©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Ber. Bayer. Bot. Ges.	43	127—143	März 1972

Untersuchungen zur Sippenstruktur der Morchellaceen

Von A. **Bresinsky**, W. **Glaser**, München und J. **Stangl**, Augsburg

Herrn Prof. Dr. Karl Mägdefrau zur Vollendung des 65. Lebensjahres gewidmet

In der 30. Auflage des STRASBURGERschen Lehrbuchs für Botanik hat K. MÄGDEFRAU den Grundlagen, die für das Verständnis von Artbildung und -erhaltung im Bereich der Pilze wichtig sind, am Beispiel des von ESSER entwickelten Schemas der Kreuzungsmechanismen die ihnen zukommende Aufmerksamkeit geschenkt. Damit haben Vorstellungen über Evolutionsmechanismen bei Pilzen Eingang in ein Hochschullehrbuch gefunden, und dies mag als Zeichen der steigenden Bedeutung, welche solchen Fragen auch im Zusammenhang mit der Systematik beigemessen wird, gewertet werden.

Im Vergleich zu den Gefäßpflanzen sind diese Fragestellungen trotz der weithin bevorzugten Verwendung von Pilzen zu genetischen Studien recht spät in der mykologischen Systematik bearbeitet worden. Die Ursache liegt nicht nur im stets stärker geförderten Interesse an den Gefäßpflanzen, sondern auch in den Schwierigkeiten der Objekte. So ist die systematische Mykologie noch immer weitgehend damit beschäftigt, der Formenfülle mit den Methoden einer praktische Zwecke verfolgenden Taxonomie Herr zu werden und Gruppierungen abgestufter Ähnlichkeiten zu schaffen, um damit von künstlichen zu natürlichen Systemen fortzuschreiten. Zudem sind die Schwierigkeiten einer experimentell orientierten Biosystematik, insbesonders bei den große Fruchtkörper bildenden Pilzen beträchtlich: abgesehen vom Problem, Individuen oder Populationen als Arbeitseinheiten („operational units") abzugrenzen, werden die Untersuchungen behindert durch unser Unvermögen, Fruchtkörper unter Kulturbedingungen zu erhalten und das Ergebnis von Rekombinationsversuchen zu studieren.

Dies sollte aber den Systematiker keinesfalls entmutigen, Bausteine zur Kenntnis jener biologischen Ursachen und Mechanismen beizutragen, durch welche Sippen entstehen und als taxonomisch abgrenzbare Einheiten erkannt werden können.

Das Problem, welches sich hier der systematischen Mykologie bietet, wird am Beispiel der Morchellaceen dargestellt (Abschnitt 1), durch eigene Untersuchungen einer Teilbearbeitung unterzogen (Abschnitt 2) und schließlich in den erweiterten Rahmen vorliegender Erkenntnisse eingefügt (Abschnitt 3 und 4).

1. Variabilität und Artgrenzen bei Morchella

Innerhalb der Gattung werden u. a. *Morchella elata* und *M. conica* als Arten unterschieden und durch folgende Merkmale getrennt (hauptsächlich nach MOSER 1963).

Morchella elata	Morchella conica
Hut häufig kürzer als der Stiel; Stiel beim Übergang in den Hut gleich breit wie dieser, nicht oder unbedeutend zurücktretend	Hut etwa gleichlang wie der Stiel, am Hutansatz ist der Stiel deutlich abgesetzt und einige mm zurücktretend
Farbe des Hutes mehr olivbraun, des Stieles ockerlich-gelb	Farbe des Hutes graubraun; des Stieles weißlich-ockerlich
Längsrippen deutlich hervortretend, schwarz	Längsrippen dicklich, etwas schwärzend

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Fruchtkörper insgesamt 10—25 cm, Hut 3—8—10 cm, Stiel bis 12 cm, auch 15 cm erreichend	Fruchtkörper insgesamt ca. 6—20 cm hoch, Hut meist 3—7 cm
Sporen 19—26 / 11—16 μ	Sporen 18—24 / 10—14 μ

In Fortführung der Untersuchungen über die Variabilität bestimmungswichtiger Merkmale innerhalb der Gattung *Morchella* (BRESINSKY und STANGL 1961) wurden die Schwierigkeiten der Sippenabgrenzung mit weiteren graphischen Methoden dargestellt. Es wird hier die Frage untersucht, ob zwischen jenen Formen, die im Extrem mit dem Namen *M. elata* einerseits und *M. conica* andererseits belegt werden können, gleitende oder diskontinuierliche Variation herrscht. Nur bei diskontinuierlicher Variation wenigstens eines oder besser einiger Merkmale ist eine saubere Unterscheidung und Definition der Sippen möglich.

In dem Schaudiagramm der Abb. 1 wurde die Variationsbreite der oben aufgeführten bestimmungswichtigen Merkmale von 25 Individuen, die vom „Elata-Typ" bis zum „Conica-Typ" reichen, dargestellt. Es wurden hauptsächlich die Größenverhältnisse der Fruchtkörperteile berücksichtigt (Erläuterung in Abb. 1). Das Beobachtungsmaterial stammt von verschiedenen Fundorten aus der Umgebung von Augsburg; Belege der Aufsammlungen, die im frischen Zustande studiert wurden, befinden sich im Staatsherbarium München (Liste der Belege in GLASER 1971). Zusätzlich wurde die Variation der Größenverhältnisse von vier Individuen eingetragen, die dicht beieinander in einem Garten wuchsen. Es kann

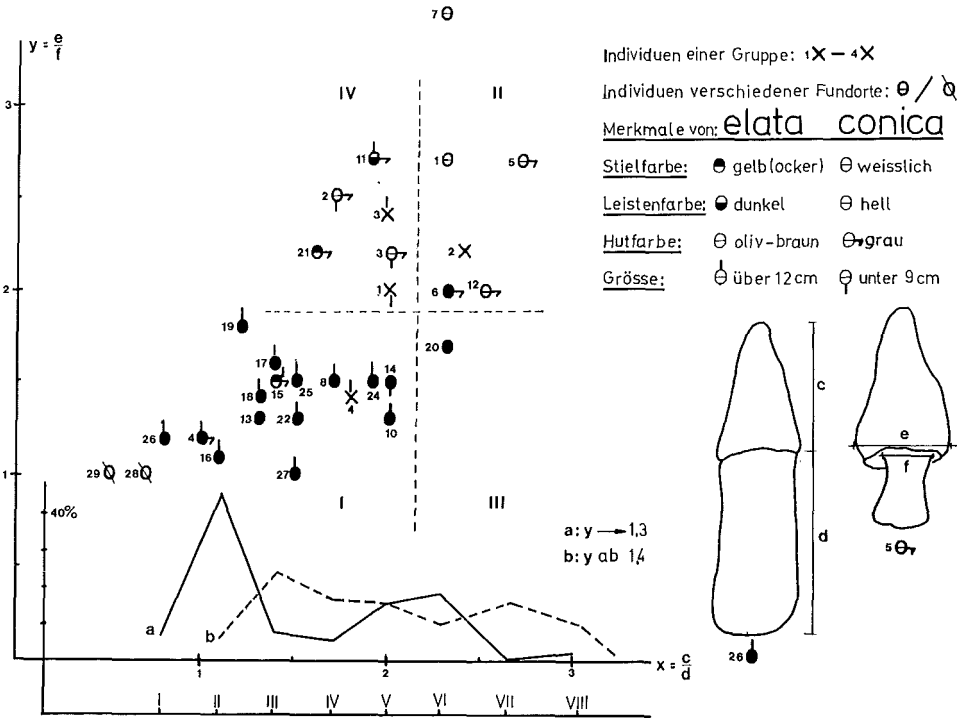

Abb. 1: Streuung der Bestimmungsmerkmale von *Morchella elata* und *M. conica* 29 Individuen), sowie Änderung der Werte y und x während der Individualentwicklung (1× bis 4×). Frequenzdiagramm für verschiedene Klassen der Proportion von Hut- und Stiellänge: I = 0,6—0,9; II = 1,0—1,2; III = 1,3—1,5; IV = 1,6—1,8; V = 1,9—2,1; VI = 2,2 bis 2,4; VII = 2,5—2,8; VIII = 2,9—3,2. Kurve a für Individuen mit gleich breitem, Kurve b für Pilze mit breiterem Hut am Stielansatz.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

angenommen werden, daß es sich hier um verschieden alte Entwicklungsstadien einer Art, im günstigen Falle eines Myzels handelt (1× bis 4×). Um den zufälligen Charakter der willkürlichen Aufsammlung eines auf 25 Individuen begrenzten Materials etwas herauszustellen, wurden die Streudiagramme durch Frequenzdiagramme überlagert, welche aus Meßdaten von insgesamt 244 Individuen gewonnen wurden. Sie zeigen die Häufigkeitsverteilung der Indices Hutlänge/Stiellänge für Individuengruppen mit gleichbreitem Stiel am Hutansatz einerseits und mit schmälerem Stiel andererseits (Grenzwert etwas über 1). Das Streudiagramm wurde weiterhin ergänzt durch einige Punkte, die dem extremen „Elata-Typ" zuzuordnen sind, weil solche Formen bei den 25 Aufsammlungen des Jahres 1970 nicht vertreten waren.

Die im Diagramm verstreuten, einzelne Individuen symbolisierenden Punkte zeichnen folgendes Bild:

a) Gleitende Variation des Index Hutbreite/Stielbreite, wenn sich auch die Individuen in zwei Gruppen unterhalb und oberhalb des Wertes 1,9 anordnen lassen. Nach der obigen Merkmalsaufstellung müßte die Unterscheidungsmarke dem Wert 1 genähert sein. Ausgehend von diesem idealen Wert, verteilen sich bei Berücksichtigung eines größeren Materials (244 Werte) 35 % um den Indexwert 1 (bis ca. 1,3), während 65 % darüber liegen.

b) Nahezu kontinuierliche Variation des Index Hutlänge/Stiellänge, wenn sich die Individuen auch hauptsächlich in zwei Gruppen unterhalb und oberhalb des Wertes 2.1 verteilen. Nach der Merkmalsaufstellung müßte auch hier wieder die Unterscheidungsmarke dem Wert 1 genähert sein. Die Lücke bei 2,1 mag zufälliger, statistisch nicht abzusichernder Natur sein. Bei Untersuchung vieler Pilze liegen etwa 30 % der Individuen unterhalb des Wertes 1,2 (Grenzwert gegen den „Elata-Typ").

Da die genannten Indexlinien (1,9 und 2,1) bei Berücksichtigung eines großen Materials sicher keine Grenzen bilden, mögen sie im folgenden lediglich als Orientierungslinien dienen, die im Diagramm die Felder I bis IV abgrenzen. Nach dem Bestimmungsmerkmal der Größenproportionen befinden sich die dem „Elata-Typ" genäherten Formen im linken unteren Bereich des Feldes I, sie erstrecken sich jedoch — wenn man lediglich die Breitenproportion der Fruchtkörperteile als Unterscheidungsmerkmal beider Typen nimmt — bis in das Feld III hinein. Der „Conica-Typ" ist über die Felder II und III verstreut; er kommt aber auch in Feld I und IV vor. Die Tatsache, daß im Frequenzdiagramm 50 % der Individuen eine Übergangssituation markieren, und dies beim näheren Besehen nicht nur hinsichtlich der Größenproportionen, sondern auch im Hinblick auf die anderen bestimmungswichtigen Merkmale (Größe der Pilze, Farbe verschiedener Fruchtkörperteile), läßt verschiedene Deutungen zu:

1. Es handelt sich bei beiden Typen jeweils um Sippen, die nicht übergangsfrei (Genaustausch und -neukombination durch Heterokaryosis und Hybridisierung ?) voneinander

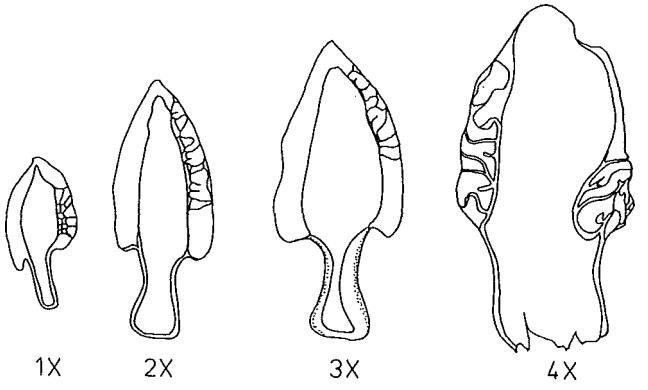

Abb. 2: Längsdurchschnitte der Fruchtkörper 1× bis 4× vom Diagramm der Abb. 1.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

geschieden sind und die demnach nicht als Arten, sondern bestenfalls als Unterarten oder Varietäten einer Art aufgefaßt werden können.

2. Beide Typen sind Entwicklungsstadien einer einzigen Art, deren Individuen je nach Alter, aber auch je nach modifikatorisch wirksamen äußeren Einflüssen sehr verschieden ausschauen können.

3. „Elata-Typ" und „Conica-Typ" sind gut unterscheidbare Sippen (Arten oder zumindest Unterarten), deren Jugendstadien sich sehr ähneln (das Streudiagramm der Abb. 1 würde sich bereits ergeben, wenn das Jugendstadium des einen Typs dem adulten Stadium des anderen ähnelte).

Leider ist es schwierig, sich mit einiger Sicherheit für eine der drei Deutungen zu entscheiden, weil es — abgesehen davon, daß die genannten Möglichkeiten keine absoluten Alternativen sein müssen — nicht möglich ist, den gesamten Entwicklungsablauf vom Auskeimen der Sporen bis zur Fruchtkörperbildung unter kontrollierbaren Kulturbedingungen zu verfolgen. Diese ungünstige, durch die große Variation und Plastizität erschwerte Situation ist für die Definition und Abgrenzung von vielen zweifelhaften Arten innerhalb der Großpilze weitgehend in ähnlicher Weise zutreffend.

Die altersabhängige morphologische Plastizität der Fruchtkörper, die im Schaudiagramm durch Eintragungen von vier Entwicklungsstadien (1× bis 4×; vgl. auch Fig. 2) verdeutlicht ist, spricht für unsere zweite Alternative, ohne die dritte völlig auszuschließen. Die unerwartete Stellung der Diagrammpunkte zueinander kommt durch zeitliche Verschiebung der Wachstumsmaxima von Hut und Stiel zustande. Demnach wird schon durch das Wachstum der Individuen eine weite Streuung der Indexwerte verursacht. Für die zweite Alternative verschiedener Entwicklungsstadien einer Art spricht weiterhin, daß im jahreszeitlichen Ablauf zuerst Individuen des „Conica-Typs" gefunden werden, ehe sie unter günstigen Bedingungen vom „Elata-Typ" abgelöst werden. Am selben Ort sind nacheinander beide Formtypen zu beobachten. Die festgestellten Unterschiede in der Sporengröße könnten hierbei so gedeutet werden, daß bei einer künstlichen Reifung, bzw. bei mikroskopischer Untersuchung junger Stadien die Größenwerte der Sporen niedriger liegen: für den „Conica-Typ" ergeben sich daraus kleinere Sporen als für den „Elata-Typ".

Gegen die dritte Alternative einer morphologischen Überlappung der Jugendstadien zweier getrennter Sippen ist einzuwenden, daß es nahezu unmöglich ist, sporenreife Exemplare des „Conica-Typs" zu finden. Nur bei einer künstlichen Reifung ist es möglich, *Morchella conica*-Sporen zu erhalten. Dies bedeutet — die persönlichen Erfahrungen vielleicht zu stark verallgemeinernd —, daß es keine sporenreifen adulten Fruchtkörper des „Conica-Typs" gibt.

Wollte man sich für unsere erste Alternative eines begrenzten Genaustausches oder wiederholter Hybridisierung aussprechen, dann müßten Kreuzungsreaktionen mit Kernaustausch zu erwarten sein. Die Ergebnisse von später abzuhandelnden 197 Kreuzungsversuchen vorwegnehmend, sei schon hier folgendes vermerkt. Die Untersuchungen erbrachten keinen Anhaltspunkt dafür, daß Artgrenzen durch häufige Hybridisierung verwischt werden. Eher ist gelegentliche Einschleusung einzelner, genotypisch verschiedener Kerne in ein homokaryotisches Myzel (Heterokaryonbildung) als Ursache von Merkmalsvermischungen anzunehmen (siehe Abschnitt 2).

In weit geringerem Maße als beim bis jetzt behandelten Sippenpaar verschwimmen zwischen *M. conica* und *M. esculenta* die Artgrenzen durch Variabilität der Bestimmungsmerkmale, welche in der folgenden Übersicht (teilweise nach Moser 1963) zusammengestellt sind. Zusätzliche Farbmerkmale und kennzeichnende Fruchtkörperformen, welche die Artbestimmung erleichtern, sind hier nicht berücksichtigt.

Morchella conica	Morchella esculenta
Alveolen durch Längsrippen ± deutlich in Reihen angeordnet; mehr als doppelt so lang wie breit	Alveolen unregelmäßig durcheinander; ± so lang wie breit

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

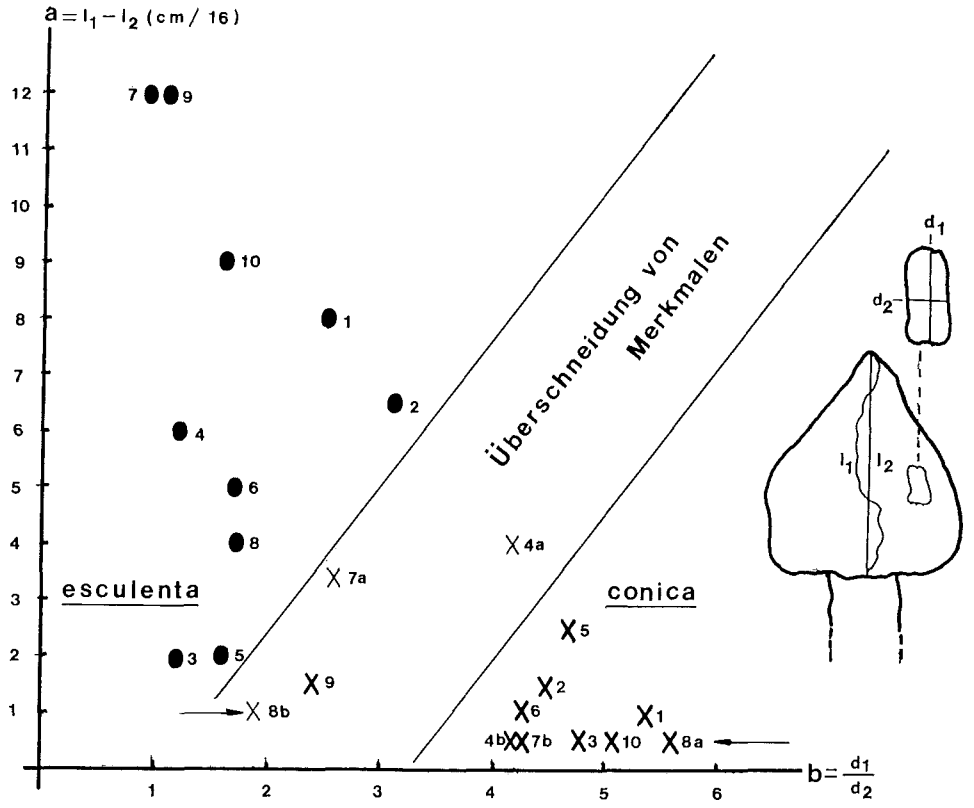

Abb. 3: Streuung der Bestimmungsmerkmale von *Morchella esculenta* und *M. conica*.

Für die graphische Darstellung der Variabilität dieser Merkmale (Abb. 3) wurden 20 Herbarbelege (Aufstellung in GLASER 1971) nach folgenden Gesichtspunkten untersucht: die Ausrichtung der Alveolen wird ausgedrückt durch die Differenz der Strecke entlang der Alveolenrippen und der linearen Entfernung zwischen Spitze und Basis des Hutes; die Form der Alveolen wird durch den Quotienten aus dem Längen- und Breitenwert wiedergegeben. Nur einzelne Individuen fallen in einen Grenzbereich, in dem eine Unterscheidung beider Sippen schwierig wird. Es handelt sich dabei um Modifikanten (7a und 4a), die von den übrigen Exemplaren einer Kollektion abweichen. In einem anderen Falle liegen die Werte der beiden Seiten eines Fruchtkörpers (8a und 8b) weit voneinander entfernt. Hier ist es die modifikatorische Plastizität der Fruchtkörper (7a, 4a, 8b), weniger intermediäre Merkmalsausbildung (Beleg 9 als einziger von 20), welche die Abgrenzung der Sippen erschwert. Das gezeichnete Bild ist typisch für die Schwierigkeiten der Arttrennung bei Höheren Pilzen: selbst bei „guten Arten" gelingt die Unterscheidung nur für eine Mehrzahl von Individuen zweifelsfrei.

2. Kreuzungsversuche mit Einspormyzelien

2.1 Material und Methode: Folgende Sippen dienten für die Kreuzungsversuche als Untersuchungsobjekte.

Morchellaceae:	*Morchella esculenta* Pers. ex St. Amans. — *Morchella conica* Quél. — *Morchella (Mitrophora) semilibera* Lev. — *Verpa (Ptychoverpa) bohemica* Boud. — *Verpa digitaliformis* Pers.
Helvellaceae:	*Gyromitra esculenta* Fr.
Pezizaceae:	*Peziza repanda* Pers.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Es wurden Reinkulturen der genannten Arten als Einspormyzelien angelegt. Hierzu isoliert man gekeimte Einzelsporen (Abb. 4, 2), die vom Sporenauswurf (auf Objektträgern) stammen. Sporenaussaat und Myzelkreuzungen erfolgen auf Objektträgern, die unter sterilen Bedingungen mit Nährboden beschichtet wurden (Zusammensetzung des Nährbodens nach WRIGHT in SINGER 1962).

Auf die Nährbodenschicht eines Objektträgers werden Myzelstückchen der Kreuzungspartner auf den gegenüberliegenden Enden geimpft. Als feuchte Kammer dienen Petrischalen. Die Myzelien wachsen im Brutschrank bei 28° C rasch aufeinander zu und treffen nach 2—3 Tagen zusammen. Zur Kontrolle werden die Kontaktstellen wiederholt unter dem Mikroskop geprüft und günstige Kontaktstellen schon während der ersten Berührungsphasen mit den Kreuztischkoordinaten markiert. Nach dieser, unter übersichtlichen Bedingungen durchgeführten Vorprüfung der Präparate wird noch ca. 3—4 Stunden weiter kultiviert, um deutliche Kreuzungsreaktionen abzuwarten. Ist das richtige Stadium erreicht, so unterbricht man das weitere Vordringen der Hyphen durch Fixierung (Alkohol: Eisessig = 80 : 20). Nach erfolgter Fixierung (1 bis 2 Stunden) kann das Kreuzungspräparat entweder in noch frischem Zustande untersucht werden, oder man stellt durch

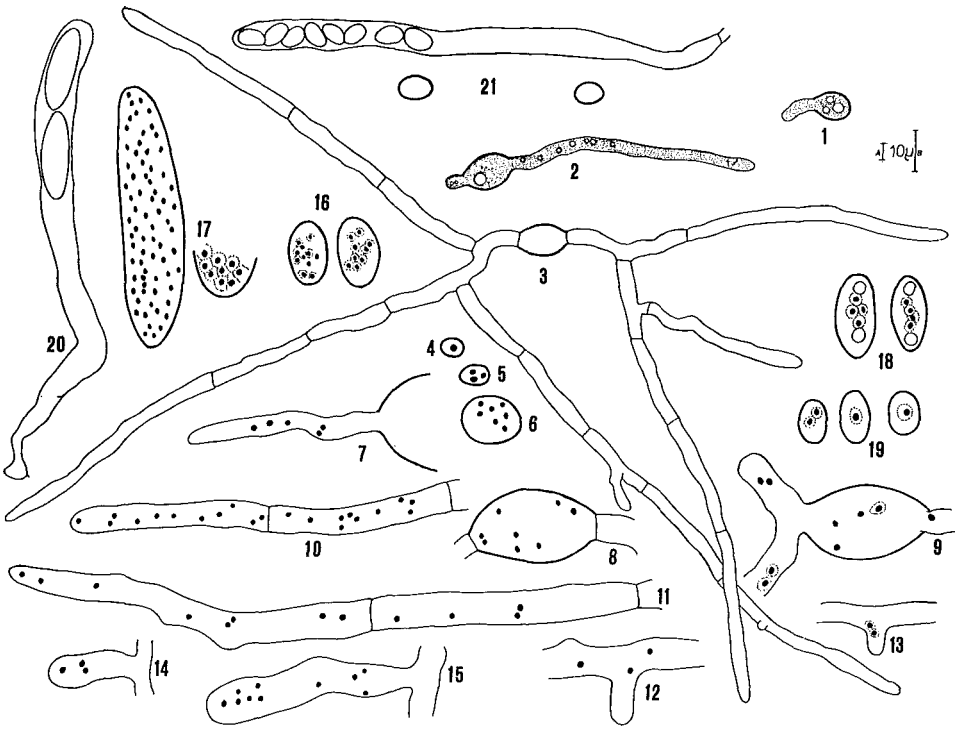

Abb. 4: Fig. 1—15 *Morchella conica:* 1—2 auskeimende Sporen. — 3 ausgekeimte Spore. — 4—6 Vermehrung der Kernzahl in sich entwickelnden Askosporen (in 4 noch deutlich einkernig !). — 7 Kerne in einem ausgekeimten Hyphenschlauch. — 8—9 Kerne in ausgekeimten Askosporen. — 10—11 Kerne in den Endabschnitten eines jungen Myzels. — 12—15 Kerne in den Seitenzweigen des Myzels. —
Fig. 16 *Morchella (Mitrophora) semilibera:* Kerne in den Sporen (vielkernig!). —
Fig. 17 *Verpa (Ptychoverpa) bohemica:* Kerne in den Sporen (über 100 Kerne je Spore!). —
Fig. 18 *Gyromitra esculenta (Helvellaceae):* 4-kernige Sporen. —
Fig. 19 *Peziza repanda (Pezizaceae):* 1- bis 2-kernige Sporen. —
Fig. 20 Askus mit regulär 2 Askosporen von *Verpa bohemica.* —
Fig. 21 Askus mit regulär 8 Askosporen von *Morchella hybrida.*
Maßstab a: Fig. 1—3, 20, 21. — Maßstab b: alle übrigen Figuren.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Eintrocknen ein Dauerpräparat her, das durch Aufquellen und gleichzeitiges Färben mit 1%iger ammoniakalischer Kongorotlösung für die mikroskopische Analyse vorbereitet wird.

Die Suche nach weiteren Koppelungsstellen im Verflechtungsbereich der beiden Myzelien erfolgt mit dem 16er Objekt. Ist eine solche Stelle gefunden, notiert man die Koordinaten und stellt durch Verfolgen nach beiden Seiten fest, ob die verbundenen Hyphen wirklich von den verschiedenen Kreuzungspartnern kommen. Nach der zeichnerischen Analyse (Ölimmersion, Zeichenapparat !) wird die Verbindungsstelle genauer untersucht. Um die Stärke des Zusammenhaltes festzustellen, wird der Versuch einer Trennung des Hyphenverbundes zwischen den beiden Kreuzungspartnern mit einer Präpariernadel unternommen (Objektiv 2,5×). Eine ausführliche Darstellung der Methodik findet sich in GLASER 1971.

2.2 Kernfärbung: Versuche, die Kerne von auf Agarschichten wachsenden Myzelien anzufärben, mißlangen. Hingegen wurden die Kerne in den Sporen (von frischen, in Alkohol/Eisessig fixierten Hüten) und in frisch gekeimten Myzelien (flüssiges Bierwürze-Medium; Fixierung in Bouin-Hollande) mit Hilfe des Karmin-Essigsäureverfahrens (Färbung 8 Stunden bei 60° C) sichtbar gemacht. Hyphenabschnitte und Sporen sind bei den Morchellaceen vielkernig; die Beobachtungen von GREIS und von MAIRE konnten weitgehend bestätigt werden. Allerdings wurden in den Sporen von *Morchella* mehr als 8 Kerne gezählt (Abb. 4). In den „Riesensporen" von *Verpa (Ptychoverpa) bohemica* liegen über 100 Sporenkerne. In diesem Falle ist auch die Zahl der Askosporen im Askus meist auf zwei, seltener auf drei beschränkt; in Sonderfällen liegen 4 Askosporen im Askus. Die hohe Zahl der Sporenkerne kommt durch Mitosen nach der Meiosis zustande, zumindest bei allen Arten mit 8 Sporen im Askus. Die Sporen der *Helvellacee Gyromitra esculenta* enthalten in jeder Spore konstant 4 Kerne. Die Größe der Hyphenkerne wurde zu 1,5 bis 2 μ gemessen; sie können also durch relativ enge Öffnungen der Zellwände ausgetauscht werden.

2.3 Somatische Koppelungen von Myzelien: Nach BULLER 1933 sind folgende Fälle zu unterscheiden:

Hyphenkontakt: Zwei Hyphen berühren sich, ohne fest aneinander zu haften; sie können leicht getrennt werden.

Hyphenadhäsion: Die sich berührenden Hyphen hängen fest aneinander, ohne unter Wandauflösung zu verschmelzen.

Hyphenfusion: Die Hyphen sind fest miteinander verbunden, die Doppelwände an der Kontaktstelle geschwunden, die Protoplasten haben sich vermischt.

Faßt man Hyphenadhäsion und -fusion als Hyphenkoppelung zusammen, dann ergeben sich folgende Möglichkeiten:

Autosomatische Koppelung: zwischen Hyphen innerhalb eines Myzels. Solche, auch Anastomosen genannte Hyphenverbindungen kommen bei Pilzen häufig vor. Zwischen den Kreuzungspartnern einer Art erhalten wir innerartliche, bei Artkreuzungen somatogamer Pilze zwischenartliche und schließlich bei Kombination verschiedener Gattungen intergenerische somatische Koppelungen.

In allen jenen Fällen, wo man Hyphenkoppelungen nicht im Zusammenhang mit der Reproduktion zu sehen glaubt, redet man auch von vegetativen Anastomosen. Da es aber gerade bei den somatogamen Pilzen schwer ist, Koppelungen als vegetativ oder generativ zu definieren, sollte diese Unterscheidung künftig nicht mehr aufrechterhalten werden.

2.4 Autosomatische Koppelung: Jede der in Kultur genommenen Arten bildete autosomatische Koppelungen innerhalb des Einzelmyzels. Auflösung der Hyphenwand und Verschmelzung des Plasmas ist hierbei die Regel (Hyphenfusionen). Gegenüber Einzelimpfungen ist bei Gegenimpfungen von Myzelien eine Förderung der autosomatischen Koppelungen zu beobachten, wobei dann auch in peripheren Bereichen der wachsenden

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Myzelien das Vorkommen von Anastomosen deutlich erhöht ist. Bei der Hyphenkoppelung sind einzelne Schritte zu unterscheiden. In einem Anfangsstadium besteht noch keine Verbindung: die Hyphen lassen sich leicht trennen und an den Berührungsstellen zeigen die Hyphenwände keine Veränderungen. Bei der folgenden Hyphenadhäsion ist schon ein gewisser Zusammenhalt zu bemerken. Nach der Trennung kann man an einer oder an beiden Hyphen Veränderungen an der Oberfläche der Hyphenwände feststellen. Fortgeschrittene Stadien (Grenzfälle der Hyphenfusion) sind durch teilweise Auflösung der Hyphenwände und durch verbindende Plasmastränge charakterisiert. Nach der Trennung sind an den früheren Verbindungsstellen Unterbrechungen der Hyphenwände zu beobachten. Bei einer weit fortgeschrittenen Koppelung (Hyphenfusion) sind die Wände der Hyphen aufgelöst und die Protoplasten verschmolzen. Der Zusammenhalt ist so fest, daß bei einer Trennung der Verbund vielfach nicht an der Koppelungsstelle, sondern durch Reißen einer Hyphe gelöst wird. In einem Präparat sind Hyphenadhäsionen etwa doppelt so häufig wie Hyphenfusionen, was u. a. auch auf die zeitliche Reihenfolge der Stadien hindeuten mag. Die von BULLER 1933 unterschiedenen Fusionstypen traten sowohl bei den autosomatischen, als auch bei den folgenden Koppelungen durchwegs auf: terminales Hyphenende mit terminalem Hyphenende; terminales Hyphenende mit lateralem Hyphenast; lateraler Hyphenast mit lateralem Hyphenast. Den Koppelungen gehen vielfach Änderungen der Wachstumsrichtung von Hyphen sowie die Ausbildung von Hyphenästen oder Auswüchsen voraus. Die Ablenkung der Hyphenspitzen aus ihrer Wachstumsrichtung

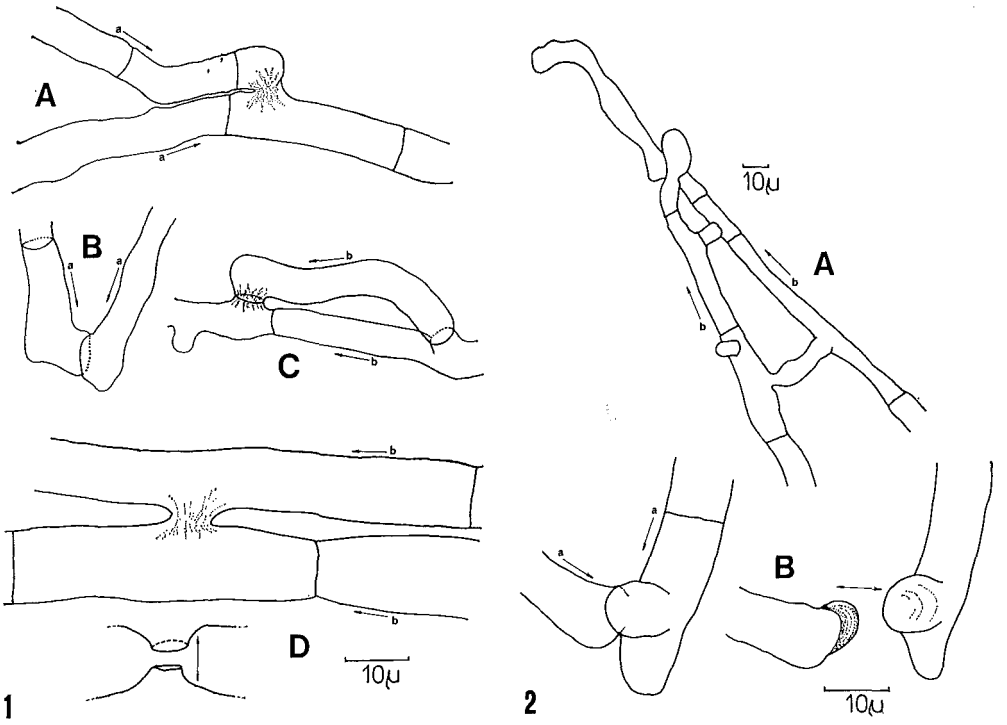

Abb. 5: Fig. 1—2 Autosomatische Hyphenkoppelungen: 1A autosomatische Koppelung von *Morchella (Mitrophora) semilibera* mit Ausbildung einer Plasmabrücke. — 1 B *Morchella (Mitrophora) hybrida;* autosomatische Hyphenfusion. Die linke Hyphe wird zygotropisch abgelenkt. — 1 C *Verpa digitaliformis;* autosomatische Hyphenfusion. — 1 D *Morchella esculenta;* Brückenbildung zwischen zwei benachbarten Hyphen eines Myzels. — 2 A Autosomatische Koppelung zweier schräg zueinander verlaufender Hyphen von *Gyromitra esculenta.* — 2 B *Morchella esculenta;* autosomatische Koppelung im Stadium der Hyphenadhäsion.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

wird als zygotropische, die von Nachbarhyphen beeinflußte Ausbildung eines Astes aus der Seite eines rückwärtigen, septierten Hyphenteils als telemorphotische Reaktion bezeichnet (BURGEFF 1924; KÖHLER).

Die an diese Beobachtungen zu knüpfende Frage ist, inwieweit sich auch bei innerartlichen und zwischenartlichen Myzelkoppelungen ähnliche Fusionsbilder erkennen lassen. Für die Bewertung dieser Koppelungen gelten die für die autosomatischen Verbindungen ausgewählten Kriterien.

2.5 Innerartliche somatische Koppelung:

Hyphenadhäsion: Einbuchtungen und anhaftende Teilchen an den Verbindungsstellen nach der Trennung von Koppelungen deuten auf eine beginnende festere Verschmelzung hin. Damit wird das Anfangsstadium einer Hyphenfusion erreicht (Abb. 5, Fig. 3 B). Ob darüber hinaus eine vollständige Fusion erfolgt, konnte nicht mit Sicherheit ausgemacht werden: es blieb unklar, ob die Wände an der Kontaktstelle gänzlich schwinden und ob es zur Bildung von Plasmabrücken wie bei der autosomatischen Koppelung kommt. Dies könnte eine generelle Unverträglichkeit der Kreuzungspartner bedeuten, weil für die Askomyzeten in solchen Fällen das Ausbleiben der Plasmogamie charakteristisch ist. Bei den Morchellaceen führen die innerartlichen Myzelkreuzungen im Gegensatz zu den autosomatischen Koppelungen nicht zu vollständigen Hyphenfusionen. Nur bei der zu den Helvellaceen gehörenden *Gyromitra esculenta* konnte vollständige Fusion bei innerartlicher Kreuzung von Hyphen (Abb. 5, Fig. 3 A) beobachtet werden.

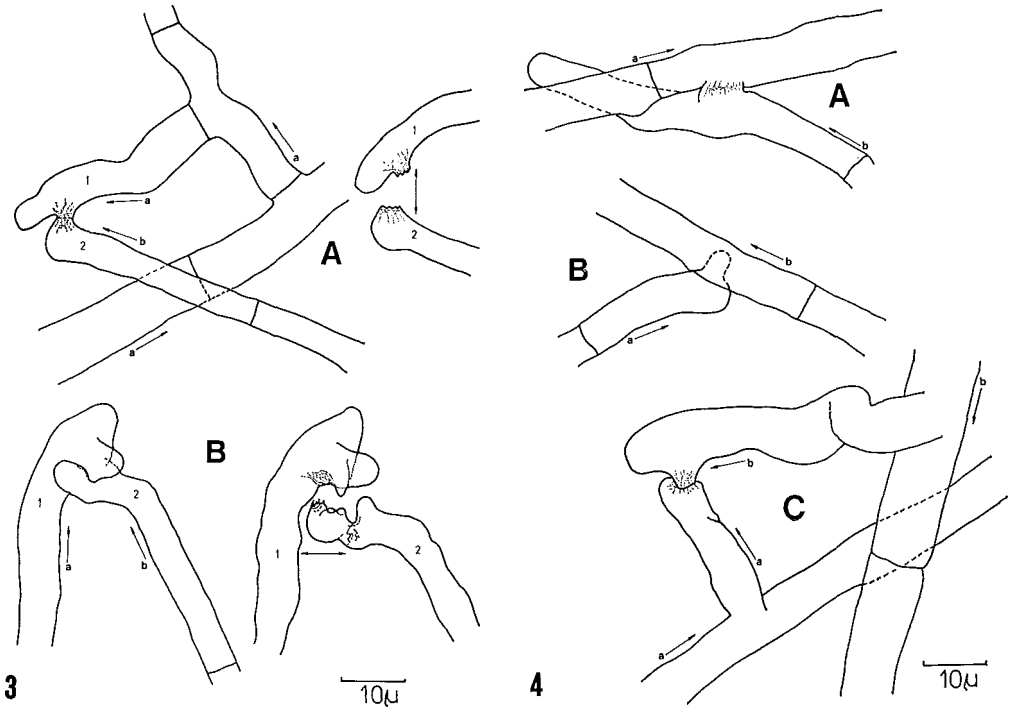

Abb. 5: Fig. 3—4 Innerartliche Hyphenkoppelungen: 3 A *Gyromitra esculenta (Helvellaceae);* Hyphenfusion und Plasmogamie zweier Myzelien (a×b); daneben die gleichen Hyphen nach der Trennung. — 3 B *Morchella elata;* Anfangsstadium einer infraspezifischen Hyphenfusion; zygotropische Krümmung von Hyphe 2. — 4 A *Morchella elata;* infraspezifische Hyphenfusion in einem fortgeschrittenem Stadium. — 4 B *Morchella elata;* Hyphe a dringt mit einem Haustorium in die Hyphe b ein. — 4 C *Morchella (Mitrophora) hybrida*; beginnende Hyphenfusion.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Für die Deutung innerartlicher Kreuzungsreaktionen wurde auch die Frage untersucht, ob die Einspormyzelien eines Fruchtkörpers verschiedenen Kreuzungsgruppen zuzuordnen sind. Eine Untersuchungsreihe von allen Kreuzungsmöglichkeiten zwischen 10 verschiedenen Einspormyzelien, die von einigen verschiedenen Sporenabwürfen von *M. elata* gewonnen wurden, führte stets zu unvollständigen Hyphenfusionen. Sofern solche unvollständigen Kreuzungsreaktionen überhaupt einen Schluß zulassen, sprechen sie nicht für die Existenz innerartlicher Kreuzungsgruppen.

Von den Kreuzungsexperimenten zu urteilen, spielt bei den Morchellaceen (im Unterschied zu *Gyromitra esculenta*, Helvelaceen) somatogame Kombination von verschiedenen Myzelien einer Art keine große Rolle. Der hohe Anteil vollständiger autosomatischer Koppelungen steht in einem auffallenden Gegensatz dazu. Wenn es auch schwer abschätzbar bleibt, inwieweit Vorgänge der Myzelkulturen mit denen im Fruchtkörper übereinstimmen, so erlauben unsere Beobachtungen doch, die von GREIS gezeichneten Bilder der Sexualvorgänge bei *Morchella* anders zu deuten. Das Überwiegen autosomatischer Koppelungen gegenüber durchwegs seltenen und unvollständigen Verbindungen verschiedener Myzelien einer Art läßt uns an vorherrschende autogame Kernpaarung denken. Die der Kernpaarung vorausgehenden Hyphenverbindungen sind demnach nicht Kombinationen verschiedener Myzelien, sondern autosomatische Koppelungen von Hyphenästen eines Myzels. Das von GÄUMANN 1964 in Anlehnung an die Ergebnisse von GREIS gezeichnete Schema des Lebenskreises einer Morchel (Abb. 6 A) geht von der nicht bewiesenen und

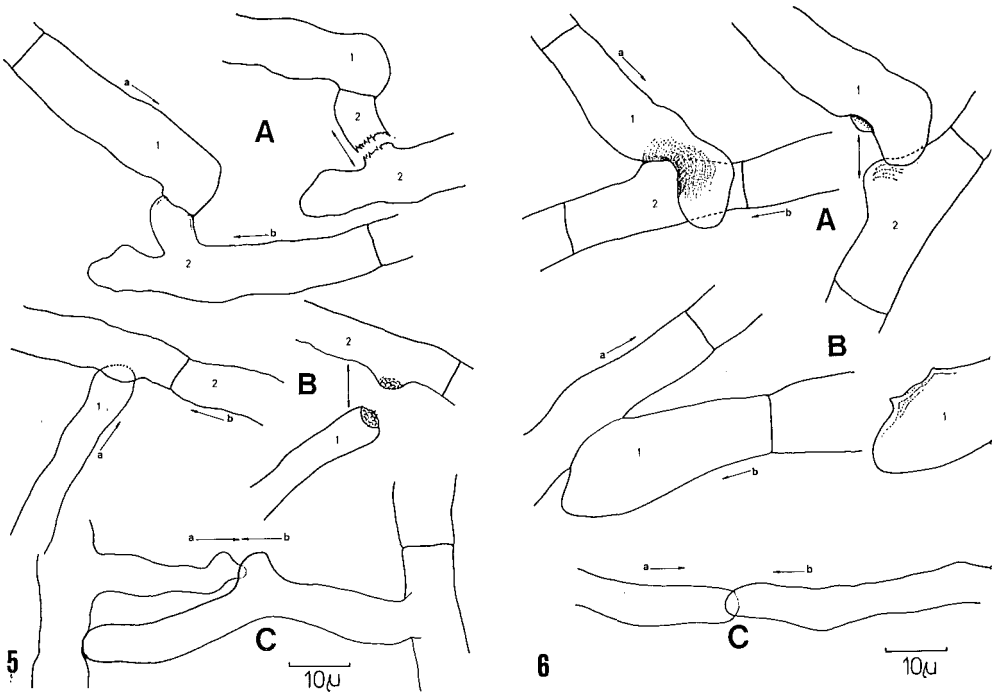

Abb. 5: Fig. 5—6 Zwischenartliche Hyphenkoppelungen: 5 A *Morchella esculenta* (a) × *Morchella conica* (b); feste Verbindung der Hyphen. Beim Trennungsversuch löste sich die Verbindung nicht an der Koppelungsstelle, sondern durch Reißen der Hyphe 2. — 5 B *Morchella elata* (a) × *Morchella esculenta* (b); Grenzfall zwischen Hyphenadhäsion und -fusion; schwache telemorphotische Reaktion der Hyphe 2. — 5 C *Morchella conica* (a) × *Morchella esculenta* (b); Stadium einer festeren Hyphenadhäsion. — 6 A *Morchella esculenta* (a) × *Morchella conica* (b); die Koppelung ist eine Hyphenadhäsion. — 6 B *Morchella conica* (a) × *Morchella (Mitrophora) hybrida* (b); beginnende Hyphenfusion. — 6 C *Verpa digitaliformis* (a) × *Verpa (Ptychoverpa) bohemica* (b); Hyphenadhäsion der terminalen Enden.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

wohl unzutreffenden Voraussetzung aus, daß für die Askusbildung die Verflechtung verschiedener Einspormyzelien im Fruchtkörper und ihre Kombination zu dikaryotischen Hyphen Voraussetzung seien. Nur für *M. elata* hatte ja schon GREIS Autogamie ohne vorausgehende Hyphenfusion angenommen. Der Unterschied zu *M. conica* mit auf Hyphenfusionen folgenden Kernpaarungen ist nach unserer Ansicht nur graduell zu werten, einmal im Hinblick auf die autosomatische Koppelung von Hyphenästen und zum anderen wegen der Schwierigkeiten, *M. elata* von *M. conica* taxonomisch abzutrennen.

2.6 Zwischenartliche somatische Koppelung: Bei Anwendung eines ziemlich eng gefaßten Gattungsbegriffes waren nur folgende Kombinationen möglich:

Morchella conica × *elata* — *Morchella conica* × *esculenta* — *Morchella elata* × *esculenta.*

Faßt man den Gattungsbegriff weiter, so können Kreuzungen mit *Morchella (Mitrophora) hybrida* an dieser Stelle in die Betrachtungen eingeschlossen werden:

Morchella (Mitrophora) hybrida × *conica* (bzw. × *elata;* × *esculenta*).

Bei weiterer Auslegung des Gattungsbegriffes von *Verpa* ist auch die Kreuzung *Verpa (Ptychoverpa) bohemica* × *Verpa digitaliformis* interspezifischer Natur.

Hyphenkontakt und Hyphenadhäsion werden bei allen Kreuzungsmöglichkeiten erreicht. Unterschiedliche Koppelungsintensitäten ließen keine Bewertungen im Hinblick auf verschieden weit gefaßte Gattungsbegriffe zu. Die Bildung von lateralen Hyphenästen deutet bei allen Kreuzungen auf telemorphotische Reaktionen hin.

Hyphenfusion: Mit Ausnahme einer — allerdings sehr festen — Kreuzungsverbindung zwischen *M. esculenta* und *M. conica* (Abb. 5, Fig. 5 A) wurde in keinem Falle das Stadium einer vollendeten Hyphenfusion mit Sicherheit erreicht. Einige Verbindungen sind als Grenzfälle einer Hyphenfusion anzusprechen. Breitere Plasmaverbindungen waren nie nachweisbar. Die Zahl der zwischenartlichen Koppelungen nimmt gegenüber den innerartlichen deutlich ab; sie vermindert sich auf etwa die Hälfte. Von dieser Beobachtung sowie von undeutlichen graduellen Unterschieden abgesehen, konnten zwischen inner- und zwischenartlichen Kreuzungen der untersuchten Sippen keine abweichenden Merkmale entdeckt werden.

Im Zusammenhang mit den eingangs diskutierten Schwierigkeiten bei der Definition von Arten der Gattung *Morchella* sei hier nochmals das besondere Augenmerk auf die Kombination
Morchella elata × M. conica gerichtet: Neben Hyphenkontakt und -adhäsion treten unvollständige Fusionen (Abb. 5, Fig. 5 B) auf. Die Kreuzungsreaktionen weichen weder von den innerartlichen, noch von den zwischenartlichen ab. Die Frage, ob Kernaustausch erfolgt, kann wegen der mißglückten Kernfärbung nur wenig genau beantwortet werden: Der Übertritt von Kernen ist wegen ihrer Kleinheit nicht auszuschließen; wenn überhaupt, dann kommt es selten dazu.

2.7 Intergenerische somatische Koppelung: Intergenerische Kreuzungen wurden mit den Gattungen *Morchella* s. l. und *Verpa* s. l. *(Morchellaceae)* durchgeführt. Zudem wurde jeweils eine Gattung der Helvellaceen *(Gyromitra)* und der Pezizaceen *(Peziza)* in die Kombinationen mit einbezogen.

Hyphenkontakt: erfolgt nicht nur durch Anlegen einer Hyphe an eine Partnerhyphe (teils unter Abplattung der Hyphenspitze), sondern auch durch charakteristische haptotropische Bewegungen, die zu Umrankungen einer Hyphe durch den Kreuzungspartner führt (Abb. 5, Fig. 8 C).

Hyphenadhäsion: wurde in allen Kreuzungskombinationen erreicht. Sie tritt bei den intergenerischen Koppelungen im Vergleich zu den interspezifischen jedoch seltener auf; auch ist ihre Intensität schwächer. Die Verbindungsstellen der Koppelung weisen nur wenige und seichte Eindellungen oder Längsfurchen auf. Gegenseitige Beeinflussung der Kreuzungspartner drückte sich in allen Fällen durch Bildung kurzer lateraler Hyphenäste aus (Telemorphose). Hinsichtlich des Grades der Hyphenadhäsion besteht zwischen den

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

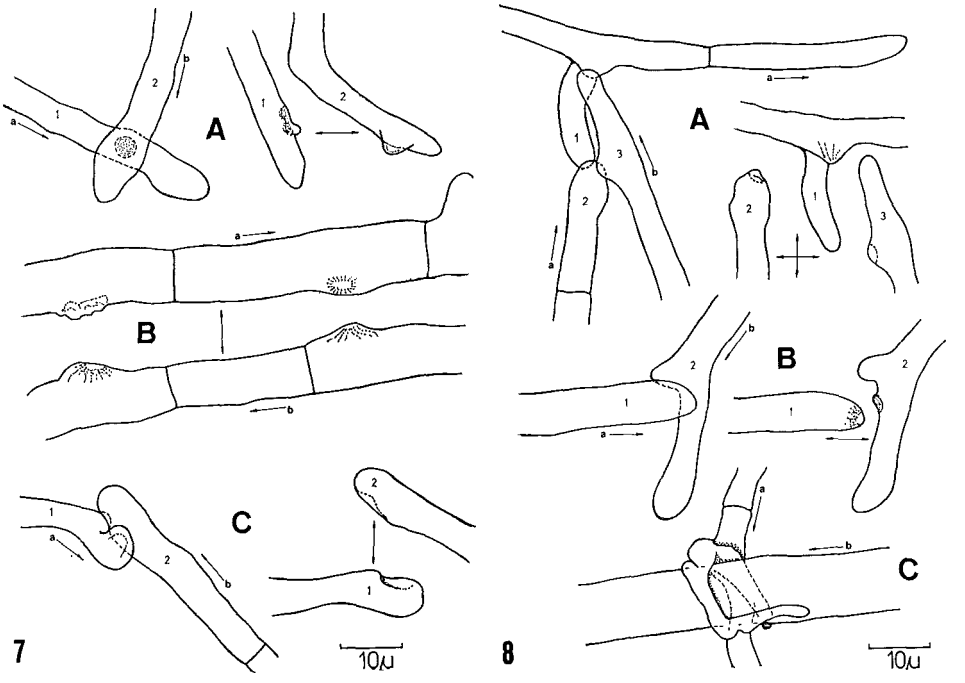

Abb. 5: Fig. 7—8 Intergenerische Hyphenkoppelungen: 7 A *Morchella esculenta* (a) × *Verpa (Ptychoverpa) bohemica* (b); Adhäsionskoppelung. — 7 B *Morchella esculenta* (a) × *Verpa digitaliformis* (b); Adhäsionsstellen zweier parallel verlaufender Hyphen nach Trennung. — 7 C *Morchella elata* (a) × *Gyromitra esculenta* (b); Hyphenadhäsion von Vertretern zweier Familien. — 8 A *Morchella conica* (a) × *Gyromitra esculenta* (b); Adhäsionskoppelung zwischen den Hyphen 1 und 3 sowie 2 und 3. Autosomatischer Hyphenkontakt zwischen Hyphe 1 und 2. — 8 B *Verpa digitaliformis* (a) × *Gyromitra esculenta* (b); telemorphotische Höckerbildung und Hyphenadhäsion. — 8 C *Verpa digitaliformis* (a) × *Morchella (Mitrophora) semilibera* (b); Äste des Myzels a umwachsen die Hyphe b haptotropisch.

Gattungskreuzungen einer Familie und verschiedener Familien kein greifbarer Unterschied.

Hyphenfusion: Bei keiner Kreuzung wurde eine beginnende Fusion erreicht. An den getrennten Verbindungsstellen fehlten Anhängsel und die Hyphenwand schien in keinem Falle unterbrochen oder aufgelöst zu sein. Damit unterscheiden sich die intergenerischen Kombinationen von allen übrigen.

2.8 Zusammenfassung und Diskussion der Versuche: Es wurden die Kreuzungen von Einspormyzelien im Hinblick auf zu erwartende unvollständige und vollständige Kreuzungsreaktionen untersucht. Als unvollständige Kreuzungsreaktionen sind Hyphenadhäsion verbunden mit zygotropischen und telemorphotischen Erscheinungen und Grenzfälle der Hyphenfusion zu werten. Eine vollständige Kreuzungsreaktion ist die auf Plasmogamie folgende Bildung eines Paarkernstadiums oder die dauernde Aufnahme eines Fremdkernes in die Kernpopulation eines Myzels (Heterokaryosis). Heterokaryosis kann zwar den Phänotyp des Myzels (und des daraus entstehenden Fruchtkörpers) verändern, doch muß ihr nicht zwangsläufig die Paarung genotypisch verschiedener Kerne und meiotische Rekombination folgen. In keinem Falle, auch nicht bei den innerartlichen Kombinationen, konnten eindeutig vollständige Kreuzungsreaktionen entdeckt werden. Das lag u. a. auch an methodischen Schwierigkeiten, die eine Färbung und Beobachtung der Kerne des Myzels

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

in situ nicht zuließen. Am ehesten kann noch in dem einzigen Fall einer sehr festen Koppelung zwischen Hyphen von *Morchella esculenta* und *M. conica* der Beginn einer vollständigen Kreuzung gesehen werden. Es nimmt teils die Häufigkeit, teils die Intensität der Verbindung von den innerartlichen über die zwischenartlichen zu den intergenerischen Kreuzungen ab.

Die Beobachtungen lassen sich am besten durch eine Auswahl von Abbildungen zusammenfassen, welche für die einzelnen Kombinationen als besonders typisch anzusehen sind: autosomatische Koppelung (Abb. 5, Fig. 1 A); innerartliche Koppelung (Abb. 5, Fig. 3 A), zwischenartliche Koppelung (Abb. 5, Fig. 6 A) und intergenerische Koppelung (Abb. 5, Fig. 7 A). Überraschend war die Feststellung, daß Kreuzungen von Gattungen systematisch nahestehender Familien — wenn auch in seltenen Fällen— zu unvollständigen Kreuzungsreaktionen führten (Hyphenadhäsion).

3. Kreuzungssperren und Möglichkeiten des Genaustausches bei Morchella

Aussagen über die Kontrolle des Genaustausches setzen genaue Kenntnisse über Lebenszyklus und Rekombinationsmechanismen voraus, die bei unseren Objekten noch fehlen. Unsere Kreuzungsexperimente stellen die auf GREIS basierenden Vorstellungen GÄUMANNS 1964 (Abb. 426 seines Lehrbuches) in Frage. Ginge man aber von der Richtigkeit dieses Schemas aus, dann könnten die in Abb. 6 A dargestellten potentiellen Kreuzungssperren verhindern, daß fremdes Erbgut in eine Fruchtkörperanlage eingebracht wird oder ihre Bildung beeinflußt.

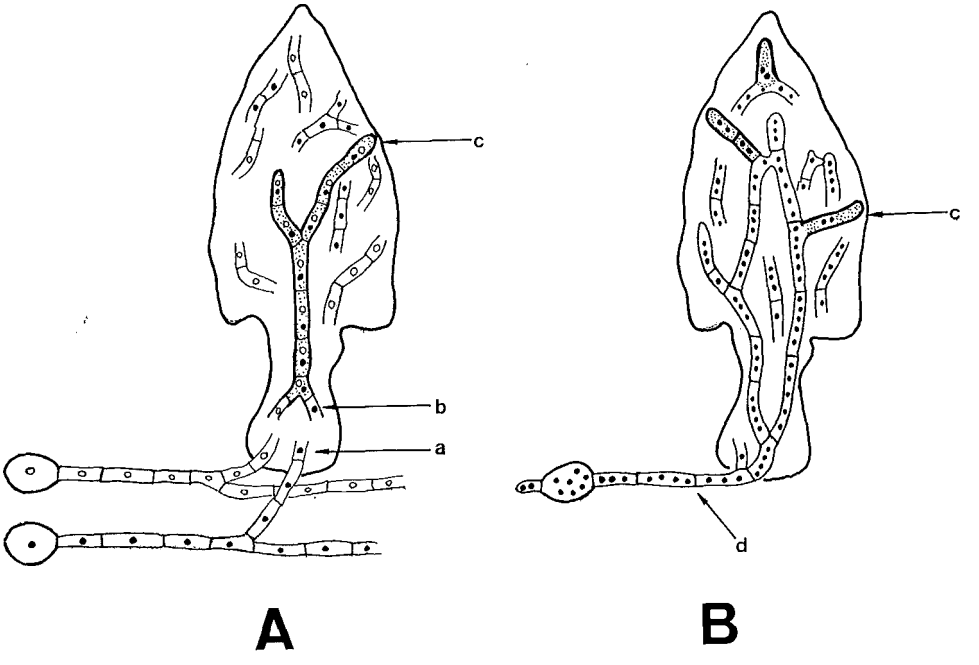

Abb. 6: Entwicklung des Fruchtkörpers und Bildung eines Dikaryons bei *Morchella*
A: nach der Vorstellung GÄUMANNS (1964)
B: nach dem Modus autogamer Kernpaarungen.
Dikaryotische Hyphen sind durch stärkere Umrandung und Punktierung gekennzeichnet.
Mögliche Kreuzungssperren:
a) Nebeneinander von Hyphen; b) Plasmogamie und Kernpaarung; c) Karyogamie; d) Heterokaryosis nach Hyphenfusion wird verhindert.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Es wurde schon im vorigen Abschnitt dargelegt, daß weder Anhaltspunkte für bipolare Sexualität noch für wiederholt auftretende innerartliche Myzelkoppelungen gefunden wurden. Unsere Beobachtungen sprechen vielmehr für das in Abb. 6B wiedergegebene Entwicklungsschema, in dem Genaustausch zwischen verschiedenen Myzelien weitgehend eingeschränkt, autogame Kernpaarung die Regel ist. Allerdings würde eine nicht völlig auszuschließende gelegentliche Übertragung von Kernen (d) Heterokaryosis, teils auch anschließende Paarung genotypisch verschiedener Kerne und meiotische Rekombination erlauben.

4. Die Bedeutung von Fortpflanzungsverhalten und Kreuzbarkeit für die Art bei Pilzen

Die Kenntnis des Fortpflanzungssystems ist eine wichtige Voraussetzung für Einblicke in die Sippenstruktur. Es muß daher ein Anliegen des Systematikers sein, die Fortpflanzungssysteme der von ihm untersuchten Gruppen kennenzulernen.

Für die Erhaltung einer Art unter beständigen oder variablen Umweltsbedingungen bzw. für die Möglichkeiten einer evolutionären Fortentwicklung ist es von entscheidender Bedeutung, ob das Fortpflanzungssystem weitgehend freie oder eingeschränkte Kreuzbarkeit der Individuen bedingt. Ausgehend von den Individuen einer Fortpflanzungsgemeinschaft, einer Population oder eines Stammes gelten folgende Gesetzmäßigkeiten: Mischzucht („outbreeding") fördert durch Genaustausch die Übertragung und Neukombination von Merkmalen; die Variabilität und damit die Fähigkeit, sich ändernden Umweltsbedingungen anpassen zu können, wird erhöht; durch Selektion kommt es allerdings auch zu einem ständigen Verlust von Individuen. Verschiedene Grade von Inzucht („inbreeding") sind unterschiedlich vollkommene Mechanismen, welche die Merkmalsausstattung von an ihre Umwelt angepaßten Individuen erhalten; partielle oder totale genetische Isolation bedingt bei stabilen Umweltsverhältnissen eine relativ geringe selektive Verlustrate. In Verbindung mit gelegentlicher Umkombinierung oder mutativer Veränderung von Merkmalen können neue Sippen oder Formenschwärme entstehen und durch die selten durchbrochene genetische Isolation erhalten bleiben. Ist starke Variationsfähigkeit mit vorwiegender Inzucht verbunden, dann bereitet die taxonomische Fassung der Sippen erhebliche Schwierigkeiten.

Mischzucht und Inzucht werden bei Pilzen vielfach durch genetisch fixierte Mechanismen gesteuert (zusammenfassende Darstellung in Esser und Kuenen 1965; Esser 1967).

Diözie und homogenische Inkompatibilität monözischer Pilze fördern die genetische Neukombination und damit die Mischzucht. Im Gegensatz zu kreuzungskompatiblen Arten wird bei selbstkompatiblen Pilzen, bei pseudokompatiblen Monözisten sowie bei parthenogenetischer Selbstung, bei Apomixis und bei autogamer Kernpaarung (in somatischen Hyphen) Mischzucht durch Inzucht ersetzt und die Austauschbarkeit von Erbanlagen weitgehend oder völlig eingeschränkt. Mischzucht und Inzucht schließen sich bei den einzelnen Sippen nicht immer völlig aus; für die Beurteilung der evolutionären Möglichkeiten ist ihre Relation zueinander in statistischer Betrachtungsweise wichtig. Eine genetisch fixierte Verteilung von Kreuzung und Selbstung innerhalb einer Art ist als heterogenische Inkompatibilität bekannt geworden (Esser 1967). Hierbei lassen sich die Individuen eines Stammes beliebig kreuzen, nicht so dagegen die Individuen von morphologisch identischen Stämmen verschiedener geographischer Herkunft. Diese teilweise oder absolut verwirklichte Sexualsperre zwischen geographischen Rassen einer Art fördert die genetische Isolierung von Stämmen, ohne die Rekombination von Merkmalen gänzlich auszuschließen. Die Verbreitung variierender Merkmale ist damit auf der Ebene eines Stammes uneingeschränkt, auf Individuen verschiedener Stämme begrenzt möglich.

Eine besondere Beurteilung erfordern die Nebenfruchtformen von Pilzen. Die Hauptfruchtform ermöglicht Neukombination und Übertragung von Merkmalen (insbesonders bei homogenischer Inkompatibilität); die Nebenfruchtform bedingt eine Vermehrung der unter besonderen Umweltsverhältnissen bewährten Merkmalskombination. Neuere Untersuchungen über Rekombinationsmodi imperfekter Pilze haben allerdings gezeigt, daß es

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

auch hier durch parasexuelle Phänomene nach Heterokaryosis zu Neukombinationen von Genen kommen kann (zusammenfassende Darstellung in BURNETT 1968; Einführung auch in MÜLLER und LÖFFLER 1971).

Die bisherigen Ausführungen beschäftigen sich mit der Einschränkung oder Förderung des Genflusses zwischen den Individuen einer Art. Für die Erhaltung bzw. Entstehung von Arten ist aber auch der Grad ihrer Interfertilität oder Intersterilität wichtig. Bei Kreuzungsversuchen mit verschiedenen Sippen ist zum Nachweis von Kreuzungssterilität die Kombination geeigneter Kreuzungsgruppen Voraussetzung. Bei den diözischen Mucoraceen z. B. ergaben Bastardierungsversuche artverschiedener Myzelien, daß die beiden Kreuzungstypen einer Art jeweils nur mit einem der beiden Kreuzungstypen einer anderen diözischen Art Kreuzungsreaktionen erkennen ließen. Meldungen über Arthybriden bei Pilzen sind noch immer recht selten und vielfach sehr umstritten. Abgesehen von experimentellen Schwierigkeiten entzündet sich der Streit an der taxonomischen Bewertung der zur Kreuzung verwendeten Sippen als Arten oder als infraspezifische Einheiten. Die Ergebnisse von Bastardierungsversuchen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Zygomycetales: Nach den umfangreichen Kreuzungsexperimenten von BLAKESLEE (1904) und BURGEFF (1924) führen Kombinationen von verschiedenen Arten und Gattungen zu unvollständigen Kreuzungsreaktionen. Bei Artkreuzungen kommt es nur ausnahmsweise zur Bildung von Zygoten (SAITO und NAGANISKI 1915; BURGEFF 1925). Im Regelfall führen die illegitimen Kreuzungen nur bis zur Ausbildung von Zygophoren und von fingerartig an den Kreuzungspartner angelegten Emergenzen, welche diesen vielfach auch umfassen. Eine Fusion der Gametangien oder ihrer Äquivalente durch Wandauflösung wurde bei gattungshybrider Kopulation nie, bei arthybrider Kreuzung selten beobachtet. In den wenigen Fällen einer Zygotenbildung ist die Keimung von hybriden Zygosporen zu Keimsporangien die Ausnahme. Die Sporen von solchen selten erhaltenen Keimsporangien waren nicht keimfähig. Die der Kopulation vorausgehenden Prozesse werden von KNIEP 1928 als sexuelle Aktivität bezeichnet. Diese ist auch bei Kreuzung von verwandtschaftlich entfernt stehenden Gattungen einer Familie zu beobachten, woraus geschlossen werden kann, daß die dafür maßgeblichen Faktoren (Stoffe) für größere Verwandtschaftskreise (etwa innerhalb einer Familie) übereinstimmen.

Blastocladiales: EMERSON und WILSON (1954) haben in der Gattung *Allomyces* interspezifische Hybriden erhalten. Durch Kreuzungsversuche konnte die hybridogene Entstehung von *Allomyces javanicus* nachgewiesen werden.

Saccharomycetales: Es herrscht eine große Mannigfaltigkeit von oft sehr ähnlichen Formen, zwischen denen Intersterilitätsbarrieren vielfach fehlen. Selbst Gattungshybriden wurden experimentell hergestellt. Die Isolation von Sippen wird weniger durch genetische als vielmehr durch ökologische Faktoren unterschiedlicher Mikrohabitate gesichert (WINGE 1941; WICKERHAM und BURTON 1956; BURNETT 1968).

Sphaeriales: DODGE (1928) und FINCHAM (1951) gelang es, verschiedene Arten der Gattung *Neurospora* zu kreuzen und die Eigenschaften der Kreuzungsperithezien in Bezug auf die Perithezien der nachfolgenden Generationen zu vergleichen.

Helotiales: REINHARDT (1892) beobachtete, daß bei innerartlichen Kreuzungen von *Sclerotinia* Hyphenfusionen gebildet werden, während sie bei zwischenartlichen Kombinationen ausbleiben. Bei Konfrontation verschiedener Arten wird das normale Wachstum durch Welchselwirkungen beeinflußt; die Myzelfront des anderen Partners durchdringende Hyphen können abgetötet werden. KÖHLER (1930) kreuzte *Sclerotinia* mit *Neurospora (Sphaeriales)*, *Fusarium* und *Botrytis* (Fungi imperfecti): „Artverschiedene Myzelien ergeben vegetative Fusionen; die Reaktionen sind im Prinzip die gleichen wie sie auch am artgleichen Myzel beobachtet werden, nämlich zygotropische und telemorphotische. Soweit bei artverschiedenen Myzelien Reaktionen zu beobachten sind, verlaufen sie nicht so intensiv wie bei artgleichen".

Hymenomycetes: Nach LANGE (1952) gibt es keine Meldungen über interspezifische Hybriden. Ja, die Nichtkreuzbarkeit verschiedener Sippen wird geradezu als Kriterium der Artunterscheidung und -bewertung angesehen (NOBLES 1948; AHMAD und MILES 1970). CABRAL (1951) zeigte z. B., daß Hyphenverbindungen zwischen verschiede-

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

nen Arten von Polyporaceen s. l. unterbleiben. Umgekehrt können Hyphenverbindungen zwischen zwei Kreuzungspartnern als gutes Kriterium für Konspezfität gewertet werden.

Diese Ansicht wird durch Hinweise auf gelungene zwischenartliche Hybridisierungen, die freilich nicht unangefochten bleiben, immer wieder angegriffen. Am ehesten dürften Kreuzungen zwischen *Sistotrema*-Arten als interspezifische Hybriden anzuerkennen sein (LEMKE 1971).

Ustilaginales: Es wurden interspezifische Hybriden hergestellt, die sich teilweise sogar in einem höheren Grade pathogen verhielten als die Ausgangssippen (nach BURNETT 1968).

Im Zusammenhang mit unserem Problem läßt sich aus all dem ableiten, daß bei den Pilzen die Isolation von Arten durch Hybridisierung im allgemeinen nicht durchbrochen wird. Die großen Schwierigkeiten bei der Abgrenzung von Arten bei Höheren Askomyzeten (und Basidiomyzeten) stehen zu diesem Tatbestand in einem auffallenden Gegensatz, der in der Plastizität und modifikatorischen Veränderlichkeit vieler morphologischer Merkmale nur eine Teilerklärung findet. Es ist wohl das Phänomen der Heterokaryosis — zeitlich vor Kernpaarung, Kernverschmelzung und meiotischer Rekombination (Hybridisierung) liegend —, welche den Schlüssel zum Verständnis der vielfach gleitenden Variation bei Höheren Pilzen liefern könnte. Die Taxonomie von Sippen mit verbreiteter Heterokaryosis dürfte hinsichtlich ihrer Schwierigkeiten der Apomiktensystematik nicht nachstehen.

Die unspezifische Kernübertragung durch zeitlich, örtlich und morphologisch wenig fixierbare Somatogamie, in der GÄUMANN eine Krise der Sexualität sieht, ist in Wirklichkeit ein wichtiger Evolutionsfaktor, wenn sie gekoppelt ist mit einer zunehmend ausgedehnten zeitlichen Differenz von der Aufnahme eines Kernes in die Kernpopulation eines Myzels zur Kernpaarung (Höhere Askomyzeten) und schließlich der Kernverschmelzung (Abschluß der Dikaryophase). Es ist sehr auffallend, daß diese Tendenz parallel geht mit einer Höherentwicklung der Fruchtkörper und einer taxonomisch schier nicht zu erfassenden Variationsfähigkeit. Ein ursächlicher Zusammenhang läßt sich vielleicht folgendermaßen erkennen: Die Beeinflussung des Phänotyps von Myzel und Fruchtkörper durch abweichende Erbanlagen wird von der Zygotenbildung losgelöst und vorverlegt. Da die selektive Wirkung von Umweltsfaktoren am Phänotyp angreift, wird die Förderung günstiger und die Ausmerzung ungünstiger Kombinationen von Erbanlagen weitgehend vorweggenommen in der Elterngeneration für die Nachkommenschaft. Die geringe Spezifität, die Wiederholbarkeit der Kernübertragung sowie die weit verzweigte, verschiedene ökologische Nischen (z. B. unterschiedliche Substrate) erreichende Wachstumsweise von Myzelien wird die Selektion von der Gesamtheit des Myzels auf variable Kernassoziationen in den einzelnen Myzelabschnitten verschieben. Die evolutionäre Plastizität wird durch unterschiedliche Möglichkeiten der Kernpaarung und -vermengung innerhalb eines Myzels erhöht, das Risiko eines hohen selektiven Verlustes von Individuen vermindert.

Diese Arbeit wurde durch Gedankenaustausch mit Prof. Dr. H. MERXMÜLLER und mit Prof. Dr. M. MOSER sowie durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft zum experimentellen Teil gefördert. Die gewährte Unterstützung sei hier dankbar vermerkt.

Technische Assistenz: Frau S. HOLSCHNEIDER.

Literatur

AHMAD, S. S. and P. G. MILES (1970): Hyphal fusions in *Schizophyllum commune*. Mycologia **62**, 1008—1017. — BERNET, J. (1971): Vortrag während des 1. Internationalen Mykologenkongresses in Exeter. — BLAKESLEE, N. F. (1904): Sexual reproduction in the *Mucorineae*. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. **40**, 205—319. — BRESINSKY, A. und J. STANGL (1961): Zur Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Morchella*. Zeitschr. f. Pilzk. **27**, 102—110. — BULLER, A. H. R. (1933): Researches on fungi **5**, London. — BURGEFF, H. (1924): Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

Mucorineen. Bot. Abh. 4. — BURGEFF, H. (1925): Über Arten und Artkreuzungen in der Gattung *Phycomyces*. Flora **18**, 40—46. — BURNETT, J. H. (1968): Fundamentals of Mycology. London. — CABRAL, R. V. de G. (1951): Anastomoses miceliais. Bol. Soc. Broteriana, Sec. 2, **25**, 291—351. — DODGE, B. O. (1928): Production of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora*. J. Agr. Res. **36**, 1—14. — EMERSON, R. and C. M. WILSON: Interspecific hybrids and the cytotaxonomy of *Eualloomyces*. Mycologia **46**, 393—434. — ESSER, K. (1967): Pilze als Objekte genetischer Forschung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **80**, 453—469, 1967. — ESSER, K. und R. KUENEN: Genetik der Pilze. Berlin 1965. — FINCHAM, J. R. S. (1951): J. genet. **50**, 220—221. — GÄUMANN, E. (1964): Die Pilze. 2. Aufl. Basel. — GLASER, W. (1971): Untersuchungen zur Sippenstruktur der Morchellaceen. Staatsexamensarb. Univ. München. — GREIS, H. (1940): Die Befruchtungsarten bei *Morchella*. Jahrb. Wiss. Bot. **89**, 245—253. — KNIEP, H. (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena. — KÖHLER, E. (1929): Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Anastomosen der Pilze I. Planta **8**, 140—153. — LANGE, M. (1952): Species concept in the genus *Coprinus*. Dansk. Bot. Ark. **14**, (1), 1—64. — LEMKE, P. A. (1971): Vortrag während des 1. Internationalen Mykologenkongresses in Exeter. — MÄGDEFRAU, K. (1971): in STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik. 30. Aufl. Stuttgart. — MAIRE, R. (1905): Recherches cytologiques sur quelques Ascomycetes. Annales Mycologici **3**, 123—154. — MOSER, M. (1963): Ascomyceten in H. GAMS: Kleine Kryptogamenflora **IIa**, Stuttgart. — MÜLLER, E. und W. LÖFFLER (1971): Mykologie. 2. Aufl. Stuttgart. — NOBLES, M. K. (1948): Studies in forest pathology VI. Identification of wood rotting fungi. Can. J. Res. C. **26**, 281—431. — REINHARDT, M. O. (1892): Das Wachstum der Pilzhyphen. Jb. Wiss. Bot. **23**, 500—502. — SAITO, K. und J. NAGANISKI (1915): Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen *Mucor*-Arten. Bot. Mag. Tokio **29**, 149—154. — SINGER, R. (1962): The *Agaricales* in modern taxonomy. Weinheim 1962. — STANGL, J. (1964): Pilzfunde aus der Augsburger Umgebung III. *Morchellaceae*. Ber. Naturf. Ges. Augsburg **17**, 3—30.

©Bayerische Botanische Gesellschaft; download unter www.bbgev.de;www.biologiezentrum.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft zur Erforschung der Flora

Jahr/Year: 1972

Band/Volume: 43

Autor(en)/Author(s): Bresinsky Andreas, Glaser W., Stangl Johann

Artikel/Article: Untersuchungen zur Sippenstruktur der Morchellaceen 127-143