landschaftspflege und Naturschutz in Thüringen* 40: 87-89.
- LÖHMUS A, VUNK E, RUNNEL K (2018) Conservation management for forest fungi in Estonia: the case of polypores. - *Folia Cryptogamica Estonica* 55: 9-89.
- MAIER U, KUDLINSKI J, MÜLLER-WESTERMEIER, G (2003) Klimatologische Auswertung von Zeitreihen des Monatsmittels der Lufttemperatur und der monatlichen Niederschlags-höhe im 20. Jahrhundert, Berichte des Deutschen Wetterdienstes, Bd. 223. - Selbstverlag des Deutschen Wetterdienstes, Offenbach am Main, 80 S.
- MÜLLER J, ENGEL H, BLASCHKE M (2007) Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. - *European Journal of Forest Research* 126(4):513-527.
- MÜLLER-WESTERMEIER G (1995) Numerisches Verfahren zur Erstellung klimatologischer Karten, Berichte des Deutschen Wetterdienstes, Bd. 193. - Selbstverlag des Deutschen Wetterdienstes, Offenbach am Main, 32 S.
- OKSANEN J (2011) Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial, R package version 1:1-43.
- RAHBEC C (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? - *Ecography*: 200-205.
- RAHBEC C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. - *Ecology letters* 8(2):224-239.
- R CORE TEAM (2019) R: A language and environment for statistical computing, – R Foundation for Statistical Computing, Wien, – URL: <http://www.R-project.org/> [Zugriff am 12.03.2020].
- SCHÖN ME, NIESELT K, GARNICA S (2018) Belowground fungal community diversity and composition associated with Norway spruce along an altitudinal gradient. - *PLoS ONE* 13(12): e0208493. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208493>
- SILES J A, MARGESIN R (2016) Abundance and diversity of bacterial, archaeal, and fungal communities along an altitudinal gradient in alpine forest soils: what are the driving factors? - *Microbial ecology* 72(1):207-220.

- SIEMONSMEIER A, FÖRSTER B, BLASCHKE M (2020) Forest structures and carbon storage in managed and unmanaged forests along an altitudinal gradient in a central European low mountain range. - *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* (in press)
- STOKLAND J N, LARSSON K H (2011) Legacies from natural forest dynamics: Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. - *Forest Ecology and Management* **261**(11):1707-1721.
- WALENTOWSKI H, EWALD J, FISCHER A, KÖLLING C, TÜRK W, RUMPEL A (2020) Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns: Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz, 4. Aufl. - Verlag Geobotanica, Freising, 480 S.
- WOLF A, ZIMMERMAN N B, ANDEREGG W R, BUSBY P E, CHRISTENSEN J (2016) Altitudinal shifts of the native and introduced flora of California in the context of 20th-century warming. - *Global ecology and biogeography* **25**(4):418-429.

Markus Blaschke

Ist Diplom-Forstwirt und seit 1997 Sachbearbeiter u.a. für Mykologie an der Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft. Er beschäftigt sich seit vielen Jahren mit Pilzen, ist Pilzberater und Referent (DGfM) und interessiert sich insbesondere für totholzbewohnende Pilzarten und die Artengemeinschaften der Pilze in Wäldern.

Alle Fotos sind von Markus Blaschke



Angela Siemonsmeier

ist promovierte Forstwissenschaftlerin und hat in diversen Forschungsprojekten u.a. mit mykologischen Schwerpunkten gearbeitet. Sie engagiert sich seit vielen Jahren bei der Freisinger Pilzausstellung und interessiert sich besonders für die innerartliche Diversität der Pilze.





Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

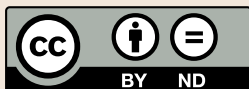
Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

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: 2021

Band/Volume: [87_2021](#)

Autor(en)/Author(s): Blaschke Markus, Siemonsmeier Angela

Artikel/Article: [Pilzartengemeinschaften im Höhengradienten 363-385](#)