

Großpilze als Wirte von mykophilen Großpilzen

HANS HALBWACHS und ANDREAS GMINDER

HALBWACHS H, GMINDER A (2022) Larger fungi that host mycophilic larger fungi. Zeitschrift für Mykologie 88(1):61-68

Short title: Mycophilic larger fungi

Abstract: Like all fungi, macromycetes depend on organic substrates, e.g. litter or deadwood. Many species colonise living or dead agaricoid or poroid wood fungi. While some agaricoid fungi parasitise other mushrooms, poroid wood fungi are predominantly exploited by saprotrophic larger fungi. The species diversity of the first group only amounts to one-quarter of the second one. The apparent difference is probably due to the wood fungi being a more persistent niche. It offers more opportunities for the colonisation and evolution of fungicolous taxa. It has been observed that colonisers and hosts among the poroid wood fungi are predominantly white rotters, pointing to their high enzymatic competence. This hypothesis and the mechanistic background of the described associations deserve further clarification, mainly by molecular methods.

Stichwörter: fungicol, mykotrophisch, agaricoid, Hutpilze, Holzpilze, Parasiten, Saprotrophe, Weißfäule-Erreger

Zusammenfassung: Wie alle Pilze sind die meisten Großpilze auf organische Substrate angewiesen, wie z.B. Streu oder Totholz. Viele Arten besiedeln lebende oder tote Hut- und poroide Holzpilze. Während einige agaricoide Pilze andere Hutpilze parasitieren, werden poroide Holzpilze überwiegend von saprotrophen Großpilzen ausgebeutet. Die Artenvielfalt der ersten Gruppe beträgt lediglich ca. ein Viertel der zweiten. Der deutliche Unterschied ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass poroide Pilze, die auf Holz wachsen eine dauerhaftere Nische darstellen, und deshalb mehr Chancen für eine Besiedlung bzw. die Ko-Evolution von Fungicolen bieten. Die Beobachtung, dass bei den poroiden Holzpilzen sowohl Besiedler als auch die Wirte überwiegend Weißfäuleerreger sind, weist auf deren hohe enzymatische Kompetenz hin. Diese Hypothese und weitere Hintergründe zu den beschriebenen Assoziationen bedürfen weiterer Aufklärung, vornehmlich durch molekulare Methoden.

Keywords: fungicolous, mycotrophic, agaricoid, mushrooms, wood fungi, parasites, saprotrophs, white rotters

Einführung

Pilze sind eine opportunistische Organismengruppe, die fast alle nur denkbaren organischen Substrate verwerten kann (COOKE & WHIPPS 1993). Die Mehrzahl der Arten, die Hüte ausbilden, bedient sich überwiegend toter, pflanzlicher Substrate. Andere parasitieren auf lebenden Pflanzen oder gehen mit ihnen eine mutualistische Symbiose ein (DIX & WEBSTER 1995). Einige, vergleichsweise wenige Arten, kolonisieren lebende oder tote Pilze. Abgesehen von Großpilzen sind dies meist Kleinpilze, die

Anschriften der Autoren: Hans Halbwachs, Danziger Str. 20, 63916 Amorbach, E-Mail: hans.waxcap@online.de (korrespondierender Autor); Andreas Gminder, Claustorwall 24, 38640 Goslar, E-Mail: andreas@mollisia.de.

auf Großpilzen parasitieren (Beispiel s. Abb. 1). Dazu hat HELFER (1991) eine umfassende Zusammenstellung vorgelegt. Eine neuere Arbeit zeigt außerdem, dass Holzpilze ein komplexes Biotop für kryptische Kleinpilze, meist Ascomyceten, darstellen (MAURICE et al. 2021).



Abb. 1: *Hypomyces lactifluorum*, ein nordamerikanischer Ascomycet, der Milchlinge und Täublinge befällt und orange einfärbt („Hummerpilz“). Der Pilz gewinnt durch den Befall an Aroma und ist essbar.

Foto: HERBERT BAKER (CC BY-SA 3.0)



Abb. 2: *Palaeoagaracites antiquus* mit einem feinen Hyphennetz von *Mycetophagites atrebora*. Der Hut ist lediglich 2 mm breit. Der Hyperparasit *Entropezites patricii* ist nur mikroskopisch sichtbar.

Foto: zur Verfügung gestellt von G. POINAR

Die fungicole Ernährungsweise hat sich früh in der Erdgeschichte entwickelt. Bereits in der frühen Kreidezeit (vor ca. 100 Millionen Jahren) gab es komplexe pilz-parasitische Systeme. In burmesischem Bernstein wurde ein agaricoider Pilz gefunden, der von einem Schlauchpilz befallen war, auf dem wiederum ein weiterer Schlauchpilz parasitierte (Hyperparasitismus) (POINAR JR & BUCKLEY 2007) (Abb. 2)

Die hier präsentierte Arbeit behandelt Großpilze, die andere Großpilze besiedeln. Letztere sind einerseits Hutpilze, Bauchpilze, Trüffelartige und poroide Holzpilze. Solche Assoziationen nehmen verschiedene Formen an (SUN et al. 2019; HALBWACHS et al. 2021):

- Saprotrophie auf abgestorbenen Fruchtkörpern
- Opportunistische Nutzung der Mycelstränge („Kanäle“) toter Fruchtkörper durch die der kolonisierende Pilz seine Hyphen in das „vorverdaute“ Substrat senden, in der Regel Holz
- Kompetitiver Verdrängungsparasitismus durch aggressive Hyphen unterstützt durch antibiotische Substanzen (s.a. Abb. 3F)
- Biotropher Parasitismus durch Interaktion der Hyphen („feindliche Übernahme“) durch Haustorien, Verschmelzung oder Eindringen unter der Produktion von Enzymen wie Chitinasen, Glucanasen, Cellulasen und mehr
- Necrotropher Parasitismus durch Abtöten und Ausbeutung von Wirts-Mycel oder -Trama.

Welchem Parasitismus-Modus die einzelnen Arten folgen, ist häufig nicht bekannt. Wichtig ist aber festzuhalten, dass es offenbar ein breites Spektrum fungicoler Modi gibt. Es ist dabei wohl nicht auszuschließen, dass es Mischformen gibt.

Terricole Großpilze als Wirte

Diese Assoziationen sind überwiegend parasitische Symbiosen* (Tabelle 1). Dabei ist die Gattung *Squamanita* durchgehend obligat parasitisch wie auch *Asterophora*, *Pseudoboletus* und wahrscheinlich auch *Tolypocladium* (QUANDT et al. 2018). Insgesamt wurden bisher mehr als 20 fungicole Arten beschrieben.

*Symbiosen umfassen alle Interaktionen zwischen zwei oder mehr Organismen, von Parasitismus bis Mutualismus (BOUCHER 1985).

Tabelle 1: Fungicole Hutpilze und ihre Wirte (s.a. Abb. 3); Typ: p – parasitisch, s – saprotroph

Taxon	Wirt(e)/Substrate	Typ	Quelle
<i>Squamanita</i>			1
<i>contortipes</i>	<i>Galerina</i>	p	
<i>fimbriata</i>	<i>Pholiota</i>	p	
<i>odorata</i>	<i>Hebeloma mesophaeum</i>	p	
<i>paradoxa</i>	<i>Cystoderma amianthinum</i>	p	
<i>personii</i>	<i>Cystoderma amianthinum</i>	p	
<i>schreieri</i>	<i>Amanita</i>	p	
<i>umbonata</i>	<i>Inocybe oblectabilis</i>	p	
<i>Asterophora</i> ssp.	<i>Russula</i> , <i>Lactarius</i>	p	2, 3
<i>Collybia</i> s.str., <i>Dendrocollybia</i>	Faulende Hutpilze, faulendes Pflanzenmaterial	s	4
<i>Entoloma</i>			
<i>abortivum</i>	<i>Armillaria</i>	p	5
<i>jahnii</i>	<i>Cantharellus</i>	p	6
<i>parasiticum</i>	<i>Cantharellus</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Coltricia perennis</i> , decaying plant matter, mosses	p	7
<i>pseudoparasiticum</i>	<i>Cantharellus</i> , <i>Craterellus</i>	p	7
<i>Volvariella surrecta</i>	<i>Clitocybe nebularis</i>	p	8
<i>Pseudoboletus</i>			9
<i>astraeicola</i>	<i>Astraeus hygrometricus</i>	p	
<i>parasiticus</i>	<i>Scleroderma citrinum</i>	p	
<i>Clitocybe</i>			
<i>sclerotoidea</i>	<i>Helvella lacunosa</i>	p	10
<i>rubella</i>	<i>Helvella lacunosa</i>		

<i>Psathyrella epimyces</i>	<i>Coprinus comatus</i>	p	11
<i>Sagaranelia tylicolor</i>	Faulende Hutpilze, verwesendes tierisches Material, Harnstoff (ammonia fungus*)	s	12
<i>Tolypocladium</i> ssp.	<i>Elaphomyces</i>	p	13, 14
<i>Rhodophana stangliana</i>	<i>Myochromella inolens</i>	p	15

**S. tylicolor* steht hier als ein Beispiel für eine Reihe von anderen nitrophilen Basidiomyceten, die möglicherweise auch auf faulenden Pilzen vorkommen (SAGARA 1975).

Quellen: 1 GRIFFITH et al. (2019); 2 KIRK et al. (2011); 3 BLANCO-DIOS (2012); 4 HALLING (2009); 5 KUO (2014); 6 KUNZE & SIEMBIDA (2012); 7 AARNAES et al. (2013); 8 THEISS & REXER (2015); 9 HELFER (1991); 10 TRAPPE (1972); 11 BULLER (1924); 12 SAGARA (1975); 13 VOITK et al. (2011); 14 SUNG et al. (2007); 15 GMINDER (2020); 16 SUN et al. (2019)

Einige *Squamanita*-Arten, *Asterophora*, *Collybia* und *Dendrocollybia* können Dauersporen (Chlamydosporen) als eine Art „Versicherung“ gegen den zeitweiligen Ausfall von Wirtspilzen ausbilden (CLÉMENÇON 1997).



Abb. 3: Beispiele für fungicole Hutpilze: A – *Asterophora parasitica* auf abgestorbenen Schwarztaubling, Ham (CC BY-SA 3.0); B – *Squamanita paradoxa* auf *Cystoderma* sp., ein Beispiel für biotrophen Parasitismus, beachte den für Körnchenschirmlinge typischen Stiel auf dem der parasitierende Fruchtkörper sitzt, Leif Stridvall (www.stridvall.se); C – *Psathyrella epimyces* auf deformierten *Coprinus comatus* Fruchtkörper, Paul Derbyshire (gemeinfrei); D – *Volvariella surrecta* auf *Clitocybe nebularis*, Don Bryant (CC BY-NC-SA 3.0); E – *Tolypocladium capitatum* auf *Elaphomyces* sp., Andreas Kunze (CC BY-SA 3.0); F – *Pseudoboletus parasiticus* an *Scleroderma citrinum*, Hamilton (CC BY-SA 3.0)

Poroide Holzpilze

Im Gegensatz zu den ca. 25 Besiedlern von Hutpilzen sind die etwa 100 pilzlichen Bewohner von poroiden Holzpilzen überwiegend saprotroph und nur 19% sind parasitisch (HALBWACHS et al. 2021). Die ungefähre Bandbreite dieser Fungicolen umfasst 98 Arten und 58 Gattungen, die der Wirte 75 Arten und 43 Gattungen (Beispiele s. Abb. 4). Die Gattungen *Botryobasidium*, *Junghuhnia*, *Odontia*, *Oxyporus*, *Postia*, *Schizopora*, *Skeletocutis* und *Trametes* treten sowohl als Wirte wie auch als Fungicole auf. Die Diversität der Fungicolen ist deutlich höher als die der Wirte. Auch gibt es nur wenige Überschneidungen, also Taxa, die sowohl fungicol sind als auch als Wirt fungieren (Tabelle 2). Ob das v.a. bei Trameten beobachtete Phänomen, dass Fruchtkörper verschiedener Generationen übereinander wachsen können, eine Art „Kannibalismus“ ist, bedarf der Klärung.

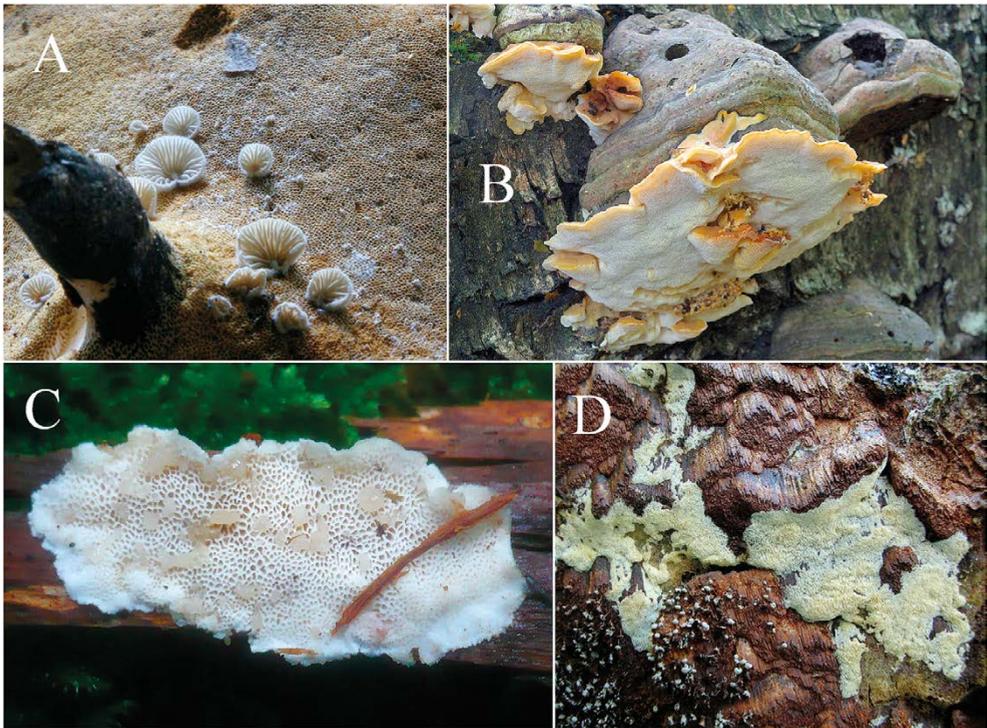


Abb. 4: Beispiele von Großpilzen, die auf poroiden Holzpilzen wachsen. A *Entoloma parasiticum* auf *Polyporus* sp., Penny Firth (CC BY-SA 3.0); B *Antrodiella pallescens* auf *Fomes* sp., Urmas Ojango (CC BY-NC 2.0); C *Tremella polyporina* auf *Cinereomyces lindbladii*, Gerhard Koller (CC BY-SA 3.0); D *Incrustoporia brevispora* auf *Phellinidium ferrugineofuscum*, zur Verfügung gestellt von Tom Hofton

Tabelle 2: Taxonomische Verteilung fungicoler Großpilze und ihrer poroiden Wirte

	Gattungen	Familien	Ordnungen	Klassen
Fungicole	58	34	12	2
Wirte	43	16	9	1
Überschneidungen	8	8	6	1

Eine detaillierte Aufstellung und Diskussion findet sich in HALBWACHS et al. (2021).

Diskussion

Fungicole Hutpilze in temperaten bis borealen Habitaten sind zu etwa 80% Parasiten. Saprotrophe Assoziationen mögen deshalb seltener sein, weil die Konkurrenz durch Bakterien aufgrund deren hohen Reproduktionsrate erdrückend ist. Im Gegensatz zu den Fungicolen auf poroiden Holzpilzen, nutzen fungicole bzw. mykoparasitische Hutpilze (ca. 100 vs. 23 Arten) andere Hutpilze deutlich seltener als Wirte, trotz ihrer hohen Substratqualität. Im Vergleich zu z.B. Streu, sind Hutpilze reich an leicht verstoffwechselbaren Proteinen, Phosphor und Vitaminen (KALACĀ 2016). Ein wesentlicher Grund für die Seltenheit der Hutpilz-Assoziationen mag darin bestehen, dass die Fruktifizierung der vergänglichen Wirte zu einem guten Teil erratisch und daher wenig verlässlich ist. Daher ist eine kontinuierliche Besiedlung dieser ökologischen Nische in der Regel nicht möglich. Die Bildung von Chlamydosporen (Dauersporen) einiger mykophiler Gattungen unterstreicht diese Vermutung.

Poroide Holzpilze sind als Wirte in der Regel dauerhafter und bieten deshalb eine zuverlässigere Ressource. Die meisten Besiedler haben interessanterweise die gleichen Zersetzungseigenschaften, wie ihre Wirte. Bei etwa 75% der Paarungen handelt es sich um Weißfäuleerreger, was auf eine höhere enzymatische Kompetenz hinweist. Parasiten von Holzpilzen gehören überwiegend zu den größeren Tremellales, vermutlich alles necrotrophe Parasiten. *Entoloma subdepluens* hingegen ist wahrscheinlich ein obligat biotropher Parasit (HALBWACHS et al. 2021).

Um die Mechanismen und ko-evolutionären Hintergründe der genannten Assoziationen bzw. Symbiosen weiter aufzuklären, sollten vor allem molekulare Methoden zum Einsatz kommen.

Stellungnahme

Die Autoren versichern, dass keine speziellen Genehmigungen für die Durchführung der Arbeit erforderlich waren. Die Arbeit wurde aus Mitteln des Erstautors finanziert.

Referenzen

- AARNAES J-O, BOYLE M, GULDEN G, THORN G, VOITK A (2013) *Entoloma pseudoparasiticum*. *Omphalina* **IV**(2):3-6.
- BAS C (1965) The genus *Squamanita*. *Persoonia* **3**(3):331-359.
- BLANCO-DIOS JB (2012) *Asterophora salwaterrensis* (Basidiomycota, Agaricales), a new species from Galicia (Spain). *Mycotaxon* **118**(1):83-88.
- BOUCHER DH (1985) *The Biology of Mutualism - Ecology and Evolution*. Oxford University Press, USA.
- BULLER AHR (1924) *Researches on Fungi* volume III. Longmans, Green and Co., London.
- CLÉMENÇON H (1997) *Anatomie der Hymenomyceten - Anatomy of the Hymenomycetes*. F. Flück-Wirth, Teufen.
- COOKE RC, WHIPPS JM (1993) *Ecophysiology of fungi*. Blackwell Scientific Publications.
- DIX NJ, WEBSTER J (1995) *Fungal Ecology*. Chapman and Hall, London, 560 S.
- GMINDER A (2020) *Rhodophana stangliana* und *Squamanita contortipes*, zwei selten berichtete mykoparasitische Basidiomyzeten aus der Gattung *Squamanita* s.l. *Zeitschrift für Mykologie* **86**(1):23-35.
- GRIFFITH GW, GAJDA KP, DETHERIDGE AP, DOUGLAS B, BINGHAM J, TURNER A, BOWMAKER V, EVANS DA, McADOO WG, DENTINGER BT (2019) Strangler unmasked: Parasitism of *Cystoderma amianthinum* by *Squamanita paradoxa* and *S. pearsonii*. *Fungal Ecology* **39**:131-141.
- HALBWACHS H, RYVARDEN L, BÄSSLER C (2021) Larger basidiomycetes growing on poroid lignicolous fungi show rot type-related colonization patterns. *Asian Journal of Mycology* **4**(2):19-28.
- HALLING RE (2009) A revision of *Collybia* s.l. in the northeastern United States and adjacent Canada. <https://www.nybg.org/bsci/res/col/colintro.html> (abgerufen 01.09.2021).
- HELPER W (1991) *Pilze auf Pilzfruchtkörpern: Untersuchungen zur Ökologie, Systematik und Chemie*. IHW-Verlag.
- KALAČ P (2016) *Edible Mushrooms: Chemical Composition and Nutritional Value*. Elsevier Science.
- KIRK PM, CANNON PF, MINTER DW, STALPERS JA (2011) *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*, 10th edition. Cabi Publishing.
- KUNZE A, SIEMBIDA J (2012) Mini-Rötling verputzt stattliche Pfifferlinge. *Der Tintling* **79**(6):7-22.
- KUO M (2014). *Entoloma abortivum*. http://www.mushroomexpert.com/entoloma_abortivum.html (abgerufen 01.09.2021).
- MAURICE S, ARNAULT G, NORDÉN J, BOTNEN SS, MIETTINEN O, KAUSERUD H (2021) Fungal sporocarps house diverse and host-specific communities of fungicolous fungi. *The ISME Journal*.
- POINAR JR GO, BUCKLEY R (2007) Evidence of mycoparasitism and hypermycoparasitism in Early Cretaceous amber. *Mycological research* **111**(4):503-506.
- QUANDT CA, PATTERSON W, SPATAFORA JW (2018) Harnessing the power of phylogenomics to disentangle the directionality and signatures of interkingdom host jumping in the parasitic fungal genus *Tolypocladium*. *Mycologia* **110**(1):104-117.
- SAGARA N (1975) Ammonia fungi: a chemoecological grouping of terrestrial fungi. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University* **24**(4):205.

- SUN J-Z, LIU X-Z, MCKENZIE EH, JEEWON R, LIU J-KJ, ZHANG X-L, ZHAO Q, HYDE KD (2019) Fungicolous fungi: terminology, diversity, distribution, evolution, and species checklist. *Fungal Diversity*:1-94.
- SUNG G-H, HYWEL-JONES NL, SUNG J-M, LUANGSA-ARD JJ, SHRESTHA B, SPATAFORA JW (2007) Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. *Studies in mycology* 57:5-59.
- THEISS M, REXER K (2015) Fungi selecti Bavariae Nr. 28. *Volvariella surrecta* Knapp Singer. *Mycologia Bavarica* 16:46.
- TRAPPE JM (1972) Parasitism of *Helvella lacunosa* by *Clitocybe sclerotoidea*. *Mycologia* 64(6):1337-1340.
- VOITK A, HAYWARD J, HORTON T (2011) False truffles of Newfoundland and Labrador. *Fungi* 4(5):12-15.

Hans Halbwachs

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



Andreas Gminder

seit 2004 freiberuflicher Mykologe. Sein besonderes Interesse gilt neben den Blätterpilzen insbesondere der Gattung *Mollisia*, der Ökologie von Pilzen und ihre Anwendbarkeit im Naturschutz, sowie den Pilzen tropischer Bergregenwälder.





Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: [88_2022](#)

Autor(en)/Author(s): Halbwachs Hans, Gminder Andreas

Artikel/Article: [Großpilze als Wirte von mykophilen Großpilzen 61-68](#)