

Studien zur Sippenstruktur der Gattung *Cyphellopsis* – I.¹ Darstellung zweier Ausgangssippen

R. AGERER

Institut für Biologie I, Lehrbereich
Spezielle Botanik, Auf der
Morgenstelle 1, D-7400 Tübingen

H.-J. PRILLINGER

Institut für Botanik II, Universität
Regensburg, Universitätsstraße 31,
D-8400 Regensburg

H.-P. NOLL

Odenwaldstraße 8, D-6467 Hasselroth 1

Eingegangen am 19.12.1979

Agerer, R., H.-J. Prillinger & H.-P. Noll (1980) – Contribution to the Species-Concept in the Genus *Cyphellopsis*-I. – Characterization of two Well Deviating Specimens. *Z. Mykol.* 46 (2): 177–207.

Key Words: *Cyphellopsis*, *Basidiomycetes*, breeding-system, microevolution, homothallism, cyphellaceous fungi, sympatric speciation, anatomical and cultural variation.

Abstract: Using two morphologically (sporefactor, subiculum-morphology, measures of basidia and spores), ecologically (substrate: *Betula*, *Fagus*), ontogenetically and culturally (mode of fruiting on natural and artificial medium, substrate-specificity) well characterized specimens of the genus *Cyphellopsis*, we tried to find out a concept for species delimitation within this genus. Genetical experiments, however, indicated homothallism, a breeding system which probably promotes inbreeding in nature, too, and leads to a high degree of free genetic variability therefore. The process of autodikaryotization in monosporous cultures commonly takes place within 6 weeks. The presence of vegetative anastomoses was chosen to demonstrate that there is probably no distinct delimitation of species within the genus *Cyphellopsis*. The heterogenous multitude of genetic variants commonly observed in nature may therefore rather represent different micro-evolutionary units. Different „male“ and „female“ mycelia indicating morphological dioecism as reported by Greis (1942) could not be confirmed in our investigations. Greis' „Relative Sexualität“ could be better explained by homothallism in connection with heterokaryosis.

Zusammenfassung: In der vorliegenden Arbeit wird versucht, anhand zweier morphologisch gut charakterisierbarer Sippen der Gattung *Cyphellopsis* ein Konzept für weitere Studien zur Klärung des Artkomplexes dieses Genus aufzustellen. Dabei wird auf morphologisch-anatomische und vergleichend ontogenetische Daten sowie auf das Kulturverhalten eingegangen. Genetische Analysen des Fortpflanzungssystems und Untersuchung über ein Vorliegen von genetischer Isolation ergänzen die Darstellungen.

¹ Singer (1975) vereinigte die Gattung *Cyphellopsis* mit der Gattung *Merismodes*. Hier wird vorerst an der Gattungsbezeichnung *Cyphellopsis* festgehalten, da uns zur Klärung dieses Problems noch ausführlichere Untersuchungen notwendig erscheinen.

Für die beiden von *Fagus*- und *Betula*-Ästchen isolierten Sippen ließ sich zunächst eine größere Zahl trennender Merkmale (voneinander signifikant abweichende Sporenfaktoren, Unterschiede in Basidienmaßen, Ausprägung des Subiculus, Substratabhängigkeit, Fruchtkörperbildung auf natürlichem Substrat und künstlichen Medien) aufzeigen. Die genetischen Untersuchungen machten freilich deutlich, daß in beiden Fällen ein die Inzucht stark förderndes homothallisches Fortpflanzungssystem vorliegt. Die damit gegebene und vermutlich auch in der Natur vorherrschende Möglichkeit zu einer Autodikaryontisierung läßt somit eine hohe genetische Variabilität und das Bestehen von Formenschwärmen mit Übergangssippen erwarten. Als Charakteristikum für eine Artabgrenzung haben wir uns auf das Fehlen vegetativer Anastomosen in Intersippenkreuzungen gestützt. Danach lassen sich beide Sippen als Vertreter eines genetisch noch nicht vollständig isolierten, in starker Mikroevolution begriffenen Formenschwarmes interpretieren. Ein von Greis (1942) an *Solenia* (= *Cyphellopsis*) beobachtetes Vorkommen von morphologischer Diözie mit verschieden gestalteten „männlichen“ und „weiblichen“ Mycelien kann für die hier untersuchten Stämme nicht bestätigt werden. Die von Greis in Anlehnung an Hartmann (1930) postulierte „relative Sexualität“ läßt sich nach den vorliegenden Untersuchungen einfacher als Homothallie in Verbindung mit Heterokaryose interpretieren.

Auf die Problematik der Art- und Sippenstruktur innerhalb der Gattung *Cyphellopsis* aufgrund morphologischer Daten wurde in den vergangenen Jahren hingewiesen (Cooke 1961, 1976; Reid 1963; Donk 1962). Bei den Versuchen, gut trennbare Sippen innerhalb der Gattung abzugrenzen, griff man immer wieder auf Ecktypen zurück; solche lassen sich naturgemäß verhältnismäßig leicht umschreiben: *Cyphellopsis confusa* (Bres.) Reid 1963, *C. subglobispora* Reid 1961, *C. anomala* (Pers. ex Fr.) Donk Sippe RA 5677 und Sippe RA 5952 (Agerer 1978).

Cooke (1976) bezieht sich auf seine früheren Feststellungen (l. c.) und legt noch einmal klar, daß anhand der üblichen morphologisch-anatomischen Merkmale im Genus *Cyphellopsis* keine definierten Taxa unterscheidbar seien, was Reid (1963) energisch bestreitet. Ein vorerst letzter, aber nicht sehr erfolgreicher Versuch, in die Gattung wenigstens etwas Licht zu bringen, ist Cookes Gegenüberstellung von Sporenfaktoren und Herkunftsländern (Cooke 1976). Sie zeigt vielmehr auf, wie schwierig oder wahrscheinlich unmöglich es ist, allein aufgrund morphologischer Daten Klarheit in die Sippenstruktur der Gattung *Cyphellopsis* zu bringen.

Dieser Erkenntnisstand legt die Suche nach genetischen, ökologischen und geographischen Artabgrenzungsmechanismen nahe. Solche Studien wurden bereits bei verschiedenen Gattungen durchgeführt (*Aleurodiscus*: Boidin et al. 1968; *Coprinus*: Kemp 1975, Lange 1952; *Peniophora*: Eriksson 1950, Boidin & Lanquetin 1974; *Pleurotus*: Bresinsky et al. 1977; *Polyporus*: David & Romagnesi (1972); Esser & Hoffmann 1977, Hoffmann & Esser 1978, Vandendries 1936).

Eine genaue Kenntnis der genetischen Grundlagen des Kreuzungsverhaltens, wie dies Redhead (1973) und Cooke (1976) bereits vermuten, sollte auch bei der Gattung *Cyphellopsis* zum Erfolg führen. Erste Ansätze dazu stammen schon von Greis (1942).

Die von ihm beobachteten, morphologisch verschiedenen „männlichen“ und „weiblichen“ Mycelien blieben bis heute unter Basidiomyceten einmalig. Sie wurden deshalb von Raper (1959, 1966) ohne weitere experimentelle Untersuchungen nicht als Ausdruck einer sexuellen Differenzierung sondern als eine mit einem Kreuzungsfaktor eng gekoppelte, morphologisch manifestierte Mutation interpretiert. Da Greis seine Untersuchungen und einige von ihm beobachtete Abweichungen von einem normalen Kreuzungsverhalten zur Stützung der von Hartmann (1930, 1931) formulierten „relativen Sexualität“ verwendete, sind seine aufgezeigten Daten heute weitgehend in Vergessenheit geraten.

In der vorliegenden Arbeit beschränkten wir uns zunächst auf zwei morphologisch gut charakterisierbare Sippen. Sie besitzen gleiches geographisches Areal aber verschiedenes Substrat (*Fagus* bzw. *Betula*). Es wurde versucht, diese Ausgangssippen morphologisch, anatomisch, ihrem Kultur- und ihrem Kreuzungsverhalten nach zu charakterisieren, sowie dabei im Vergleich erkennbar werdende Unterschiede statistisch abzusichern.

Material und Methode

Die Stammbezeichnung RA 7618 bzw. RA 7896 ist identisch mit der Herbarnummer im Herbarium R. Agerer, Tübingen (TUB). Die Symbole RA 7618 P1, P2 . . und RA 7896 P1, P2 . . bezeichnen die Einspormycelien.

Die in Kultur erkannten Merkmale gehen auf dikaryontische Vielsporkulturen der beiden Naturisolate zurück. Einspormycelien wurden entweder direkt oder nach Auszählen einer Sporensuspension im Haemocytometer und anschließender Verdünnung gewonnen (Prillinger 1976). Bei der direkten Methode wurden Agarblöckchen mit reifen Fruchtkörpern am Deckel einer Petrischale befestigt und in kurzen Intervallen (5 min) mit dem Deckel gedreht. Die verstreut liegenden Sporen wurden kurz nach dem Auskeimen mit einer Präpariernadel unter dem Stereomikroskop (200fache Vergrößerung) isoliert. Alle Einspormycelien wurden für die genetische Analyse einzeln oder für Kreuzungen zu zweit in Petrischalen (6 cm ϕ) mit dünner Nährbodenschicht kultiviert und dort direkt mikroskopiert.

Folgende Nährmedien wurden verwendet:

- Nutrient Broth (NB) von Difco
- Cornmeal (C) von Difco
- Fichtenwaldbodenextrakt- und Kiefernextraktmedium:
Extrakte: Extraktionshülsen für 1-l-Soxhlet-Apparatur werden mit mechanisch zerkleinerten Kiefernzapfen oder Fichtenwaldboden gefüllt und 5 Stunden lang mit Aqua dest. extrahiert, die Extrakte in sterile Flaschen überführt und bei + 4°C aufbewahrt. – Medium: 30 g Agar, 17 g Cornmeal (Oxoid), 15 g Biomalz (Oxoid), 100 ml Fichtenwaldbodenextrakt oder 200 ml Kiefernzapfenextrakt für 1 l Gesamtmenge. Extrakte werden 30 Min. lang bei + 100°C, das Grundmedium (Agar, Cornmeal, Biomalz und Wasser) 20 Min. lang bei 1 atü und + 121°C sterilisiert. Extrakt und Grundmedium werden erst vor dem Plattengießen vereint.
- Moser b (MB)
- Hefe-Malz-Agar nach Hagem (HA) mit *Betula*-Holz (HB), mit *Fagus*-Holz (HF).
- Synthetisches Medium (SM) nach S a u t t e r (1978).
- Erdextrakt (E).

Objektträgerkultur nach v a n U d e n (1951) auf Fichtenwaldbodenextraktmedium, 4–7 Tage, 22°C, 70 % relative Feuchtigkeit.

Aus der Literatur (R e i d 1963, D o n k 1931 u. a.) lassen sich für die beiden Stämme folgende Namen finden:

Cyphellopsis anomala (Pers. ex Fr.) Donk, für RA 7618, Deutschland, Württemberg, Tübingen, Rammert, Bühler Täle, auf *Fagus*, Agerer 15.3.1977;

Cyphellopsis confusa (Bres.) Reid, für RA 7896, Deutschland, Württemberg, Tübingen, Schönbuch, Eisenbachhain, auf *Betula*, Agerer 29.9.1977.

Vergleichende Typusstudien wurden noch nicht vorgenommen.

Statistische Methoden

Das bei den vorliegenden lichtmikroskopischen Untersuchungen verwendete Meßokular weist eine Einteilung in 100 Skalenteile auf. Bei einer 2000fachen Vergrößerung entspricht dabei ein Skalenteil 0,5 μm . Aus lichteoptischen Gründen ist eine Messung zum Skalenteil (= 0,5 μm) auf- oder abgerundet. Danach liegt der Fehler bei maximal 0,25 μm^1 .

Zur Festlegung signifikanter Unterschiede in den Sporenmaßen wurde der t-Test (Student-Test) angewandt; als Irrtumswahrscheinlichkeit 0,01 vorgewählt.

¹ C I é m e n ç o n (1979) legt eine in mancher Hinsicht genauere Methode zur statistischen Auswertung von Sporenmaßen dar. Es wird zu prüfen sein, wie diese Meß- und Berechnungsmethoden bei künftigen statistischen Untersuchungen an der Gattung *Cyphellopsis* angewandt werden können.

Ergebnisse

1. Morphologisch-anatomische Untersuchungen an Herbar- und Kulturfruchtkörpern

a) Vergleich von Herbar-(= Ausgangsmaterial) und Kulturfruchtkörpern

Nur in wenigen Merkmalen unterscheiden sich Herbar- und Kulturfruchtkörper. Kulturbedingte Abweichungen treten in den Stämmen *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* etwa in gleichem Maße auf. Neben in Kultur manchmal fehlenden Stielen können Basidien erheblich länger und Anzahl und Größe der Öltropfen in den Tramahyphen deutlich verschieden sein (Abb. 3, 4, 5).

Ein augenfälliger Unterschied läßt sich in der Wuchsrichtung der Fruchtkörper feststellen: Während bei Fruchtkörpern in freier Natur das Hymenium durchwegs nach unten zeigt (Agerer 1972), ist es in Kultur ungerichtet.¹

Die Inkrustierung der Randhaare ist bei Kulturfruchtkörpern häufig nicht so deutlich wie bei den Ausgangsfruchtkörpern (Herbar); die Randhaarzone ist deshalb auch nicht so gut vom Hymenium getrennt. Außerdem können auf künstlichem Medium die Randhaarenden etwas verlängert oder sogar eingeschnürt sein (Abb. 6, 7), jene des Herbarmaterials häufig leicht abgeknickt (Abb. 4).

b) Vergleich der Fruchtkörper von *Cyphellopsis RA 7618* und *Cyphellopsis RA 7896*

Die Fruchtkörperansatzstelle von *Cyphellopsis RA 7618* scheint etwas oberhalb des Substrats zu liegen, die von *Cyphellopsis RA 7896* im Substrat (Abb. 2).

Die Hyphen der mittleren Region der Fruchtkörperbasis formieren sich bei beiden Stämmen zur nahezu parallel-hyphigen Stieltrama. Dabei fällt innerhalb der Fruchtkörperbasis in Richtung Hymenium eine Zunahme der Öltropfenzahl in den Hyphenzellen auf (Abb. 2).

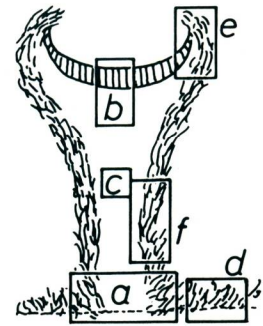
Während sie bei *Cyphellopsis RA 7618* kugelig und nur gut 0,5 µm groß werden, sind sie bei *Cyphellopsis RA 7896* oft langgestreckt mit einer Breite von 1,0–2,5 µm und einer Länge von 3,0–4 µm. Bei *Cyphellopsis RA 7618* treten in den Basidien kugelige Öltropfen bis zu einem Durchmesser von 3,0 µm, bei *Cyphellopsis RA 7896* ebenfalls kugelige bis zu einem Durchmesser von ca. 0,5 µm auf. Dieser Unterscheid war auch schon bei der Untersuchung des Herbarmaterials (Ausgangsfruchtkörper) beider Stämme festzustellen (Abb. 3, 5).

Die Basidien beider Stämme verbreitern sich von der Basis her (2,5 µm) allmählich bis zur Spitze (4,5–6,0 µm); die Mehrzahl der Basidien zeigt aber jeweils Verdickungen im mittleren Abschnitt (Abb. 5). Beim Herbarmaterial – vor allem von *Cyphellopsis RA 7618* – kommen manchmal auch kopfige Basidien vor (Abb. 5). Bei *Cyphellopsis RA 7618* messen die Basidien der Fruchtkörper auf Holz 33–40 x 4,5–5,5 (6,0) µm, bei *Cyphellopsis RA 7896* dagegen nur 24–30 x 4,5–5,0 (6,0) µm (jeweils ca. 150 Messungen). Wenn vorhanden, dann tragen die Basidien immer 4 Sterigmen, deren Längen kaum variieren (um 5 µm). Die Sporenunterschiede werden in einem eigenen Abschnitt behandelt.

Die Tramahyphen der beiden Stämme unterscheiden sich in den Abmessungen nicht.

¹ Die mikroskopischen Detailzeichnungen sind entsprechend der Fruchtkörperwuchsrichtung orientiert.

Abb. 1: *Cyphellopsis*, Fruchtkörperlängsschnitt, Übersicht, a–f: Detailausschnitte in den folgenden Abbildungen. a) Fruchtkörperbasis – b) Ausschnitt aus dem Schüsselgrund – c) Stieltrama – d) Subiculum – e) Schüsselrand – f) Randhaarzone des Fruchtkörperstieles.



Neben einer Zunahme der Pigmentierung im äußeren Tramabereich fällt eine Abnahme der Öltröpfen auf.

Die Randhaarmaße beider Stämme sind gleich: (100) 150–250 x 2–3 μm . Geringe Unterschiede zeigen sich in der Größe der aufgeblasenen Randhaarenden: bei *Cyphellopsis* RA 7618 (8) 10–11 (15) x 4–5 (6) μm , bei *Cyphellopsis* RA 7896 (8) 11–14 (15) x 4–5 μm . Die Randhaarenden von *Cyphellopsis* RA 7896 erscheinen länglich-oval, die von *Cyphellopsis* RA 7618 mehr oder weniger kugelig-oval.

Zum anderen zeigt sich beim Herbarmaterial (Ausgangsfruchtkörper), daß die Randhaarenden von *Cyphellopsis* RA 7618 oft stark abgeknickt und kollabiert sind, die von *Cyphellopsis* RA 7896 sind zwar auch oft abgeknickt, kollabiert sind sie aber nur selten. Gegen den Schüsselrand zu nimmt die Zahl von aufgeblasenen Randhaaren ab (Abb. 4). Bei gleichem Durchmesser verringert sich die Länge der Randhaare (bis 100–150 μm). Auch die Pigmentierung wird blasser. Der Kristallbesatz wird schwächer oder verschwindet sogar ganz. Es läßt sich jeweils eine Übergangszone (Agerer 1975) zum Hymenium feststellen (Abb. 4).

Das Subiculum beider Stämme (Abb. 3, 5) ist in Holzkultur nur schwach ausgebildet und praktisch nur in der Nähe der Fruchtkörper zu finden. Die Hyphen sind gleichgestaltet wie die der Randhaarzone. Das Subiculum der Ausgangsaufsammlung (Herbar) ist wesentlich stärker ausgeprägt. *Cyphellopsis* RA 7896 zeigt zwischen den Fruchtkörpern deutliches Subiculum, während die Fruchtkörper des äußersten Koloniebereiches noch auf blankem Substrat sitzen. Im Gegensatz dazu ist bei *Cyphellopsis* RA 7618 am Rande der Fruchtkörperpopulation das Subiculum besonders deutlich und tritt sogar noch über die Fruchtkörperkolonie hinaus in Erscheinung. Es lassen sich jedoch im mikroskopischen Aufbau keine Unterschiede feststellen (Abb. 5).

c) Fruchtkörperbildung

Die Fruchtkörperbildung auf Holz und auf den künstlichen Medien erfolgt bei beiden Stämmen fast gleich. Auf den künstlichen Medien bilden sich zuerst weiße Flecken, die Fruchtkörperinitialen; auf Holz sind sie nicht zu erkennen. Allerdings bildet *Cyphellopsis* RA 7618 weiße, fädige Überzüge, während das Mycel von *Cyphellopsis* RA 7896 auch bei Lupenvergrößerung nicht zu erkennen ist.

Das oberflächliche Mycel von *Cyphellopsis* RA 7618 bündelt sich zur Fruchtkörperbildung, bei *Cyphellopsis* RA 7896 brechen die Hyphen zur Fruchtkörperbildung aus dem Holz hervor. Die Fruchtkörperansatzstelle liegt deshalb bei *Cyphellopsis* RA 7896 auf Höhe des Substrates, bei *Cyphellopsis* RA 7618 oberhalb davon (Abb. 2). Zur Frucht-

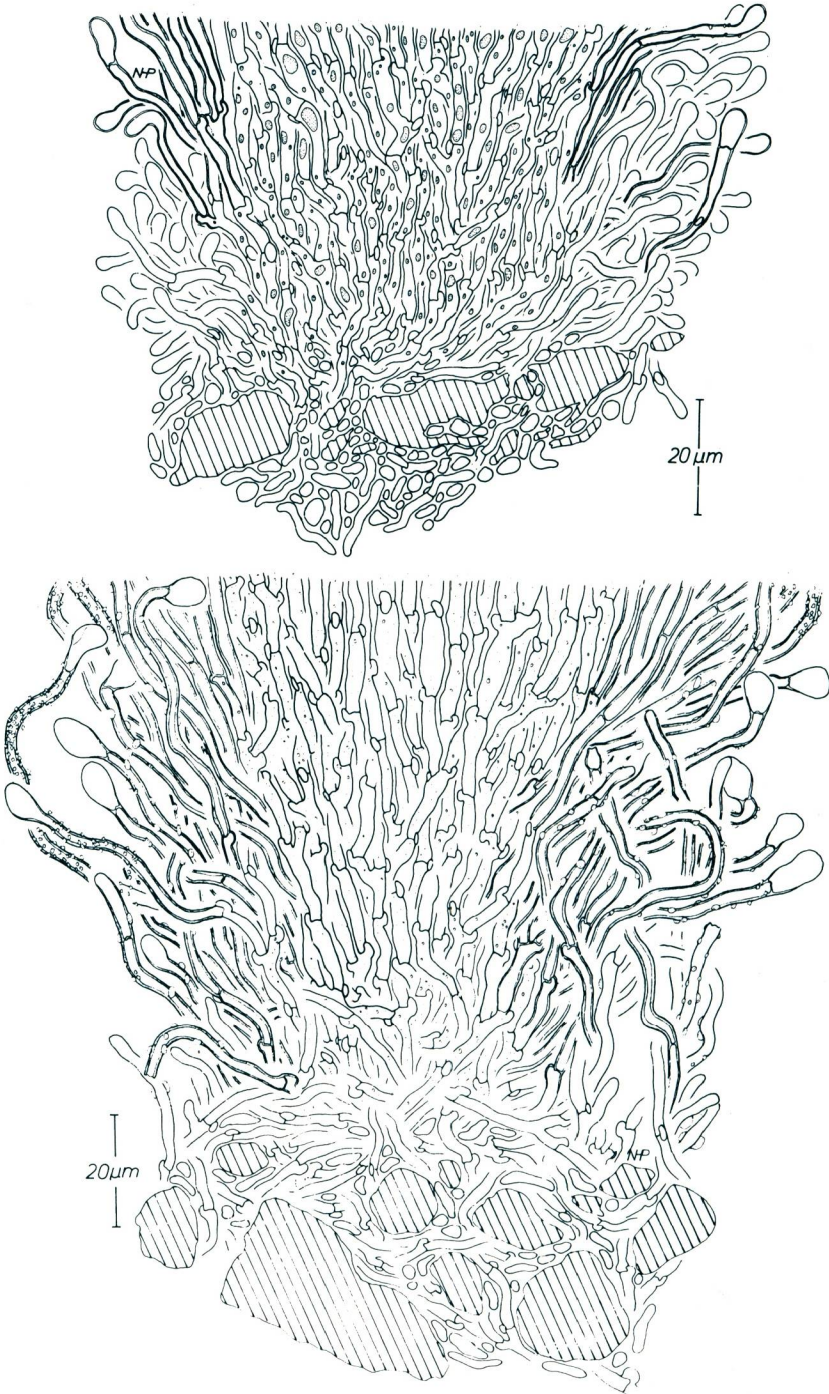


Abb. 2: Fruchtkörperbasis (Kulturfruchtkörper auf Holz) oben: *Cyphellopsis* RA 7896, unten *Cyphellopsis* RA 7618.

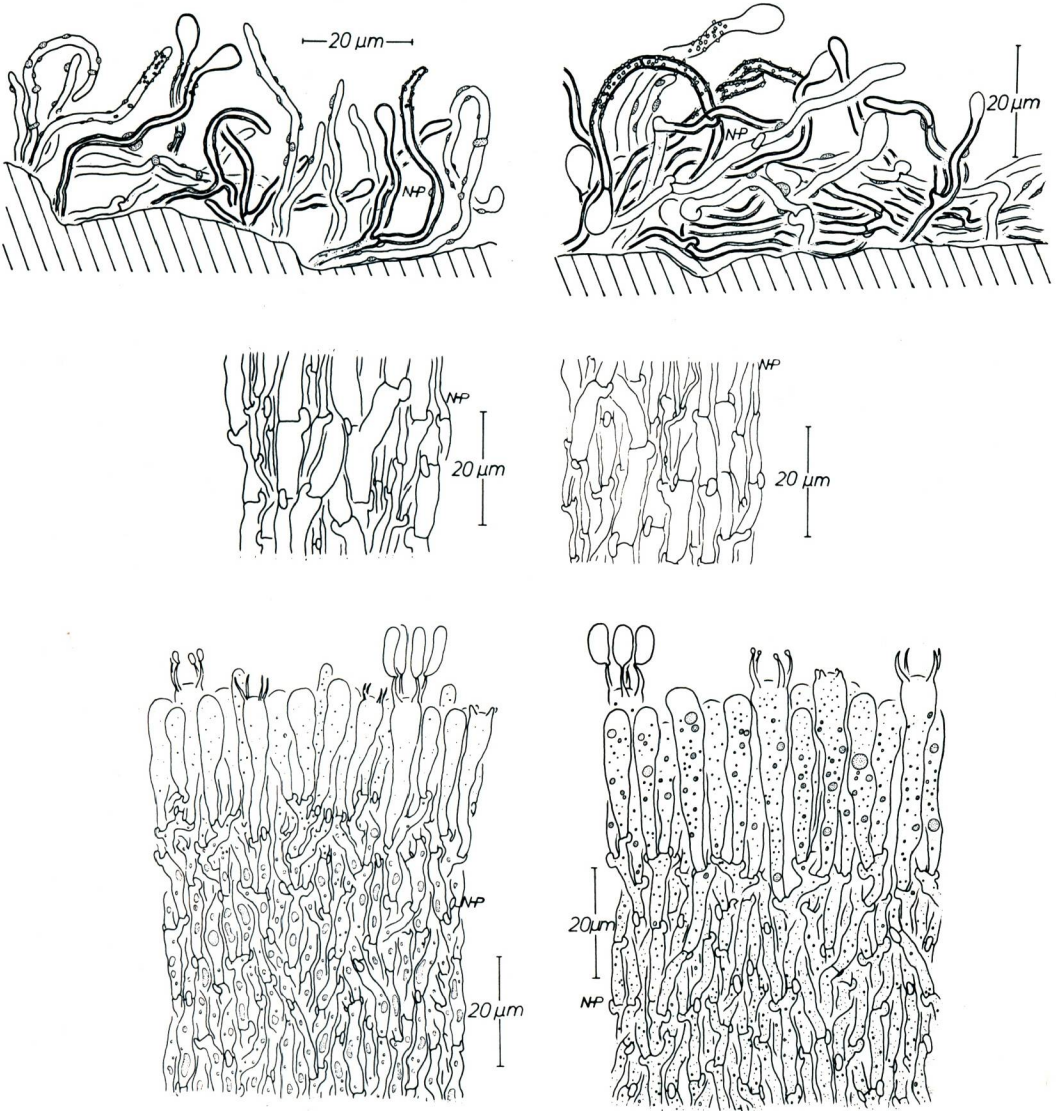


Abb. 3 oben: Subiculum (Kultur auf Holz), links: *Cyphellopsis* RA 7896, rechts: *Cyphellopsis* RA 7618; Mitte: mittlere Stieltrama älterer Fruchtkörper (Kultur auf Holz), links: *Cyphellopsis* RA 7896, rechts: *Cyphellopsis* RA 7618; unten: Hymenium im Schüsselgrund (Kulturfruchtkörper auf Holz), links: *Cyphellopsis* RA 7896, rechts: *Cyphellopsis* RA 7618.



Abb. 4 oben: Übergangzone vom Hymenium in den Randbereich, Schüsselrand (Kulturfruchtkörper auf Holz), links: *Cyphellopsis* RA 7896, rechts: *Cyphellopsis* RA 7618, unten: Randhaarzone des Fruchtkörperstieles (Kulturfruchtkörper auf Holz), links: *Cyphellopsis* RA 7896, rechts: *Cyphellopsis* RA 7618.

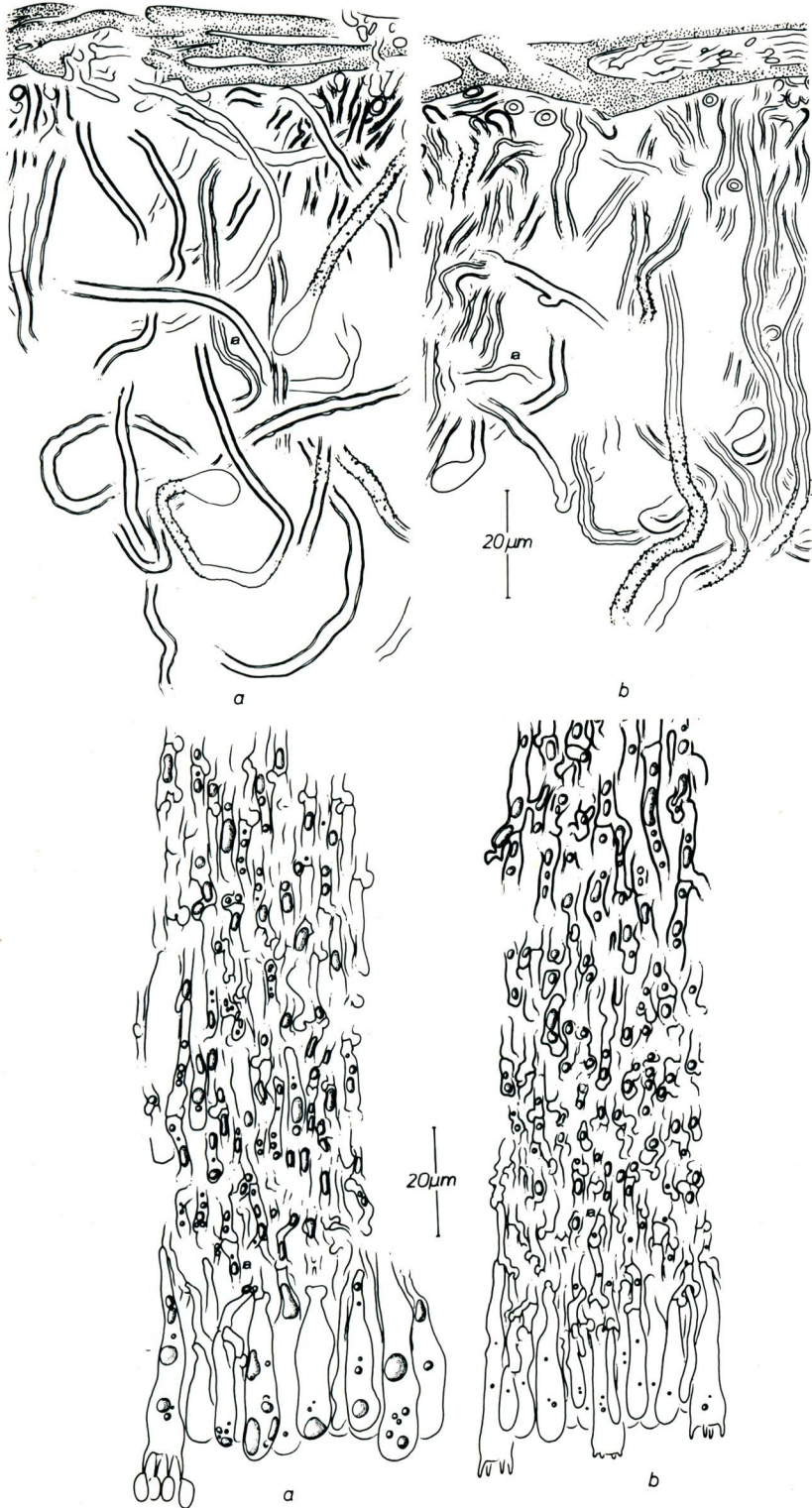


Abb. 5 oben: Subiculum (Ausgangsfruchtkörper, Herbar), a) *Cyphellopsis* RA 7618, b) *Cyphellopsis* RA 7896; – unten: Hymenium aus dem Schüsselgrund (Ausgangsfruchtkörper, Herbar), a) *Cyphellopsis* RA 7618, b) *Cyphellopsis* RA 7896.

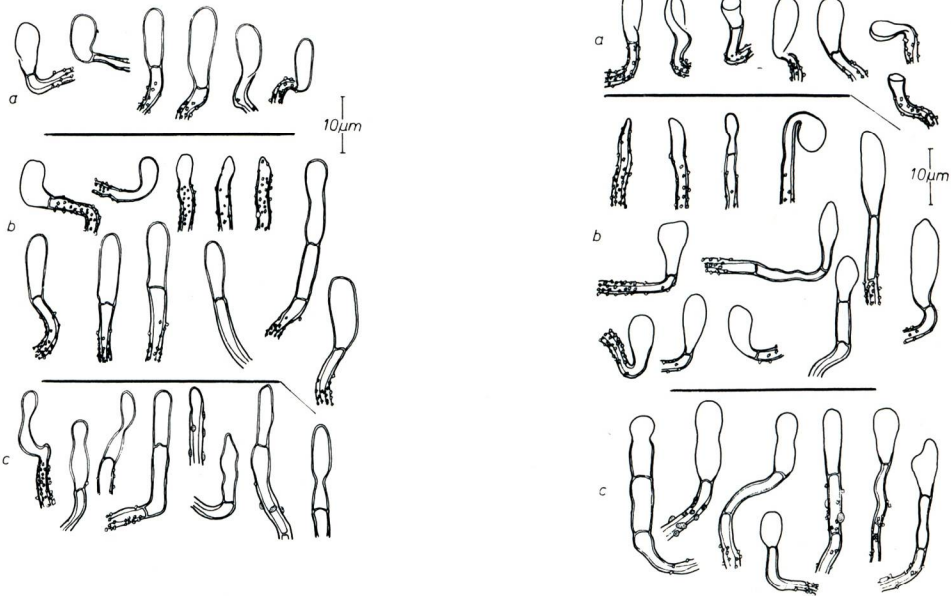


Abb. 6 (links): Randhaarenden von *Cyphellopsis* RA 7896, a) Herbar, b) Holzkultur, c) Cornmeal (Zellwandstärke etwas übertrieben dargestellt).

Abb. 7 (rechts): Randhaarenden von *Cyphellopsis* RA 7618, a) Herbar, b) Holzkultur, c) Cornmeal.

körperbildung wächst das Mycel beider Stämme stiftförmig aus, die Randhaarzone ist schon vorhanden.

Auf den künstlichen Medien werden bei beiden Stämmen weiße Fruchtkörperinitialen von einer Randhaarzone umgeben. Dabei kommt es häufig vor, daß benachbarte Fruchtkörper-Initialen zusammengefaßt werden. Falls ein Stiel ausgebildet wird, geschieht dies erst nachträglich. Im Gegensatz dazu entstehen die Stiele der auf Holz wachsenden Fruchtkörper bereits zu Beginn.

Bei älteren Fruchtkörpern beider Stämme treten mit zunehmendem Alter in der Stieltrama sowohl erweiterte als auch enge Hyphen auf (Abb. 3). Später entsteht sogar ein Hohlraum, der bis in das Hymenium reichen kann. Aus der Fruchtkörperhülle, die noch vorhanden bleibt, können sich in Kultur neue Fruchtkörper entwickeln. Bei einer Neubildung des Fruchtkörpers bleibt der Hohlraum vorhanden. Durch die beschriebene Wachstumsweise bildet sich unterhalb des neuen Fruchtkörpers ein mehr oder weniger deutlicher Kragen.

Cyphellopsis RA 7618 entwickelt auf *Fagus*- wie auf *Betula*-Holz nach ca. 2 Monaten Fruchtkörper; *Cyphellopsis* RA 7896 dagegen bildet nur auf *Betula*-Holz nach ca. zwei-einhalb Monaten Fruchtkörper. Der Versuch, Fruchtkörper von *Cyphellopsis* RA 7896 auf *Fagus*-Holz zu kultivieren, war auch fünf Monate nach Beimpfung ohne Erfolg.

Während die Fruchtkörper von *Cyphellopsis* RA 7618 auf Hefe-Malz-Agar mit und ohne Zusatz von Holzraspeln und auf Moser B in Ringen wachsen, sind sie bei *Cyphellopsis* RA

7896 auf diesen Medien gleichmäßig verstreut bis radial angeordnet. Auf Cornmeal-Agar wird dies noch deutlicher: Die Fruchtkörper von *Cyphellopsis RA 7896* sind nur radial auf den Mycelsträngen angeordnet, *Cyphellopsis RA 7618* bildet einen inneren Fruchtkörperring, nach außen hin radial angeordnete Fruchtkörper.

Unterschiede in der Fruchtkörperbildung der beiden Stämme in Abhängigkeit von Zeit, Temperatur und Medium sind in Tab. 1 dargestellt. Neben den in der Tabelle angegebenen Temperaturen wurden die Untersuchungen noch bei +16°C, +10°C und bei Temperaturwechsel von +21°C auf +10°C vorgenommen; außerdem das Mycelwachstum und die Sporenproduktion geprüft. Dabei ergaben sich weniger deutliche Unterschiede.

Tabelle 1
Fruchtkörperbildung in Abhängigkeit von Zeit und Temperatur bei *Cyphellopsis RA 7618* und *Cyphellopsis RA 7896*

Tage		21		28		35	
Temp.	Medium	RA 7896	RA 7618	RA 7896	RA 7618	RA 7896	RA 7618
21°C	HB	(+)	–	(+)	(+)	++	+
	HF	(+)	–	(+)	+	+	+++
	MB	–	–	–	(+)	–	++
	NB	–	–	–	–	–	–
	C	++	++	++	++	++	++
	HA	–	–	–	–	–	+
21°C ↓ 16°C	HB	–	–	–	+	–	++
	HF	–	–	–	+	–	++
	MB	–	+	–	++	+	+++
	NB	–	–	–	–	–	–
	C	–	++	–	+++	(+)	+++
	HA	–	–	–	–	–	–

Fruchtkörperbildung: – = keine, (+) = wenige, + = einige, ++ – viele, +++ = dichte Rasenbildung.

Bei 21°C bildet *Cyphellopsis RA 7618* im Vergleich zu *Cyphellopsis RA 7896* auf den Medien HF und MB nach 35 Tagen bedeutend mehr Fruchtkörper. Bei Kultivierung auf reinem Holz ohne Zusatz von Nährmedium brachte – wie oben erwähnt – der *Betula*-Stamm (RA 7896) auf *Fagus*-Holz im beobachteten Zeitraum (5 Monate) noch keine Fruchtkörper hervor.

Nach 14tägigem Bebrüten bei +21°C und anschließender Inkubation bei +16°C werden Unterschiede in der Menge der gebildeten Fruchtkörper besonders deutlich: Während *Cyphellopsis RA 7618* schon nach 14 Tagen (in der Tabelle nicht erfaßt) Fruchtkörper bildet, entstehen sie bei *Cyphellopsis RA 7896* erst nach 35 Tagen spärlich. Deutlich mehr Fruchtkörper werden von *Cyphellopsis RA 7618* im Vergleich zu *Cyphellopsis RA 7896* auch auf HB, HF und MB gebildet; bei Moser b schon nach 21 Tagen, auf den beiden anderen Medien erst nach 28 Tagen; die Unterschiede in der Fruchtkörpermenge auf HB und HF verstärken sich weiter.

Tabelle 2 zeigt, daß sich die beiden Stämme in der Myceloberfläche auf den Medien Moser b, Hefe-Malz-Agar ohne und mit Zusatz von *Betula*- bzw. *Fagus*-Holzraspeln voneinander unterscheiden. Für die Mycelform trifft dies bei den getesteten Medien nur auf das synthetische Medium zu (Tab. 3).

d) Vergleich von Wuchsform und Aussehen der Mycelien von *Cyphellopsis RA 7618* und *Cyphellopsis RA 7896* auf verschiedenen Medien bei 21°C nach 28 Tagen.

Medium	Myceloberfläche	
	RA 7618	RA 7896
NB	glatt	glatt
C	glatt	glatt
MB	filzig	glatt
HA	filzig	glatt
HF	filzig	glatt
HB	filzig	glatt

Medium	Mycelform	
	RA 7618	RA 7896
NB	rund	rund
C	fädig	fädig
MB	rund	rund
E	fädig	fädig
SM	rund	lappig

Die glatte bzw. filzige Oberfläche kommt durch dem Substrat anliegendes bzw. sich vom Substrat abhebendes Mycel zustande (Abb. 8).

e) Haploide Fruchtkörper

Der eindeutige Nachweis einer haploiden Fruchtkörperbildung gestaltet sich bei *Cyphellopsis RA 7618* und *Cyphellopsis RA 7896* schwierig, da Einspormycelien in starkem Maße zu einer sekundären Autodikaryontisierung neigen (vgl. genetische Untersuchungen). Dies äußert sich darin, daß in Kultur haploide Fruchtkörper ohne Schnallenbildung auftreten, in anderen Kulturen konnten vielfach Übergänge mit wenigen bis zahlreichen Schnallen beobachtet werden (Abb. 10). Bei den entsprechenden Fruchtkörpern aus der Natur treten hingegen regelmäßig Schnallen an allen Septen auf. Bei einem in Tabelle 5 aufgezeigten Zeitversuch über 11 Wochen konnte bei *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* mit 4% ein gleicher Prozentsatz an haploid fruktifizierenden Einspormycelien gefunden werden. Eine bei heterothallischen Arten hohe morphologische Variabilität haploider Fruchtkörperstrukturen (Prillinger & Six 1980) wurde bei *Cyphellopsis* nicht beobachtet. Neben haploiden Fruchterstämmen wurden noch in geringem Maße haploide Stämme gefunden, die nur zur Primordienbildung befähigt waren (bei *Cyphellopsis RA 7618*: 1%, bei *Cyphellopsis RA 7896*: 1,5%).

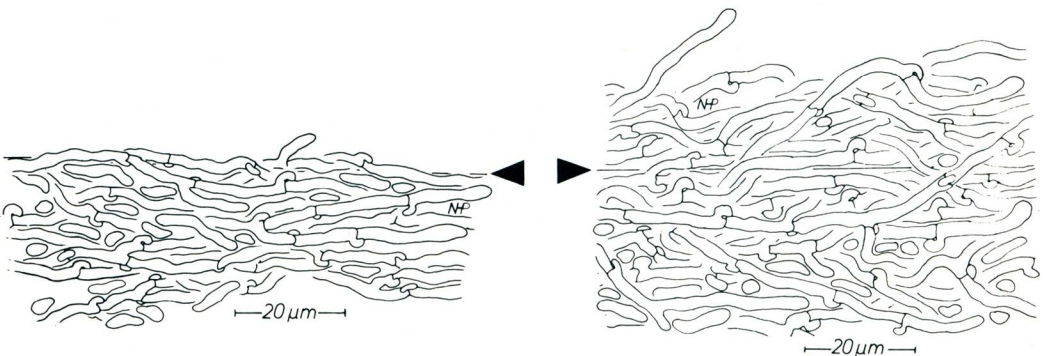


Abb. 8: Mycelwachstum auf Hefe-Malz-Agar mit Holzzusatz, links *Cyphellopsis RA 7896*, rechts *Cyphellopsis RA 7618*. – Pfeil: Substratoberfläche.

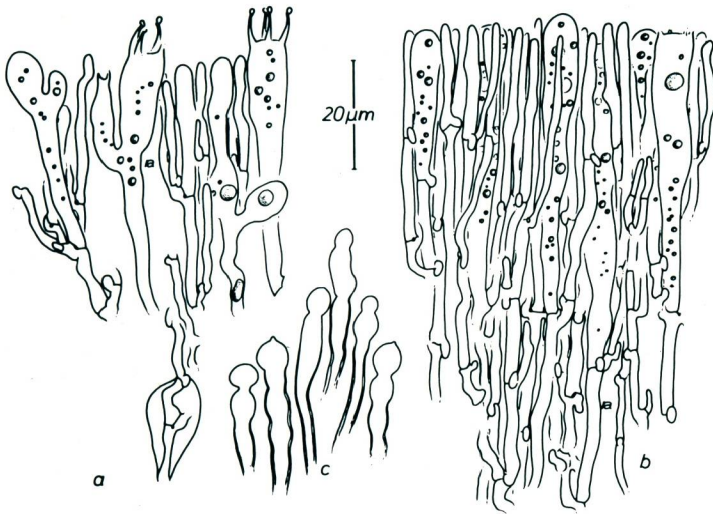
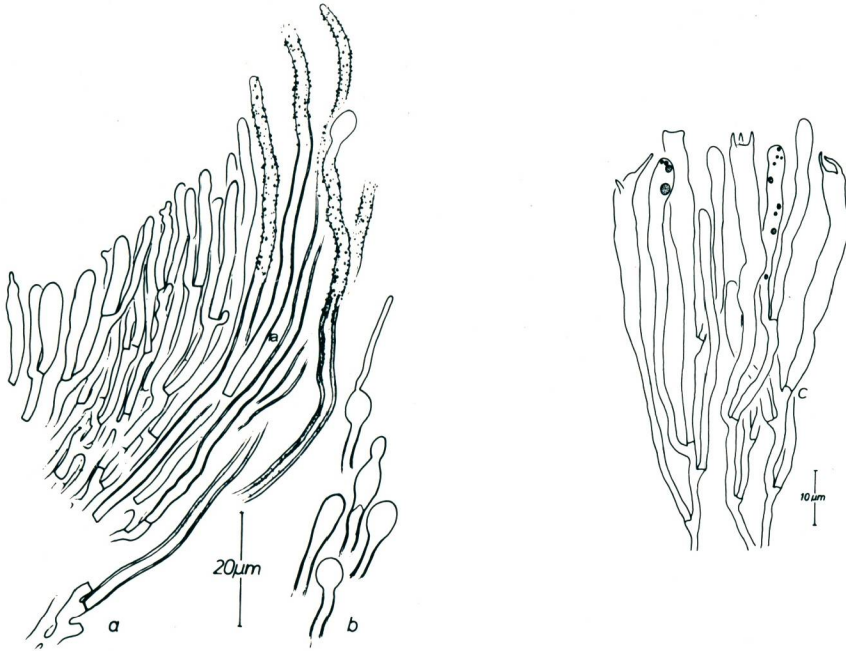


Abb. 9 (oben): Haploider Fruchtkörper von *Cyphellopsis* RA 7896, a. Fruchtkörpertrand, b. Randhaarenden (P 89), c. fertiles Hymenium (P 5).

Abb. 10 (unten): Fruchtkörper autodikaryontisierender Mycelien von *Cyphellopsis* RA 7618 (P. 113), a. Ausschnitt aus dem Schüsselgrund eines Fruchtkörpers mit gabelteiligen Basidien, b. Ausschnitt aus dem Schüsselgrund eines älteren Fruchtkörpers, c. Randhaarenden.

Die haploiden Fruchtkörper stimmen in ihrem morphologischen und anatomischen Bau weitgehend mit dem Material aus der Natur überein. Unterschiede ließen sich nur in einer geringeren Fertilität des Hymeniums und in der Zahl der Sterigmen (2–3) erkennen; diese zeigen häufig eine unregelmäßige Anordnung (Abb. 9c).

Sehr junge Fruchtkörper von *Cyphellopsis RA 7618* bilden häufig gabelteilige Basidien, die sogar Sterigmen bilden können (Abb. 10a). Ältere Fruchtkörper (ein Stiel ist mittlerweile deutlich ausgebildet) zeigen diese Eigenschaft nicht mehr. Zunächst setzt sich deren Hymenium aus vielen hyphenartigen Elementen und wenigen Basidien zusammen (Abb. 10b), bis es erst im ausgewachsenen Zustand jenem der Naturfruchtkörper entspricht (Abb. 5). In Kultur zeigen haploide, dikaryontische sowie aus autodikaryontisiertem Mycel entstandene Fruchtkörper manchmal fast perlschnurartige Randhaarenden; dies ist bei *Cyphellopsis RA 7618* besonders deutlich (Abb. 10c).

In Einspormycelien bilden sich neben Sektoren mit teilweise veränderten Wuchsformen häufig Sektoren, in denen sekundär Schnallen gebildet werden. (Vgl. genetische Untersuchungen.) Schnallenträgende Sektoren haben die Fähigkeit, Fruchtkörper zu bilden. Die Spitze des Sektors zeigt offensichtlich auf die Stelle der ersten Dikaryontisierung. Im Mycel können mehrere Sektoren auftreten, und die Spitzen der Sektoren können unterschiedlich weit vom Mycelzentrum entfernt liegen.

f) Sporen

Beim Ausgangsmaterial (Herbar) kommen nur bei *Cyphellopsis RA 7618* manchmal Öltröpfchen in den Sporen vor und dann meistens in der Zweizahl. Sieht man von der mehr oder weniger starken Variabilität der Sporenfaktoren beider Stämme in Abhängigkeit von Kultur bzw. Herbar ab, so ergeben sich unter diesen Bedingungen für die Sporenformen keine größeren Unterschiede innerhalb der beiden Stämme (Abb. 11).

Cyphellopsis RA 7618:

Sporen farblos-hyalin, wenige aber auch plasmatisch leicht gelblich, lang-asy-mmetrisch-

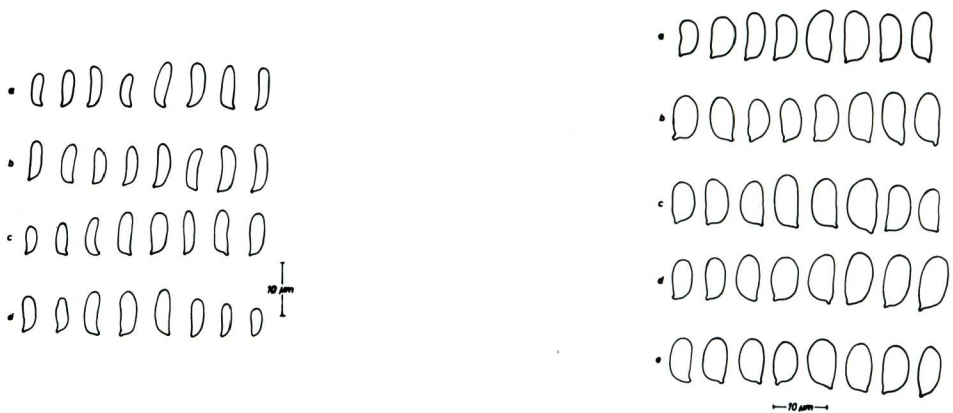


Abb. 11 – links: Sporen von *Cyphellopsis RA 7896* in Abhängigkeit vom Substrat. a Ausgangsfruchtkörper, b *Betula*-Holz, c Cornmeal, d Moser B. – Rechts: Sporen von *Cyphellopsis RA 7618* in Abhängigkeit vom Substrat. a Ausgangsfruchtkörper, b *Fagus*-Holz, c *Betula*-Holz, d Cornmeal, e Moser B.

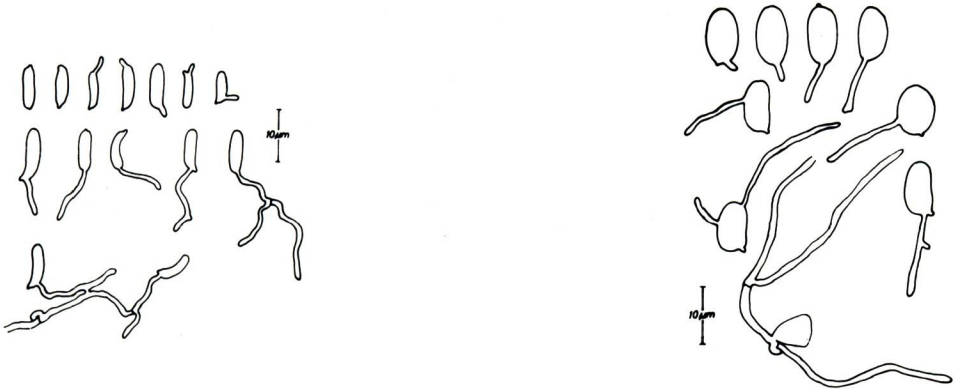


Abb. 12: Sporenkeimung. Links: *Cyphellopsis* RA 7896, rechts: *Cyphellopsis* RA 7618.

oval bis meist allantoid, (5,5) 7–8 (11) x (1,5) 2–2,5 (3) μm , mittlerer Sporenfaktor 3,0–3,2.

Die Sporen keimen fast ausschließlich in der Spitzenregion oder um den Apikulus. Seitliches Auskeimen ist sehr selten. Bei der Bildung von Anastomosen zwischen zwei Keimmycelien entwickeln sich anscheinend sofort Schnallen (Abb. 12).

Cyphellopsis RA 7896:

Sporen farblos-hyalin, wenige allerdings auch plasmatisch leicht gelblich bis leicht gelbbraunlich, asymmetrisch-elliptisch bis asymmetrisch-oval, bei einigen auch angedeutet allantoid, (6,5) 7,5–9 (11) x (3,5) 4–5 (5,5) μm , mittlerer Sporenfaktor (1,7) 1,8–1,9.

Die Sporen keimen im größeren Teil der Fälle in der Spitzenregion und um den Apiculus. In wenigen Fällen tritt auch seitliches und doppeltes Auskeimen auf. Bei einer Verzweigung des Keimmycels scheinen Septen erst nachträglich eingezogen zu werden. Nach einer Anastomose bilden Keimmycelien offensichtlich sofort Schnallen (Abb. 12).

Statistische Untersuchungen an Sporen

Wegen der häufig größeren Variabilität in den Sporenabmessungen bei verschiedenen *Cyphellopsis*-Stämmen (Agerer 1973, Cooke 1961, Redhead 1976) wurde versucht, den Einfluß von verschiedenen Kulturbedingungen auf die Sporenwerte zu prüfen. Zur statistischen Absicherung der zwischen beiden Stämmen erwarteten Unterschiede wurde der Prüfquotient nach Welch angewendet.

Die einzelnen Daten wurden in Tab. 4 zusammengefaßt und in drei Graphiken dargestellt. Pro Kultur wurden drei Meßreihen aufgestellt, um eine gewisse Variabilität der Mittelwerte zu veranschaulichen.

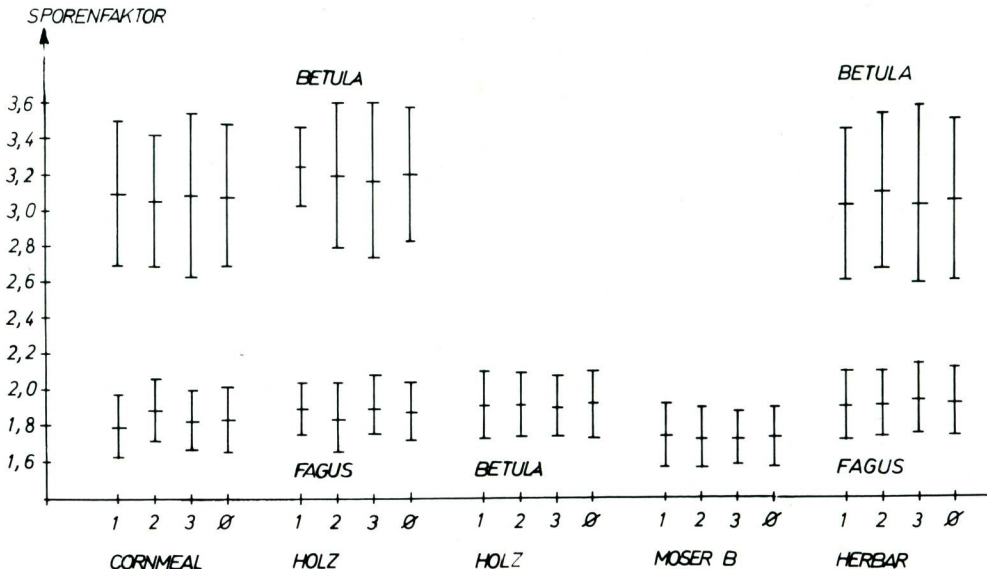
Tabelle 4

Cyphellopsis RA 7618 (Fagus)								Cyphellopsis RA 7896 (Betula)							
Meßreihe		m			n	Q	s (F)		m			n	Q	s (F)	
		L	B	F					L	B	F				
Ausgangsmaterial	1.	8,09	4,25	1,90	50	1,7751	0,19	7,19	2,37	3,03	50	9,5340	0,43		
	2.	8,34	4,37	1,91	50	1,8194	0,19	7,14	2,30	3,10	50	9,9232	0,44		
	3.	8,48	4,38	1,94	50	2,0046	0,20	7,06	2,33	3,03	50	10,1730	0,45		
	1.+2.+3.	8,30	4,33	1,92	150	5,6181	0,19	7,13	2,33	3,06	150	26,6433	0,45		
Kultur auf Betula-Holz	1.	8,10	4,25	1,91	50	1,7602	0,19	7,96	2,46	3,24	50	2,4836	0,22		
	2.	8,23	4,32	1,91	50	1,7105	0,18	7,55	2,37	3,19	50	8,5261	0,41		
	3.	8,21	4,31	1,90	50	1,4098	0,17	7,55	2,39	3,16	50	10,0688	0,44		
	1.+2.+3.	8,18	4,29	1,92	150	5,1273	0,18	7,69	2,41	3,19	150	19,4993	0,37		
Kultur auf Cornmeal	1.	8,06	4,50	1,79	50	1,5631	0,18	7,13	2,31	3,09	50	8,0461	0,40		
	2.	8,01	4,27	1,88	50	1,4414	0,17	7,27	2,38	3,05	50	7,0068	0,37		
	3.	7,77	4,26	1,82	50	1,5188	0,17	7,30	2,37	3,08	50	10,6923	0,46		
	1.+2.+3.	7,95	4,34	1,83	150	4,7919	0,18	7,23	2,35	3,07	150	25,1093	0,41		
Kultur auf Fagus-Holz	1.	8,96	4,73	1,89	50	0,9658	0,14	alle Stichproben sind normalverteilt							
	2.	8,94	4,89	1,83	50	1,7923	0,19								
	3.	9,22	4,88	1,89	50	1,1367	0,15								
	1.+2.+3.	9,04	4,83	1,87	150	3,8320	0,16								
Kultur auf Moser B	1.	7,49	4,31	1,74	50	1,6957	0,18	alle Stichproben sind normalverteilt							
	2.	7,36	4,27	1,72	50	1,4949	0,17								
	3.	7,44	4,32	1,72	50	1,1612	0,15								
	1.+2.+3.	7,43	4,30	1,73	150	4,3566	0,17								

m = Mittelwerte der Meßreihen, Q = Summe der Quadrate der Differenzen einzelner Meßwerte vom Mittelwert der verschiedenen Meßreihen, n = Stichprobenumfang, L = Länge der Sporen (ohne Apiculus) in μm , B = Breite der Sporen (maximale Breite) in μm , F = Faktor, Verhältnis zwischen Sporenlänge und -breite, s = Standardabweichung der Sporenfaktoren, errechnet mit dem χ^2 -Test.

Graphik 1

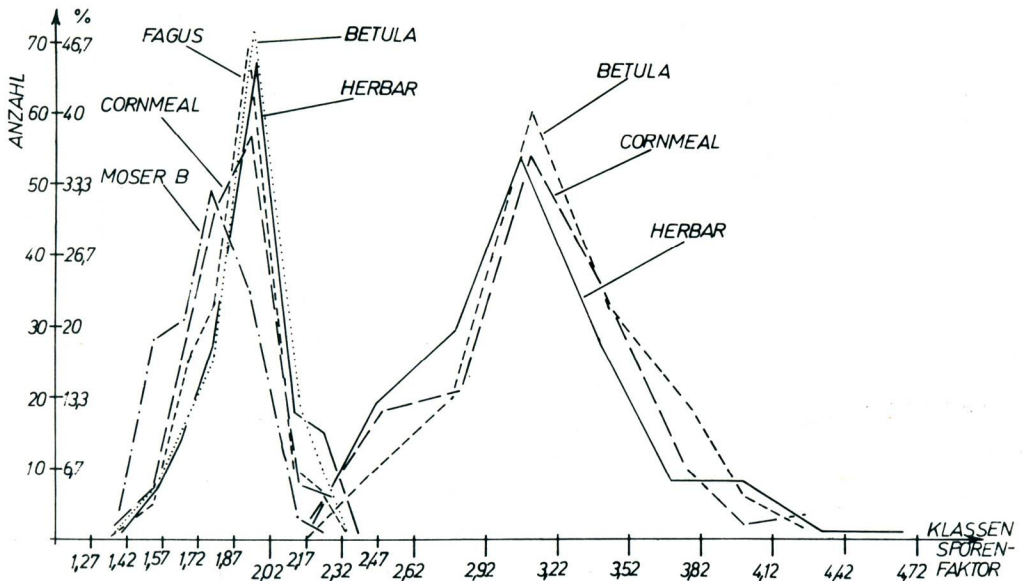
Graphische Darstellung der Mittelwerte der Sporenfaktoren einzelner und zusammengefaßter Meßreihen der beiden *Cyphellopsis*-Stämme RA 7618 (*Fagus*, unten) und RA 7896 (*Betula*, oben) in Abhängigkeit verschiedener Kulturmedien bzw. von Herbarmaterial (Ausgangsfruchtörper).



Die in der Tabelle angegebenen Standardabweichungen „s“ sind durch beiderseits begrenzte Linien angezeigt (Signifikanzschränken). Die Sporenfaktoren von *Cyphellopsis* RA 7618 und *Cyphellopsis* RA 7896 sind in der Standardabweichung der Mittelwerte verschieden voneinander, und die Standardabweichungen überschneiden sich nicht. Die Prüfung auf signifikante Unterschiede zwischen den Sporen beider Stämme ist demgemäß auch positiv.

Graphik 2

Graphische Darstellung der Sporenfaktoren der beiden *Cyphellopsis*-Stämme RA 7618 (links) und RA 7896 (rechts) in Abhängigkeit verschiedener Kulturmedien bzw. von Herbarmaterial (Ausgangsfruktkörper).

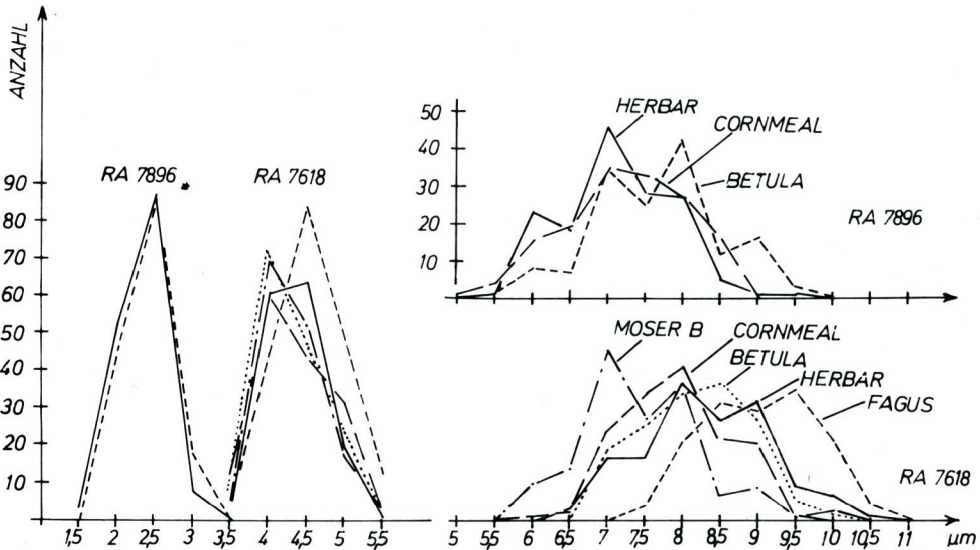


Die je drei Meßreihen der Tabelle sind hier zusammengefaßt. Um die Häufigkeiten der Sporenfaktoren beider Stämme in eine Graphik zu bringen, wurde die Klasseneinteilung so gewählt, daß die Klassengrenzen im Bereich der Überschneidungen der Meßwerte bei beiden gleich sind. Die Klassenbreite bei *Cyphellopsis* RA 7896 ist genau doppelt so groß wie die von *Cyphellopsis* RA 7618. Die eingetragenen Werte sind die Anzahlen (und Prozentzahlen) der in den einzelnen Klassen gemittelten Werte der Sporenfaktoren. Der Bereich, in dem sich die Sporenfaktoren überschneiden, ist nach der statistischen Berechnung nicht signifikant (Irrtumswahrscheinlichkeit 0,01).

Die Graphik zeigt, daß die Sporen von *Cyphellopsis* RA 7618 auf Moser B eine Sonderstellung einnehmen; sie weichen signifikant ab. Zwischen den Sporenfaktoren von *Cyphellopsis* RA 7618 auf *Betula*-Holz bzw. aus dem Herbar einerseits und jenen Sporenfaktoren von Fruchtkörpern auf Cornmeal andererseits treten ebenfalls, allerdings geringere, signifikante Unterschiede auf. Für *Cyphellopsis* RA 7896 ergeben sich keine signifikanten Unterschiede. Alle Graphen sind zu ihren Maxima mehr oder weniger symmetrisch, die Sporenfaktoren deshalb annähernd normal-verteilt, was eine Voraussetzung für die Anwendung der Student-Verteilung ist.

Graphik 3

Graphische Darstellung der Sporenmaße der beiden *Cyphelopsis*-Stämme RA 7618 (*Fagus*) und RA 7896 (*Betula*) in Abhängigkeit verschiedener Kulturmedien bzw. von Herbarmaterial (Ausgangsfruktkörper).



Für die Mehrzahl der unter verschiedenen Kulturbedingungen gewachsenen Fruchtkörper sind die Breitenverteilungen (linke Abbildungshälfte) der Sporen sehr ähnlich. Die zugehörigen Längenverteilungen (rechte Abbildungshälfte) variieren jedoch stärker und verursachen die in Tab. 4 wiedergegebenen, verschiedenen Sporenfaktoren. Eine Ausnahme davon bilden lediglich bei Stamm *Cyphelopsis* RA 7618 die Sporen der Herbarfruchtkörper und jene von auf *Fagus*-Holz gewachsenen Fruchtkörpern. Da für diese Sporen sowohl die Längen- als auch die Breitenverteilungen (allerdings unproportional) zu größeren Werten hin verschoben sind, weichen ihre Sporenfaktoren – jedoch nur unwesentlich – von jenen der auf anderen Kulturmedien gewachsenen Fruchtkörper ab.

Die unter verschiedenen Kulturbedingungen gewonnenen Sporenmaße erlauben folgende Interpretation: Ein auffallendes Charakteristikum beider Stämme ist eine sehr große Variabilität in der Längenverteilung. Die Unterschiede zwischen beiden Stämmen sind dabei nur geringfügig bei *Cyphelopsis* RA 7618 zu etwas kleineren Werten hin verschoben. Die Breitenverteilungen beider Stämme sind hingegen signifikant verschieden und allein für den deutlichen Unterschied in den Sporenfaktoren verantwortlich.

2. Genetische Untersuchungen

a. Fortpflanzungsverhalten: Greis (1942) schreibt in seinen Untersuchungen zur Sexualität von „*Solenia*“ *anomala*, daß der Pilz normalerweise bipolar diözisch sei. Bei einer Anzahl von Mycelkombinationen und Tetradenanalysen wurden sog. Durchbrechungskopulationen (vgl. Brunswik 1924, Raper 1966) festgestellt, die zum großen Teil steril blieben, zum kleineren Teil jedoch noch reife Fruchtkörper mit Sporen ergaben. Die Durchbrechungen bestanden darin, daß Mycelien, die dem „gleichen Geschlecht“ angehörten, miteinander kopulieren konnten. Die „männlichen“ und die „weiblichen“ Mycelien ließen sich morphologisch durch den Wuchs unterscheiden, insofern die „männlichen Mycelien“ einer Herkunft Mü 2 (= München) kleinwüchsig waren und in Einsporkultur bald zugrunde gingen, während die „weiblichen Mycelien“ gut wuchsen und in Einsporkultur lebens-

* Breitenverteilung der Sporen von „Cornmeal“ identisch mit jener von „Betula“.

fähig waren. Ein weiterer „Geschlechtsunterschied“ zwischen den „männlichen und weiblichen“ Mycelien sollten grundsätzlich einseitige Kernübertritte aus dem kleinwüchsigen in das großwüchsige Mycel sein. Bei anderen Herkünften war ein „Geschlechtsunterschied“ der Mycelien nicht vorhanden gewesen.

Im Laufe der von uns durchgeführten genetischen Untersuchungen verringerte sich die Fertilität der beiden *Cyphellopsis*-Stämme nach mehrmonatiger Kultivierung auf den in Tab. 2 und 3 aufgezeigten Nährböden. Die gleiche Beobachtung machte bereits Greis (1942). Sie führte vor allem bei dem von *Betula* isolierten Stamm zu einer stark reduzierten Sporenzahl, die das Isolieren von Einspormycelien erheblich erschwerte. Dieser Nachteil konnte auf „Cornmeal-Agar“ durch Zugabe eines Fichtenwaldbodenextraktes bzw. eines Kiefernzapfenextraktes (vgl. Material und Methode) weitgehend beseitigt werden. Beide Wildstämme bildeten auf diesen Medien reichlich gut sporulierende Fruchtkörper und lassen auch nach 2jähriger Kultur noch keine Fertilitätseinbußen erkennen.

Die von uns in mehreren Vorversuchen mit jeweils 20 Einspormycelien erhaltenen Kreuzungsergebnisse zeigten deutliche Abweichungen von den für ein unifaktorielles oder bifaktorielles Sexualverhalten erwarteten Daten. Deshalb gingen wir der Frage einer möglichen Autodiakryontisierung von Einspormycelien nach. Jeweils 121 Einsporisolate beider Stämme (direktes Aussparen von Fruchtkörpern auf Petrischalen, vgl. Material und Methode) wurden unmittelbar nach dem Auskeimen unter mikroskopischer Kontrolle in Petrischalen zur Anzucht überimpft. Die so gewonnenen Mycelien wurden in einem Zeitversuch über 11 Wochen auf Schnallen und Fruchtkörperbildung überprüft. Die erhaltenen Daten sind in Tabelle 5 zusammengestellt und lassen sich wie folgt interpretieren.

- Für die beiden *Cyphellopsis*-Stämme RA 7618 und RA 7896 ist ein sehr ähnliches Keimverhalten der Sporen charakteristisch. Die Wachstumsgeschwindigkeit der sich bildenden Mycelien liegt für die von *Fagus* isolierte Sippe freilich deutlich hinter jener der Mycelien des *Betula*-Stammes.
- Eine von Greis (1942) beobachtete unterschiedliche Morphologie und Entwicklung haploider „männlicher“ und „weiblicher“ Mycelien konnte bei unseren Isolaten nicht festgestellt werden. Der Prozentsatz an nicht oder nur schlecht wachsenden Kolonien war zwar bei *Cyphellopsis* RA 7618 deutlich höher als bei *Cyphellopsis* RA 7896; dies läßt sich jedoch nicht zur Rechtfertigung für die Annahme einer unifaktoriellen (= bipolar nach Greis, vgl. Prillinger & Six 1980) Sexualität heranziehen. In beiden Fällen lagen die Prozentsätze deutlich über der nach Greis zu erwartenden 1:1-Aufspaltung.
- In unseren Sippen konnten wir einen hohen Anteil von Sporen nachweisen, die zu homothallischen Mycelien heranwuchsen. Von Greis ist keine entsprechende Beobachtung bekannt. Bei *Cyphellopsis* RA 7618 waren dies nach 11 Wochen 76% aller gekeimten Sporen, bei *Cyphellopsis* RA 7896 30,5%. In beiden Fällen zeigen die gegenwärtig noch laufenden Untersuchungen, daß sich die Prozentsätze mit fortschreitender Zeit weiter erhöhen.
- Die Prozentsätze von Einspormycelien mit Schnallen mit und ohne Fruchtkörperbildung zeigen sehr deutlich, daß zwischen Fruchtkörper- und Schnallenbildung kein ursächlicher Zusammenhang besteht. Es wurde vielmehr deutlich, daß an der Fruchtkörperentwicklung haploide wie sekundär dikaryontisierte Hyphen beteiligt sein können. Das über längere Zeiträume gleichzeitige Auftreten von schnallenlosen und schnallenbildenden Mycelabschnitten ließ sich auch an autodikaryontisierenden Einspormycelien in Objektträgerkulturen nachweisen (Abb. 14). Schnallenbildung wurde

bei autodikaryontisierenden Mycelien immer zunächst in den älteren, substratverarmten Stellen (vgl. Klebs 1898, 1899, 1900) in der unmittelbaren Nähe des Impfstückes beobachtet. Diese breitet sich in der Folge über zahlreiche, häufig schmälere und reichlich Anastomosen bildende Hyphen im Mycel aus (Abb. 14). Das auf diese Weise sich neu bildende, dikaryontische Mycel ist durch Schnallenbildung an nahezu allen Septen charakterisiert.

Zur weiteren Aufklärung des Fortpflanzungssystems von *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* wurden von uns über einen Zeitraum von 1 Jahr schnallenlos gebliebene Einspormycelien mit entsprechenden Schwesterstämmen gekreuzt. Die Ergebnisse waren für beide Sippen sehr ähnlich und sind für *Cyphellopsis RA 7618* in Tabelle 6 dargestellt.

Das Ergebnis weicht sehr deutlich von dem für eine heterothallische Art mit 1 oder 2 Kreuzungsfaktoren zu erwartenden Aufspaltungsverhältnis ab. Es läßt sich jedoch gut mit Homothallie, verbunden mit Heterokaryose, erklären. In gutem Einklang steht damit auch die starke Neigung zur Sektorenbildung.

Es ließen sich sowohl Sektoren mit Schnallen als auch solche ohne Schnallen, jedoch mit veränderten Wuchseigenschaften beobachten. Das völlige Ausbleiben einer Dikaryontisierung in den Mycelien von P22, P37, P54 und P57 spricht für ein Vorliegen von Sterilitätsgenen, wie dies auch bereits von Greis (1942) wahrscheinlich gemacht wurde. Eine einseitige Dikaryontisierung ließ sich mehrmals bei den Mycelien P15, P20, P26 und P46 aufzeigen. Aus ihrem Kreuzungsverhalten läßt sich aber keine ausschließliche Kernakzeptoreigenschaft bzw. eine „weibliche Funktion“ ableiten.

Tabelle 5

Ontogenetische Entwicklung von Einspormycelien von *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896*

	RA 7618 (Fagus)				RA 7896 (Betula)							
isolierte Einspormycelien	121				121							
Sporenceimung/nach Tagen	2-4				2-4							
erste Kolonien makroskopisch erkennbar/nach Tagen	9				4							
Kolonien makroskopisch erkennbar nach 3 Wochen in %	62				95							
	Ausfälle	kein Wachstum	ohne Fruchtkörper	mit Fruchtkörper./-init.	Ausfälle	kein Wachstum	ohne Fruchtkörper	mit Fruchtkörper./-init.				
Fruchtkörper- und Schnallenbildung in Petrischalen nach 6 Wochen, 22° C in %	5	10,5	Schnallen				2,5	2,5	Schnallen			
			+	-	+	-			+	-	+	-
			22,5	34	26,5	1,5			0	9	20,5	76
Fruchtkörper- und Schnallenbildung in Kulturröhrchen nach 11 Wochen in % (14 Tage, 22° C Rest 4° C)	5	10,5	1	3,5	75	5	2,5	2,5	24	58,5	6,5	6

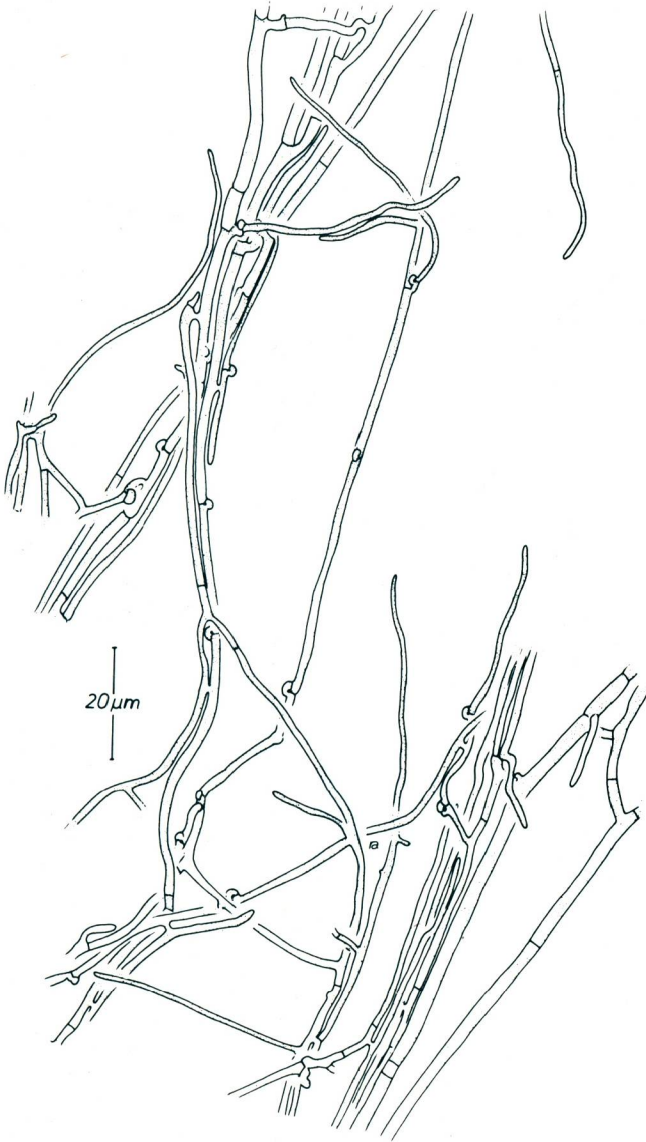
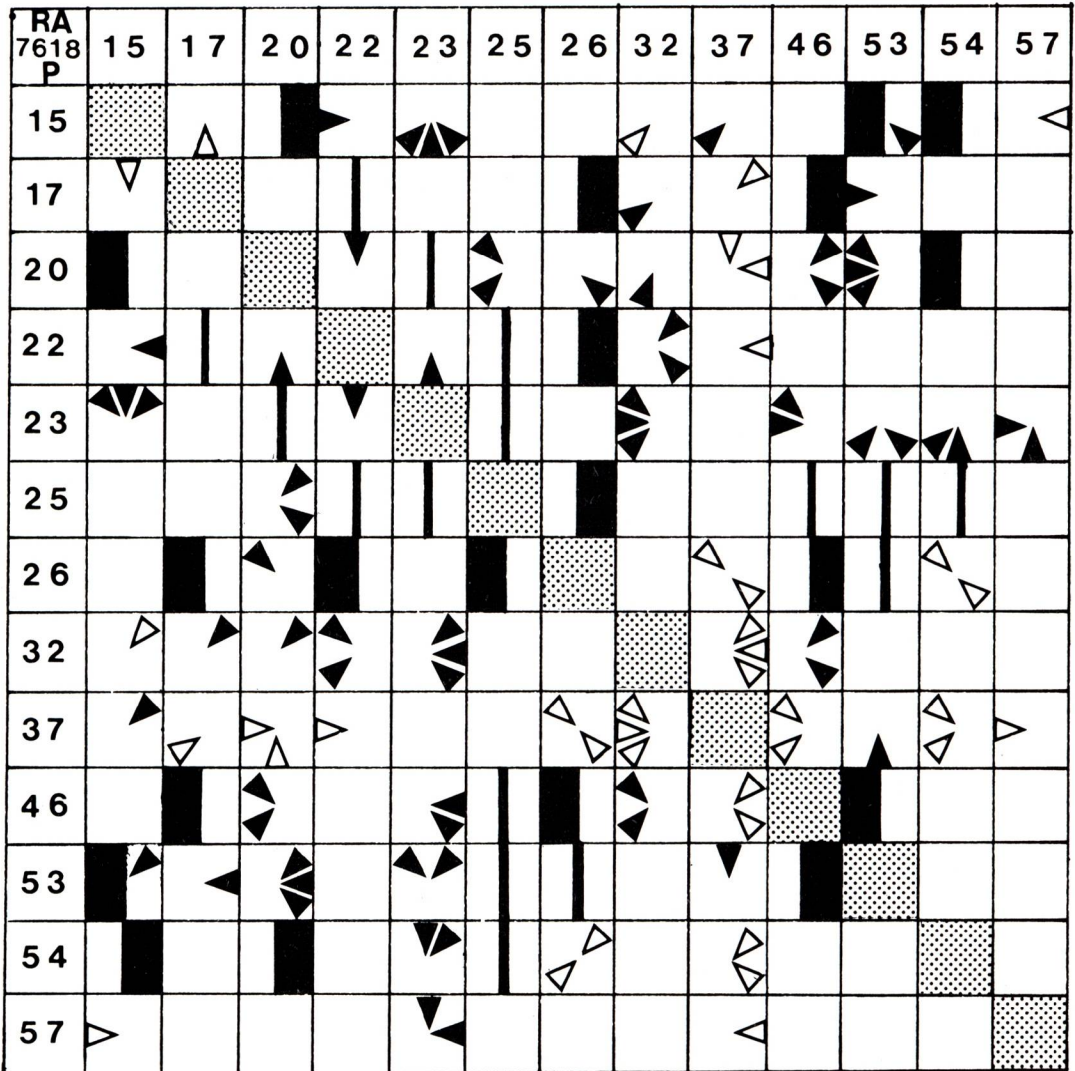


Abb. 13: Beginn der Autodikaryontisierung in Einspormycelien von *Cyphellopsis RA 7618*: Ausschnitt aus älterem Mycelbereich nahe des Impfstücks (unten) auf Objektträgerkulturen mit Fichtenwaldbodenextrakt-Medium. Mit der Neubildung zahlreicher, anastomosierender Hyphen geht eine fortschreitende Zunahme der Schnallenbildung einher (vgl. Text).



Zeichenerklärung zu Tabelle 6: Kreuzung von *Cyphellopsis* RA 7618 P x RA 7618 P

- schwarze Rechtecke: Stamm wurde dikaryontisiert (z. B. P15 x P20: Stamm P20 wurde dikaryontisch).
- schwarze Dreiecke: In dem betreffenden Stamm bildeten sich dikaryontische Sektoren (z. B. P15 x P23: in P15 wie in P23 bildeten sich dikaryontische Sektoren).
- schwarze Mittellinie: In der Kontaktzone beider Stämme bilden sich Schnallen (z. B. P17 x P22: nur der Kontaktzonenbereich wurde dikaryontisiert).
- weißes Feld: keine Schnallenbildung feststellbar.
- weiße Dreiecke: Es entstanden morphologisch charakterisierbare Sektoren, ohne daß sich Schnallen bilden (z. B. P15 x P57: in Stamm P57 bildete sich ein Luftmycelsektor).

b. Vorliegen genetischer Isolationsmechanismen

Die folgenden Untersuchungen sollten klären, ob die beiden morphologisch und in ihrem Kulturverhalten bisher gut abgrenzbaren *Cyphellopsis*-Sippen RA 7618 und RA 7896 auch genetisch isoliert sind.

Es stellte sich dabei die Frage, ob ein weitgehend auf Inzucht ausgerichtetes Fortpflanzungssystem als genetischer Isolationsmechanismus ausreicht, oder ob eine genetische Isolation durch cytoplasmatische Inkompatibilitätsgene (vgl. Prillinger & Six 1980) noch verstärkt wird. Dies sollte sich in Form einer Grenzwall- oder Barragebildung in der Kontaktzone von Intersippenkreuzungen äußern.

Eine erste Auswertung von Kreuzungen zwischen jeweils 25 Einspormycelien der Sippen *Cyphellopsis* RA 7618 und RA 7896 machte drei verschiedene, morphologisch sichtbare Wechselwirkungen der beteiligten Mycelien erkennbar: a. ein normales Ineinandervachsen (Abb. 16a), b. Barragebildung mit einer deutlich luftmycelfreien Trennzone zwischen beiden Mycelien (Abb. 16b) (Brodie 1936, Vandendries 1932) und c. Grenzwallbildung (Esser & Hoffmann 1977, Ullrich & Anderson 1978), eine verstärkte Ausbildung von weißem Luftmycel in der Trennzone (Abb. 16c, d). Es fiel dabei auf, daß sich Barrage- und Grenzwallbildung nicht immer eindeutig trennen lassen. In zwei Fällen war eine Hälfte der Kontaktzone als Barrage die andere hingegen als Grenzwall ausgebildet. Dies deutet darauf hin, daß Grenzwall- und Barragebildung allein in einem quantitativen Unterschied des gleichen biologischen Phänomens begründet liegen. Bei der Grenzwall- wie bei der Barragebildung sind in der Kontaktzone lytische Prozesse festzustellen (Abb. 14a), und diese plasmatische Wechselwirkung könnte der Grund der besseren Luftmycelbildung im Grenzbereich der lytischen Zone sein. Möglicherweise ist dies ernährungsphysiologisch begründet.

Während in allen Intra-Sippen-Kreuzungen Barrage- und Grenzwallbildung nur gelegentlich beobachtet wurden, trat vor allem die Grenzwallbildung in Inter-Sippen-Kreuzungen mit großer Häufigkeit auf. Es wurden teilweise Werte bis zu 100% beobachtet, wobei sich ein gewisser Einfluß des Kulturalters bemerkbar machte. Bei längere Zeit im Kühlraum gelagerten Stämmen war die Grenzwallbildung besonders deutlich ausgeprägt.

Obwohl bei heterothallischen Sippen die Bildung eines Grenzwalles (borderline) häufig als Artkriterium diskutiert wird (*Auricularia*: Duncan & MacDonald 1967; *Pleurotus*: Anderson et al. 1973, Bresinsky et al. 1977; *Polyporus*: Hoffmann & Esser 1978; *Armillariella*: Ullrich & Anderson 1978), schien es uns aufgrund der oben besprochenen Beobachtungen und den im folgenden aufgeführten Experimenten für eine Artabgrenzung bei der homothallischen Art *Cyphellopsis* spec. nur bedingt geeignet. Wir konzentrierten uns für den Nachweis einer eventuell genetischen Isolation auf zwei bereits aus der Literatur bekannte Fakten:

- Nachweis einer vegetativen Anastomosenbildung, wie sie bereits von Reinhardt (1892) an verschiedenen *Peziza*-Arten und von Davidson et al. (1932) sowie van Uden (1951) an verschiedenen Dermatophyten erfolgreich angewandt wurde.
- Dikaryon-Monokaryon-Kreuzungen, wie sie von Buller (1930, 1931) zum Nachweis einer Dikaryontisierung von haploiden Mycelien durch Dikaryen verwendet wurden.

Als Monokaryen wurden die 13 bereits in Tabelle 6 angegebenen, stabilen, haploiden Mycelien von *Cyphellopsis* RA 7618 ausgewählt. Als Dikaryen gingen 20 autodikaryontisierte Einspormycelien von *Cyphellopsis* RA 7896 in die Untersuchungen ein. Das mor-



Abb. 14: Nachweis von vegetativen Anastomosen in Intersippenkreuzungen von *Cyphellopsis* RA 7618 x RA 7896. Für eine einfachere mikroskopische Erkennung wurden Dikaryon (Schnallenbildung) x Monokaryon (schnallenloses Mycel)-Kreuzungen verwendet. Die Bildung von vegetativen Anastomosen ist mit Pfeilen hervorgehoben. – a: Ausschnitt aus der Kontaktzone (oben RA 7896 mit Schnallen; unten RA 7618, ohne Schnallen). – b: Ausschnitt aus dem haploiden Mycel mit vegetativer Anastomose (Stamm RA 7618). – Der Anastomosenbildung geht eine deutliche zygotrophe Wachstumsreaktion und Hyphenaneinanderlagerung (unterer Pfeil) voraus. Die Anastomosenbildung zwischen Hyphen der beiden Sippen ist von einer deutlichen, cytoplasmatischen Letalreaktion (nichtpunktierte Hyphenabschnitte) begleitet.

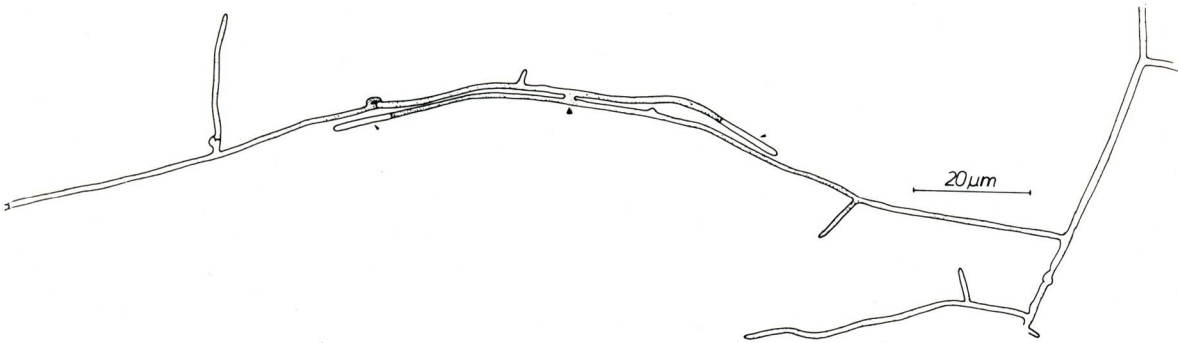


Abb. 15: Vegetative Zapfen-zu-Zapfen-Anastomose mit cytoplasmatischer Letalreaktion innerhalb der Sippe *Cyphellopsis* RA 7896.

phologische Bild dieser Kreuzungen war in allen Fällen einheitlich durch die Bildung eines Grenzwalles gekennzeichnet. Dies ist in Abb. 16c dargestellt.

Die genetische Auswertung der 20 Dikaryon-Monokaryon-Kreuzungen zeigte, daß in drei Fällen das haploide Mycel noch vollständig von *Cyphellopsis* RA 7896 dikaryontisiert wurde (Abb. 16d); die haploiden Kontrollansätze blieben während des Versuchszeitraumes noch vollständig ohne Schnallen. Allerdings kann nicht restlos ausgeschlossen werden, daß sich nur die an der Kreuzung beteiligten, haploiden Mycelien während des Kreuzungsversuchs autodikaryontisiert haben könnten. Eine solche schon im Kontrollansatz erfolgte sekundäre Dikaryontisierung war der Grund, daß eine Kreuzung nicht berücksichtigt werden konnte. Die 16 verbleibenden Kreuzungen wiesen zwar in der Kontaktzone Schnallen auf, es erfolgte jedoch keine Dikaryontisierung des haploiden Mycels innerhalb der mit 15 Tagen festgelegten Untersuchungsperiode.

Der Nachweis einer aktiven Erkennungsreaktion und einer vegetativen Anastomosenbildung von Mycelien der beiden *Cyphellopsis*-Sippen ist in Abb. 14 wiedergegeben. Zur eindeutigen, morphologischen Erkennbarkeit der Mycelien im Mikroskop wurden die Dikaryon-Monokaryon-Kreuzungen verwendet.

Während vegetative Anastomosen innerhalb des gleichen Mycels sehr häufig auftraten, waren sie zwischen beiden Mycelien in einer ersten, gut auswertbaren Zeitperiode von einer Woche lediglich auf wenige Stellen beschränkt. Eine erfolgreiche, meist seitlich erfolgende Zapfen-zu-Zapfen-Anastomosenbildung (van Uden 1951) war mit einer vollständigen cytoplasmatischen Lyse der terminalen Hyphenzelle verbunden. Dieses Phänomen ließ sich sowohl bei Anastomosenbildung zwischen dikaryontischen und haploiden Hyphen innerhalb des gleichen Mycels (Abb. 15) als auch bei Anastomosenbildung zwischen den Mycelien von *Cyphellopsis* RA 7618 und *Cyphellopsis* RA 7896 nachweisen. Im letzteren Fall war die lytische Reaktion meist wesentlich intensiver und häufiger, und sie trat meist bereits vor der eigentlichen Anastomosenbildung ein.

Die aus den genetischen Untersuchungen gewonnenen Daten lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Zwischen den Sippen *Cyphellopsis* RA 7618 und RA 7896 besteht zwar eine weitgehende genetische Isolation, die durch Homothallie und somit durch ein auf starke Inzucht

abzielendes Fortpflanzungssystem zusätzlich begünstigt ist. Diese genetische Isolation ist freilich nicht vollständig, was sich in einer deutlichen Hyphenerkennungsreaktion, in der Fähigkeit zur Bildung von „Inter-Sippen-Anastomosen“ und in einem eingeschränkten Kernaustausch niederschlägt.

3. Diskussion

Die beiden Sippen *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* zeigen neben deutlichen Unterschieden viele geringere Verschiedenheiten und mehrere Gemeinsamkeiten.

Deutlich abweichende, anatomische Merkmale sind in Sporenmaßen, -faktoren und Basidienmaßen zu sehen. Darüber hinaus lassen erste transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen an den Sporen beider Stämme einen unterschiedlichen Bau der Wände erkennen, jedoch bedürfen diese Ergebnisse noch der Bestätigung. Die Einspormycelien von *RA 7618* wachsen wesentlich langsamer als jene von *Cyphellopsis RA 7896*. Ein deutlicher Unterschied liegt in der Fähigkeit zur Fruchtkörperbildung auf künstlichem Medium: Es hat den Anschein, als stelle *Cyphellopsis RA 7896* an das Substrat wesentlich höhere Ansprüche, denn *Cyphellopsis RA 7896* bildet auf weniger Medien als *Cyphellopsis RA 7618* Fruchtkörper und diese in geringerer Zahl.

Als geringe, freilich nicht unwichtige Abweichungen könnten vielleicht gelten: Wandstärke der Randhaarblasen, Größe der Öltropfen in Tramahyphen und Basidien, unterschiedliche Kolonieförmigkeit. Jedoch konnte auf die Wanddicke der Randhaarblasen nur indirekt über die abweichende Neigung zum Kollabieren geschlossen werden; bei den Öltropfen zeigte sich – zumindest bei jenen der Basidien –, daß ihre Größe von Kulturbedingungen oder von Austrocknungsvorgängen abhängig sein könnte; die Kolonieförmigkeit andererseits mag durch die Oberfläche und Zusammensetzung des Substrats beeinflußt sein.

Vorläufig in ihrer Bedeutung noch schlecht einzuschätzende Merkmale sind die abweichende Ausbildung der Fruchtkörperansatzstelle (im oder oberhalb des Substrats), die verschieden starke Ausprägung des Subiculus (zwischen den Fruchtkörpern der Kolonie oder auch außerhalb) und unterschiedliches Substrat (*Fagus*–*Betula*).

Inwieweit bei der Ausprägung des Subiculus und der Fruchtkörperansatzstelle die Oberfläche des Substrats eine Rolle spielt, ist noch nicht abgeklärt. Es ist zumindest auffällig, daß die Fruchtkörper auf *Betula* meist der verhältnismäßig weichen Borke entspringen, während die Fruchtkörper auf *Fagus* überwiegend dem entscheidend härteren Holz aufsitzen. Bezüglich der Substratansprüche der beiden *Cyphellopsis*-Sippen hat sich zwar in Kultur gezeigt, daß *RA 7896* offensichtlich nicht in der Lage ist, auf *Fagus*-Ästchen Fruchtkörper zu bilden; jedoch scheint bei diesem Versuch nicht gesichert, daß dem Pilz verwertbares Holz zur Verfügung stand. Dies ist vielleicht für *Cyphellopsis* von Bedeutung, denn für viele Pilze ist nachgewiesen, daß sie Glieder einer geregelten Sukzessionskette sind (Kreisel 1961, Runge 1975). Offensichtlich müssen dabei vorangehende Organismen das Substrat für nachfolgende aufbereiten. *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* wurden zwar von unterschiedlichem Substrat isoliert, doch ist noch nicht geklärt, ob diese Sippen auf ihr Substrat spezialisiert sind.

Stichprobenartige Untersuchungen zeigten zumindest, daß Fruchtkörper mit größeren Sporenfaktoren (größer als 2,4) auf *Fagus*- wie auf *Betula*-Holz vorkommen können, Fruchtkörper mit kleineren Sporenfaktoren scheinen in Natur auf *Betula*-Holz nicht aufzutreten.

Bezüglich Kultureigenschaften zeigen die beiden Sippen ebenfalls Unterschiede. Auf einigen künstlichen Medien wächst das Mycel von *Cyphellopsis RA 7618* mit filziger Oberfläche, *Cyphellopsis RA 7896* hingegen mit glatter. Bei Kultur auf feuchtem *Fagus*- bzw. *Betula*-Holz wächst das Mycel von *Cyphellopsis RA 7618* zum Teil an der Oberfläche, das von *Cyphellopsis RA 7896* ist nicht zu erkennen.

Die festgestellten morphologischen und anatomischen Unterschiede (besonders Merkmale der Sporen und Basidien) scheinen die Trennung der beiden *Cyphellopsis*-Sippen auf Artniveau zu rechtfertigen.

Die genetischen Untersuchungen an *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* haben in beiden Fällen ein durch Homothallie in Verbindung mit Heterokaryose reguliertes Fortpflanzungsverhalten gezeigt.

Für die nach und nach erfolgende Autodikaryontisierung mit gleichzeitiger Schnallenbildung in der Nähe des Impfstückes haploider Einspormycelien dürften Mangelbedingungen in der Ernährung als physiologisches Stimulans von Bedeutung sein (Klebs 1898, 1899, 1900; Buller 1933). Der Schnallenbildung geht dabei zunächst eine lebhaft Anastomosenbildung über sekundär angelegte Hyphen voraus. Alle von Buller (1933) beschriebenen vier Arten von Hyphenfusionen (Ende-zu-Ende-Anastomosen, Ende-zu-Zapfen-Anastomosen, Zapfen-zu-Zapfen-Anastomosen, Schnallenbildung) ließen sich auf Objektträger-Kulturen nachweisen.

Ein von Greis (1938, 1942) bei einer „Münchener Sippe (Mü 2)“ festgestellter morphologischer Dimorphismus mit bald zugrundegehenden schmalhyphigen „männlichen“ und gut lebensfähigen breithyphigen „weiblichen“ Mycelien wurde von uns nicht beobachtet. Alle schlecht wachsenden Mycelien (vgl. Tab. 5) ließen sich immer einfacher als morphologische oder physiologische Defektmutanten interpretieren. In keinem Fall wurde – wie bei Greis (1942) – eine 1:1-Aufspaltung solcher Stämme in der Nachkommenschaft festgestellt.

Es ist offensichtlich ein unglücklicher Zufall, daß Greis (1941, 1942) bei seinen Untersuchungen über die Sexualität bei Pilzen nur auf zwei homothallische Arten (*Sordaria fimicola*, *Solenia* (= *Cyphellopsis*) *anomala*) gestoßen ist. Seine Ergebnisse interpretierte Greis in Anlehnung an Hartmann (1930, 1931) als relative Sexualität. Nach heutigen Erkenntnissen wird das Sexualverhalten von *Sordaria fimicola* als Homothallie in Verbindung mit Heterokaryose einfacher erklärt (Olive 1954, 1963). In der vorliegenden Arbeit konnte dies auch für *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* aufgezeigt werden.

Die geringen Prozentsätze über längere Zeit stabil bleibender haploider Einspormycelien ließen zwar auch uns zunächst Amphithallie (Lange 1952, Kühner 1977) und damit ein Vorliegen von miktohaplontischer Homothallie (Prillinger & Six 1980) vermuten. Aufgrund cytologischer Untersuchungen an Mycelien (Prillinger & Agerer, unveröffentlicht) und an keimenden Sporen (Greis 1942) kann dies ausgeschlossen werden.

Greis zeigt in seinen Untersuchungen 1- bis 2kernige Sporen. Sind die Sporen 2kernig, so soll der zweite Kern immer auf eine postmeiotische Mitose in den Sporen zurückgehen. Die diesbezüglich von uns stichprobenartigen, transmissionselektronenmikroskopischen Studien stehen in ihren Ergebnissen mit den Befunden Greis' in gutem Einklang. Die Kernzahl der Sporen soll jedoch in einer späteren Arbeit auch färbetechnisch überprüft werden.

Die bisher zur Abgrenzung der beiden Sippen *Cyphellopsis RA 7618* und *RA 7896* vorgenommenen Experimente lassen sich wie folgt interpretieren:

Für die homothallischen *Cyphellopsis*-Sippen erwiesen sich die häufig in der Literatur für heterothallische Arten aufgeführten Intersterilitätsteste (Biggs 1937, Boidin 1951, Bresinsky et al. 1977, Eriksson 1950, Korhonen 1978, Lange 1952, Mounce & Macrae 1938) als kaum geeignet. Selbst bei einem Auftreten von Schnallen in der Kontaktzone konnte ein Autodikaryontierungsprozeß nicht ausgeschlossen werden. Duncan & MacDonald (1967), Esser & Hoffmann (1977) und Ullrich & Anderson (1978) schlugen als habituell leicht erkennbares Charakteristikum von Intersippenkreuzungen die Bildung eines weißen oder pigmentierten Luftmycelgrenzwalles (line of demarcation, zone of aversion, border line) in der Kontaktzone vor; für die beiden *Cyphellopsis*-Sippen erwies sich dieses Kriterium nur als bedingt geeignet. Das gleiche, gelegentlich nur etwas abgeschwächte Phänomen trat nämlich stets auch in Intra-Sippen-Kreuzungen auf.

Als ein gut verwertbares Indiz für ein Vorliegen weiterer genetischer Isolationsmechanismen – und damit für eine Klärung der Sippenstruktur bei *Cyphellopsis* – erwies sich das Ausbleiben oder das Bilden von vegetativen Anastomosen. Reinhardt (1892) verwendete dieses Kriterium bei verschiedenen *Peziza*-Arten. Der darauf gründende, genaue Nachweis einer möglichen oder nichtmöglichen genetischen Kommunikation zwischen Mycelien wurde in den folgenden Jahren auch häufiger verwendet: Laibach 1928 und Köhler 1929, 1930 an einer Vielzahl verschiedener Ascomyceten, Davidson et al. 1932 und van Uden 1952 an verschiedenen Dermatophyten, Kemp 1975 an *Coprinus*-Arten. Van Uden hat den Nachweis methodisch verfeinert; Kemp typifizierte diese beobachteten Wechselwirkungen anhand seiner Beobachtungen an nah verwandten *Coprinus*-Arten. Da sich Kemp bei seinen Untersuchungen im wesentlichen auf Wechselwirkungen von Oidien mit Mycelien bezieht, wurden in dieser Arbeit seine Kriterien für eine Verwandtschaft nicht berücksichtigt.

Die beiden von uns untersuchten *Cyphellopsis*-Sippen ließen in Objektträger-Kulturen eine deutliche, „interspezifische“, zygotrope Reaktion erkennen. Im weiteren Verlauf bildeten sich in einigen Fällen neben nichtanastomosierenden Hyphenaneinanderlagerungen (hyphal adhesions) noch deutliche Zapfen-zu-Zapfen-Anastomosen, wodurch die Mycelien zu Kernaustausch befähigt sein können (vgl. Buller 1933). Hyphenaneinanderlagerungen traten häufig auch ohne vegetative Anastomosenbildung ein. Sowohl bei Hyphenaneinanderlagerungen als auch nach vegetativer Anastomosenbildung ließ sich in den beteiligten Hyphenkompartimenten beider Partner eine cytoplasmatische Letalreaktion feststellen. Das weitere Schicksal der beteiligten Kerne konnte bisher noch nicht abgeklärt werden.

Nach Kemp (1975) würde dieser Befund eine Trennung der beiden Sippen zumindest in Kleinarten rechtfertigen. Da diese plasmatische Letalreaktion von uns aber auch gelegentlich innerhalb von Einspormycelien beobachtet wurde, haben wir für eine vorläufige Verwandtschaftsinterpretation das Fehlen oder das Vorhandensein vegetativer Anastomosen vorgezogen. Eine Trennung der beiden *Cyphellopsis*-Sippen RA 7618 und RA 7896 auf Artniveau scheint demzufolge nicht gerechtfertigt. Die genetischen Daten sprechen vielmehr dafür, daß in der Gattung *Cyphellopsis* vermutlich ein Formenschwarm vorliegt, der sich in lebhafter Mikroevolution befindet. Ein hohes Maß von freier genetischer Variabilität in verschiedenen Sippen wird durch das Zusammenwirken zumindest zweier genetischer Isolationsmechanismen begünstigt: ein auf starke Inzucht ausgerichtetes homothallisches Kreuzungssystem und zusätzliche cytoplasmatische Inkompatibilitätsgene (vgl. Prillinger & Six 1980).

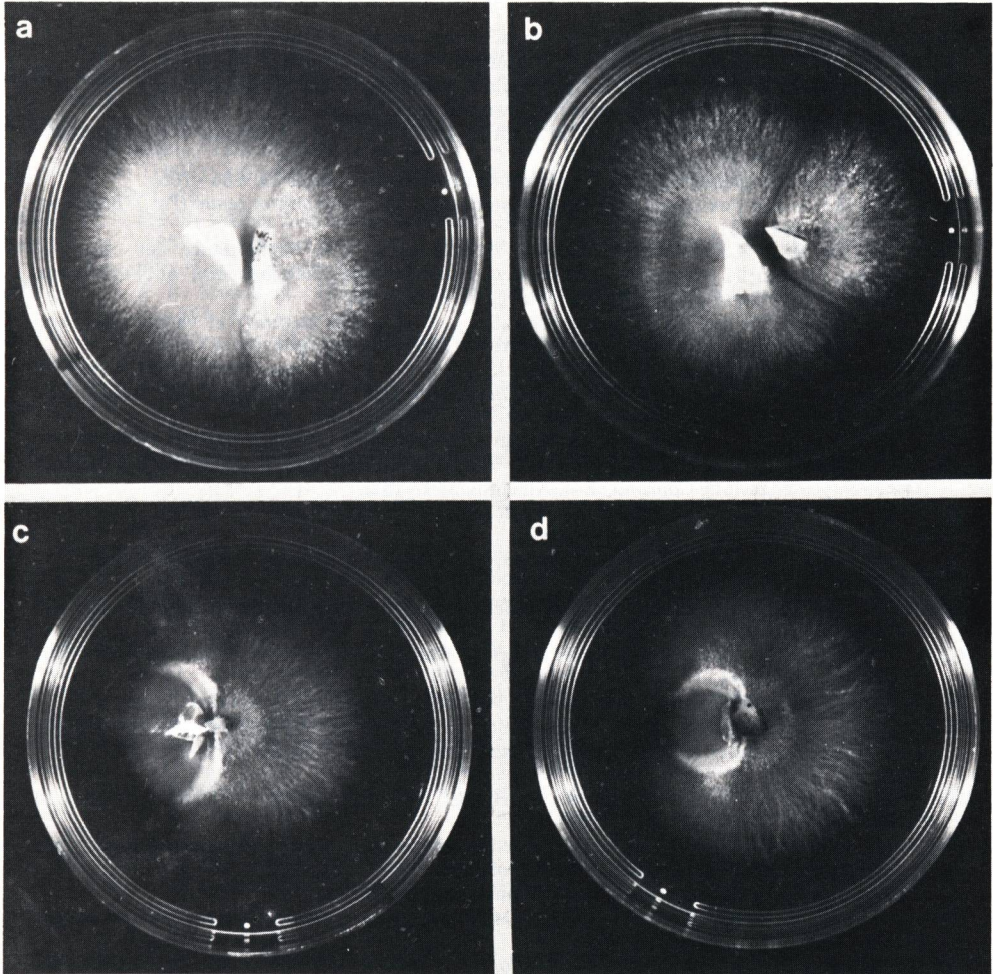


Abb. 16: Makroskopisch erkennbare Interaktionen in der Mycelkontaktzone der beiden homothalischen *Cyphellopsis*-Sippen RA 7618P x RA 7896P.

a–b: Kreuzung zweier autodikaryontischer Einspormycelien, a: normales Ineinanderwachsen, b: Barragebildung mit luftmycelfreier Trennzone. c–d: Kreuzung von haploid stabilen Einspormycelien (RA 7618 links) mit bereits dikaryontischen Einspormycelien (RA 7896 rechts); weitere Erklärungen in Text, c: Grenzwallbildung ohne Dikaryontisierung des haploiden Mycels, d: Grenzwallbildung mit Dikaryontisierung des haploiden Mycels.

Literatur

- AGERER, R. (1972) – Zwei cyphelloide Pilze Deutschlands, Westfal. Pilzbriefe 6: 1–9.
 – (1973) – *Rectipilus*. Eine neue Gattung cyphelloider Pilze. Persoonia 7: 389–436.
 – (1975) – *Flagelloscypha*. Studien an cyphelloiden Basidiomyceten. Sydowia 27: 131–264.
 – (1978) – Cyphelloide Pilze aus Teneriffa. Nova Hedwigia 30: 295–341.
- ANDERSON, M. A., S. S. WANG & J. W. SCHWANDT (1973) – The *Pleurotus ostreatus-sapidus* species complex. Mycologia 65: 28–35.
- BIGGS, R. (1937) – The species concept in *Corticium coronilla*. Mycologia 29: 686–706.
- BIODIN, J. (1951) – Sur l'existence de races intersterile chez *Gloeocystidium tenue* (Pat.). Bull. Soc. Myc. Fr. 66: 204–221.
 –, P. TERRA & P. LANQUETIN (1968) – Contribution a la connaissance des caracteres Myceliens et sexuels des genres '*Aleurodiscus*', '*Dentrothele*', '*Laeticorticium*' et '*Vuilleminia*' (*Basidiomycetes, Corticiaceae*). Bull. Soc. Myc. Fr. 84: 53–84.
 – & P. LANQUETIN (1974) – *Peniophora* (Subg. *Duportella*) *kuehneri* et *halmii* novae sp.; reflexions sur les genres *Peniophora* et *Duportella*. Trav. Myc. no. spec. 43: 47–60.
- BRESINSKY, A., O. HILBER & H. P. MOLITORIS (1977) – The Genus *Pleurotus* as an Aid for Understanding the Concept of Species in *Basidiomycetes*. In: H. CLÉMENÇON (ed.): The Species Concept in *Hymenomycetes*. Bibl. Myc. 61: 228–250.
- BRODIE, H. J. (1936) – The barrage phenomenon in *Lenzites betulina*. Genetica 18: 61–73.
- BRUNSWIK, H. (1924) – Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Bot. Abhandl. 5: 1–152.
- BULLER, A. H. R. (1930) – The biological significance of conjugate nuclei in *Coprinus lagopus* and other *Hymenomycetes*. Nature 126: 686–689.
 – (1933) – Researches on Fungi 5. Longmans, Green and Co., London; Hafner Publishing Co., New York.
- CLÉMENÇON, H. (1979) – Biometrische Untersuchungen zur Variabilität der Basidiosporen. Beih. Sydowia Ann. Mycol. 8: 110–138.
- COOKE, W. B. (1961) – The Cyphellaceous Fungi. A Study in the *Porotheleaceae*. Beih. Sydowia Ann. Mycol. 4: 1–144.
 – (1976) – On *Cyphellopsis anomala* (Pers. ex. Fr.) Donk. Mem. N. Y. Bot. Gard. 28:32–37.
- DAVID, A. & H. ROMAGNESI (1972) – Contribution a l'étude de leucospores français et description d'une espèce nouvelle: *Leucoporus meridionalis* nov. sp. Bull. Soc. Myc. Fr. 88: 293–303 fs. 1–10, pls. 1–2.
- DAVIDSON, A. M., E. S. DOWDING & A. H. R. BULLER (1932) – Hyphal Fusions in *Dermatophytes*. Can. J. Res. 6: 1–20.
- DONK, M. A. (1931) – Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomyceteae en Homobasidiomyceteae – Aphylophorales. Deel I. Meded. Ned. mycol. Verh. 18–20: 65–200.
 – (1962) – Notes on *Cyphellaceae* – II. Persoonia 2: 331–348.
- DUNCAN, E. G. & J. A. MacDONALD (1967) – Micro-evolution in *Auricularia auricula*. Mycologia 59: 803–818.
- ERIKSSON, J. (1950) – *Peniophora* Cke., sect. *Coloratae* Bourd. & Galz. Symb. Bot. Upps. 10: 1–76.
- ESSER, K. & P. HOFFMANN (1977) – Genetic Basis for Speciation in Higher *Basidiomycetes* with Special References to the Genus *Polyporus*. In: H. CLÉMENÇON (ed.): The Species Concept in *Basidiomycetes*. Bibl. Myc. 61: 189–203.
- GREIS, H. (1938) – Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Basidiomyceten IV. Entwicklungsgeschichte von *Solenia anomala*. Jahrb. wiss. Bot. 87: 244–266.
 – (1941) – Mutations- und Isolationsversuche zur Beeinflussung des Geschlechts von *Sordaria fimicola* (Rob.). Z. Bot. 37: 1–116.
 – (1942) – Relative Sexualität und Sterilitätsfaktoren bei dem Hymenomyceten *Solenia*. Biol. Zentralbl. 62: 46–92.
- HARTMANN, M. (1930) – Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungsl. 54: 76–126.
 – (1931) – Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie. Naturwissenschaften 19: 8–37.
- HOFFMANN, P. & K. ESSER (1978) – Genetics of Speciation in the Basidiomycetous Genus *Polyporus*. Theor. Appl. Genet. 53: 273–282.
- KEMP, R. F. O. (1975) – Breeding Biology of *Coprinus*-spp. in the Section *Lanatulii*. Trans. Br. Mycol. Soc. 65: 375–388.
- KLEBS, G. (1898) – Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I. Jahrb. wiss. Bot. 32:1–70.
 – (1899) – Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze II. Jahrb. wiss. Bot. 33:513–593.
 – (1900) – Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze III. Jahrb. wiss. Bot. 35: 80–203.

- KÖHLER, E. (1929) – Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Anastomosen der Pilze I. *Planta* 8: 140–153.
– (1930) – Zur Kenntnis der vegetativen Anastomosen der Pilze II. *Planta* 10: 495–522.
- KORHONEN, K. (1978) – Interfertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex. *Karstenia* 18: 31–42.
- KREISEL, H. (1961) – Die Entwicklung der Mykozönose an *Fagus*-Stubben auf norddeutschen Kahlschlägen. *Feddes Repert. Beih.* 139: 227–232.
- KÜHNER, R. (1977) – Variation of nuclear behaviour in the *Homobasidiomycetes*. *Tr. Br. Mycol. Soc.* 68: 1–16.
- LAIBACH, F. (1928) – Über Zellfusionen bei Pilzen. *Planta* 5: 340–359.
- LANGE, M. (1952) – Species concept in the genus *Corpinus*, a study of the significance of intersterility. *Dan. Bot. Ark.* 14:1–164.
- MOUNCE, I. & R. MACRAE (1938) – Interfertility phenomena in *Fomes pinicola*. *Can. J. Res. Comm.* 16: 354–376.
- OLIVE, L. S. (1954) – Cross-karyogamy and segregation in a homothallic fungus. *Bull. Torrey bot. Club* 81: 95–97.
– (1963) – Genetics of homothallic fungi. *Mycologia* 55: 93–103.
- PRILLINGER, H.-J. (1976) – Genetische Kontrolle der Phenoloxydase „Laccase“ des Ascomyceten *Podospora anserina*. *Cramer, Vaduz*.
– & W. SIX (1980) – Genetische Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei höheren Pilzen (Plant Syst. Evol., in Vorbereitung).
- RAPER, J. R. (1959) – Sexual versatility and evolutionary processes in fungi. *Mycologia* 51: 107–125.
– (1966) – Genetics of Sexuality in Higher Fungi. *Ronald Press Company, New York*.
- REDHEAD, S. A. (1973) – Some cyphelloid Basidiomycetes of British Columbia. *Syesis* 6: 221–227.
- REID, D. A. (1961) – Fungi venezuelani V. The *Cyphellaceae* of Venezuela. *Kew Bull.* 15: 261–275.
– (1963) – Notes on some Fungi of Michigan – I. *‘Cyphellaceae’*. *Persoonia* 3: 97–154.
- REINHARDT, M. O. (1892) – Das Wachstum der Pilzhypen. *Jahrb. wiss. Bot.* 23: 479–566.
- RUNGE, A. (1975) – Pilzsukzession eines Laubholzstumpfes. *Z. Pilzkd.* 41: 31–38.
- SAUTTER, C. (1978) – Vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen an *Polyporaceae*.. *Dissertation, Tübingen*.
- SINGER, R. (1975) – *Agaricales* in Modern Taxonomy. *Cramer, Lehre*.
- UDEN Van, H. (1951) – Eine einfache Methode zum Studium der Pilzmorphologie im allgemeinen und der vegetativen Anastomosen im besonderen. *Arch. Dermatol. und Syphilis* 193: 468–484.
- ULLRICH, R. C. & J. B. ANDERSON (1978) – Sex and Diploidy in *Armillaria mellea*. *Exp. Mycol.* 2: 119–129.
- VANDENDRIES, R. (1932) – Le polarité sexuelle de *Pleurotus columbinus*. *Cellule* 41: 265.
– (1936) – Les tendances sexuelles chez les Polyporés. *Rev. Myc.* 1: 294–302.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

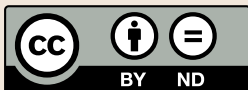
Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

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

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

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



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

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigibiger 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: 1980

Band/Volume: [46_1980](#)

Autor(en)/Author(s): Agerer Reinhard, Noll H.P., Prillinger Hansjörg

Artikel/Article: [Studien zur Sippenstruktur der Gattung Cyphellopsis - 1. Darstellung zweier Ausgangssippen 177-207](#)