

Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Das Vorkommen von haploider Apomixis und Amphithallie in der Natur

H. PRILLINGER¹

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

Eingegangen am 22.7.1982

H. Prillinger (1982) – An Analysis of Fruiting and Speciation of Basidiomycetes: The Occurrence of Haploid Apomixis and Amphithallism in Nature. *Z. Mykol.* 48 (2): 275–296.

Key Words: Basidiomycetes, apomixis, haploid fruiting, amphithallism, homothallism, speciation, genetic isolation, cytology, evolution.

Abstract: A survey of the occurrence of haploid apomixis (fruiting) and amphithallism in basidiomycetes in nature is presented. This paper furnishes some detailed information about the taxa of higher holobasidiomycetes, especially with regard to the genus *Mycena*, whereas the data on aphylllophorales and heterobasidiomycetes are rather fragmentary. Although bisporic forms dominate among basidiomycetes which produce haploid fruitbodies under natural conditions, tetrasporic forms are also known. Among the bisporic basidiomycetes there are two homothallic mechanisms with different restrictions of outbreeding. Haploid apomixis, which is commonly found in connection with genetic isolation, strongly favours inbreeding. However, amphithallism with normal nuclear behaviour (i. e. with karyogamy and meiosis) restricts outbreeding only by permitting different percentages of homothallic spores. Amphithallic species, however, usually generate progeny composed predominantly of microhaplontic (i. e. having two genetically different nuclei) homothallic mycelia. The taxonomic problem of species delimitation within genera with bi- and tetrasporic forms is critically discussed. Especially according to recent data on dimorphic heterobasidiomycetes, the forcibly discharged meiotic basidiospore is phylogenetically traced back to a mitotic ballistospore, and haploid apomixis is interpreted as an atavism in a phylogenetically primitive mitotic life cycle.

Zusammenfassung: Die überwiegende Zahl zweisporiger Basidiomyceten läßt sich zwei genetisch und karyologisch verschiedenen Fortpflanzungsarten zuteilen. Beiden Mechanismen ist eine Förderung der Inzucht durch Homothallie gemeinsam. Bei dem ersten und weiter verbreiteten, der Amphithallie, gehen der Sporenentwicklung eine normale Karyogamie und Meiose in den jungen Basidien voraus. Die stets zwei bis mehrkernigen Sporen enthalten aber häufig genetisch, d. h. in ihrem Kreuzungsfaktor, verschiedene Kerne, welche ein Heranwachsen von überwiegend „miktohaplontisch“ homothallicen Mycelien gewährleisten. Die Möglichkeit zur Fremdzucht bleibt durch einen mehr oder weniger geringen Prozentsatz an heterothallicen Sporen aber nicht ausgeschlossen. Bei der haploiden Apomixis, dem zweiten und vermutlich phylogenetisch ursprünglicheren Homothalliemechanismus, zeigen die bisher bekannt gewordenen Fälle, daß eine haploide Fruchtkörperentwicklung in der Natur

¹ Die vorliegende Arbeit enthält einen Teil (Teil A) einer an der Universität Regensburg eingereichten Habilitationsschrift. Die weiteren Teile dieser Habilitationsschrift finden sich in *Plant Syst. Evol.* 141 (1982) (Teil B) und 142 (1983) (Teil C I–III) und *Z. Mykol.* 48: 297–324 (1982) (Teil C IV).

häufig an eine vollständige genetische Isolation der jeweiligen Sippe von ihrer dikaryotischen Ausgangsform geknüpft ist. Sowohl Amphithallie als auch haploide Apomixis sind nicht ausschließlich auf zweisporige Arten beschränkt; beide Mechanismen ließen sich auch bei viersporigen Basidiomyceten nachweisen. Anhand der verschiedenen Nachweiskriterien für das Vorliegen von haploider Apomixis bzw. Amphithallie wird das taxonomische Problem einer Artabgrenzung bei Gattungen mit vier- und zweisporigen Sippen diskutiert. Eine phylogenetische Höherentwicklung von einer mitotischen (imperfekten) Schleuderspore zur meiotischen Basidiospore wird durch jüngere Daten an Heterobasidiomyceten mit Hefephase in ihrer Ontogenie weiter erhärtet.

Einer Vielzahl aus der Natur bekannt gewordener Fälle von haploider Fruchtkörperbildung ist das mikromorphologische Merkmal der Zweisporigkeit ihrer Basidien gemeinsam. Dieses bei Basidiomyceten in zahlreichen Gattungen (vgl. Maire 1902, Bauch 1926, 1927, Bühr 1932, Lamoour 1960 und Kühner 1977) verbreitete Charakteristikum hat aufgrund der zunächst vermuteten Abweichung vom normalen Ablauf der Reduktionsteilung schon früh cytologisches Interesse erweckt. Obwohl das zunächst erwartete Ergebnis einer Dyaden-Bildung nicht bestätigt werden konnte, haben die intensiven cytologischen und in der späteren Folge auch genetischen Untersuchungen zwei für das Verständnis von Artbildungsprozessen (Mikroevolution) nicht weniger interessante biologische Phänomene erbracht. Haploide Apomixis und damit auch haploide Fruchtkörperbildung als Ursache und Folge von Zweisporigkeit einerseits, und Amphithallie als Folge der Zweisporigkeit andererseits stellen zwei besonders bei Pilzen verbreitete genetische Isolationsmechanismen dar. Ihr tieferer Sinn wird heute zwar teleologisch gedeutet (vgl. Singer 1942, 1975), ist bisher aber nur sehr lückenhaft experimentell belegt. Da beide Mechanismen in der Natur innerhalb der gleichen Gattung auftreten können (vgl. Tab. 1 u. 2) und ihr Verständnis sowohl für die Mikroevolution als auch für eine evolutive Interpretation der sexuellen Fortpflanzung (vgl. Prillinger 1982) notwendig ist, scheint eine Gegenüberstellung der beiden Phänomene sinnvoll.

Haploide Apomixis und Amphithallie stellen aufgrund einer die cytologischen Daten zusammenfassenden Darstellung von Bühr (1932) nur zwei von vier entwicklungsgehistorisch unterscheidbaren Möglichkeiten der Zweisporigkeit dar. Auf die beiden weiteren Wege sei hier der Vollständigkeit halber nur kurz eingegangen.

I. Dyaden-Bildung

Hinweise auf einen tatsächlichen Ausfall eines meiotischen Teilungsschrittes und eine damit verknüpfte Dyaden-Bildung finden sich bei Pilzen nur in der älteren Literatur (vgl. Ein-Schritt-Meiose bei Protozoen; Prillinger 1983 (III. 5a). Jackson (1935) kann sie bei *Herpobasidium filicinum*, einem obligaten Parasiten auf verschiedenen Farnpflanzen, feststellen. Dangeard (1895) berichtet darüber bei *Dacrymyces deliques-cens* und *Calocera viscosa*. Von Maire (1902) werden bei *Calocera cornea* nach erfolgter Karyogamie in den jungen Basidien sowohl zwei (Dyade) als auch vier (Tetrade) Tochterkerne beobachtet. Im letzteren Falle soll es zwei aufeinanderfolgende Basidiosporengenerationen an den gleichen Sterigmen geben. Buller (1922) kann dies aber aufgrund von Lebendbeobachtungen bei *C. cornea* ausschließen. Cytologische Untersuchungen von Istanffy (1895) an *Dacrymyces chrysocomus* und Bühr (1932) an *D. deliques-cens*, *D. abietinus* und *Calocera viscosa* lassen heute eine Dyaden-Bildung bei Dacrymyceten als unwahrscheinlich erscheinen. Bei allen Arten wurden stets vier Tochterkerne nachgewiesen. Von diesen wandert jeweils einer in eine der beiden Sporen. Das Schicksal der beiden restlichen Kerne konnte cytologisch nicht weiter abgeklärt werden.

II. Normale Meiose, einkernige Basidiosporen

Von den vier Kernen gelangt je einer in jede der beiden Sporen, die beiden übrigen bleiben in der Basidie und gehen zugrunde. Trat nach der Meiose noch ein mitotischer Teilungsschritt auf, wie dies häufig bei verschiedenen *Clavaria*-Arten beobachtet wurde, degenerieren sechs Restkerne in der Basidie. Wesentliches Charakteristikum dieses Entwicklungsganges sind die im Jugendstadium einkernigen Basidiosporen. Nachgewiesen ist dieser Typus von Zweisporigkeit bei *Stilbum vulgare* (J u e l 1898); *Clavaria grisea* (M a i r e 1902); *C. cristata*, *C. rugosa*, *C. cinera* (B a u c h 1927); *Craterellus cornucopioides*, *Hygrocybe (Hygrophorus) psittacina* (R o s a n o v a 1920); *Agrocybe (Pholiota) erebia*, *Entoloma (Nolanea) cetratum* (B u h r 1932). Bei *Amanita bisporigera* wird er von L e w i s (1906) vermutet.

Neuere Studien von L a m o u r (1960) haben Zweifel an der strengen Aufrechterhaltung des eben besprochenen Entwicklungsganges aufkommen lassen. In dem von ihr untersuchten Material *Agrocybe erebia* und *Entoloma cetratum* kann sie das Einwandern von jeweils zwei Kernen in die sich entwickelnden Basidiosporen feststellen. Dies würde dem im nächsten Punkt zu behandelnden Entwicklungsgang entsprechen. Es scheint damit die Frage berechtigt, ob zwischen den unter II. und III. diskutierten Entwicklungsgängen in der Natur nicht fließende Übergänge vorliegen, und beide Gruppen besser zu einem Entwicklungsgang – Z w e i s p o r i g k e i t m i t n o r m a l e r K a r y o g a m i e u n d M e i o s e – zusammengefaßt werden sollten.

III. Amphithallie

Wie bereits im vorausgehenden Abschnitt erwähnt, erfolgt auch hier ein normaler Ablauf der Meiose. Von den vier Meioseprodukten gelangen aber jeweils zwei in jede der beiden Sporen. Für die Mehrzahl der Sporen sind dies zwei sexuell-verschiedene Kerne, so daß durch diesen Mechanismus eine ursprüngliche heterothallische Art m i k t o h a p l o n t i s c h (sekundär) zur H o m o t h a l l i e befähigt wird. Sekundäre Homothallie (vgl. P r i l l i n g e r 1982), nach D o d g e (1927), W h i t e h o u s e (1949), R a p e r (1966) oder Pseudokompatibilität nach E s s e r & K u e n e n (1965) wurde genetisch zuerst bei den Ascomyceten *Neurospora tetrasperma* (S h e a r & D o d g e 1927, D o d g e 1927) und *Podospora (Pleurage) anserina* (D o w d i n g 1931) nachgewiesen, ist inzwischen aber auch für einige zweisporige Basidiomyceten sichergestellt (vgl. Tab. 1). Untersuchungen von S a s s (1929 a) an *Coprinus sassii* (*C. ephemerus* f. *bispora*) und in der weiteren Folge von L a n g e (1952) an einer größeren Zahl von *Coprinus*-Arten haben gezeigt, daß ein genetisch festgelegtes Verhältnis zwischen miktohaplontisch homothallischen und heterothallischen Sporen innerhalb eines Fruchtkörpers vorliegt. Da sich die Begriffe sekundäre Homothallie oder Pseudokompatibilität somit jeweils nur auf eine Spore und nicht auf die Gesamtheit der von einem Fruchtkörper produzierten Nachkommenschaft beziehen – nach B u l l e r (1909) werden pro Fruchtkörper durchschnittlich 10^9 - 10^{12} Sporen gebildet – erscheinen diese Begriffe für die Bezeichnung des ihnen zugrunde liegenden biologischen Phänomens unglücklich gewählt. L a n g e schlägt 1952 den Begriff A m p h i t h a l l i e vor und drückt damit aus, daß es sich um einen genetisch fixierten Mechanismus handelt, welcher eine Art s o w o h l zur H o m o a l s a u c h zur H e t e r o t h a l l i e oder mit anderen Worten ausgedrückt zur In- und Fremdzucht befähigt. K ü h n e r (1977) vermutet, daß Amphithallie bei allen nach dem obigen Entwicklungsschema zweisporigen *Agaricales* anzutreffen ist.

Eine Zusammenstellung von zweisporigen Basidiomyceten, bei welchen A m p h i t h a l l i e genetisch nachgewiesen ist oder aufgrund der cytologischen Befunde vermutet wer-

den kann, findet sich in Tab. 1. In die Tabelle wurde auch der jeweilige Nachweis der Amphithallie mitaufgenommen:

- (1) **m o r p h o l o g i s c h** (Auftreten von Schnallenmycel im Fruchtkörper oder in Keimmycelien aus der überwiegenden Anzahl von Basidiosporen; (+ Schnallen vorhanden, – keine Schnallen, ? Nachweis nicht erbracht);
- (2) **c y t o l o g i s c h** (Karyogamie u. Meiose in den jungen Basidien, Einwandern von zumindest zwei Kernen aus der Basidie in die Basidiosporen; (+ Nachweis positiv, ? Nachweis nicht erbracht);
- (3) **g e n e t i s c h** (positive Sexualreaktion (Schnallenbildung) im Kreuzungsexperiment mit Mycelien aus heterothallischen Sporen; Fortpflanzungssystem: u = unifaktoriell, b = bifaktoriell, vgl. P r i l l i n g e r 1982, 1983; weitere Symbolik wie für cytologischen Nachweis).

Die Arten *Hemimycena crispula*, *Mycena bryophila*, *M. margaritispota*, *M. mirata*, *M. rorida*, *M. amygdalina*, *M. epiterygoides*, *M. tenerrima*, *M. vitilis*, *Marasmius limosus* und *Hydnagium carneum* sind in der Natur bisher überwiegend oder ausschließlich zweisporig bekannt. Bei *Hemimycena gracilis*, *Mycena clavicularis*, *M. viscosa*, *Conocybe tenera* und *Agrocybe semiorbicularis* herrschen die viersporigen Vertreter vor.

Clitocybe lituus, *Laccaria tortilis*, *Fayodia gracilipes*, *Agaricus bisporus*, *Coprinus sassii*, *Pholiotina teneroides*, *Galerina subclavata* und *Aleurodiscus canadensis* werden meist als eigenständige zweisporige Arten aufgeführt (vgl. M o s e r 1978). Die restlichen Arten kommen in der Natur sowohl in Varietäten (bzw. Sippen) mit zwei als auch mit vier Basidiosporen vor.

Bei dem Großteil der angeführten Arten wurden häufiger Unregelmäßigkeiten im Ablauf einer der Reduktionsteilung folgenden postmeiotischen Mitose beobachtet. Die Lage dieser Mitose, ob in den Sporen oder am Fuße der Sterigmen, und die nicht immer gleichmäßige Verteilung der vier Meioseprodukte sind der Grund für eine oft größere Variabilität der Kernzahl in den Sporen. Reife Basidiosporen der weißsporigen Arten *Clitocybe*, *Hemimycena*, *Hohenbuehelia*, *Marasmius*, *Mycena* und *Mycenella* enthalten überwiegend zwei bis drei Kerne pro Spore. Eine Ausnahme bildet *Marasmius* mit häufig vierkernigen Sporen. Meist vierkernig sind hingegen die Sporen bei den aufgeführten chromosporen Gattungen *Agaricus*, *Conocybe*, *Entoloma*, *Galerina*, *Phaeomarasmium*, *Pholiotina* (vgl. K ü h n e r 1977). Die bisher pro Fruchtkörper ermittelten Prozentsätze an heterothallischen Sporen lassen vielfach noch eine größere Streuung erkennen und bedürfen einer weiteren quantitativen Absicherung. In allen bisher durchgeführten Experimenten lag die Zahl der ausgewerteten heterothallischen Mycelien zwischen 10 und 40 (vgl. L a m o u r 1960). Häufig waren größere Ausfälle vermutlich aufgrund einer durch Inzucht verstärkten Anreicherung rezessiver Letalgene festzustellen. Für das Zustandekommen von Art zu Art verschiedener, genetisch fixierter Zahlenwerte (vgl. Tab. 1) haben sich bisher bei einigen cytologisch und genetisch genauer untersuchten amphithallischen Ascomyceten drei Ursachen ergründen lassen:

- (1) Die P o s t r e d u k t i o n s f r e q u e n z d e r K r e u z u n g s f a k t o r - A l l e l e .
- (2) Die L a g e d e r K e r n s p i n d e l in der zweiten meiotischen oder der folgenden postmeiotischen Teilung.
- (3) Ein zusätzlich geringer P r o z e n t s a t z a n k l e i n e r e n e i n k e r n i g e n S p o r e n (vgl. E s s e r & K u e n e n 1965). Letzterer Punkt dürfte aufgrund der bei Basidiomyceten verschiedenen Sporenentstehung nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Abschließend sei noch erwähnt, daß das Phänomen der A m p h i t h a l l i e sich bei Basidiomyceten nicht allein auf zweisporige Arten beschränkt, sondern auch bei einigen weni-

gen viersporigen Arten bekannt ist (*Coprinus plagioporus* (Lange 1952; Lamoour 1960), *C. subpurpureus* (Lange 1952), *Psathyrella candolleana* (Galland 1971, 1973) und *Mycocalia denudata* (Burnett & Boulter 1963). Geringe Abweichungen von dem hier für Amphithallie beschriebenen Kernverhalten wurden bei den Arten *Septobasidium sinuosum* (Olive 1943) und *Physalacria andina* (Baker 1941) beobachtet. Beide Arten bilden zweisporige Basidien aus. Die zweite meiotische Teilung erfolgt aber nicht in der Basidie, sondern erst in den Sporen. Ein genetischer Nachweis für die auf diese Weise zum Großteil vermutlich miktohaplontischen Sporen wurde bisher nicht erbracht. Von Olive (1953) wird dieses Kernverhalten auch bei *Herpobasidium filicinum* vermutet (vgl. Abschnitt I. u. Jackson 1935).

IV. Haploide Apomixis

Der Nachweis einer haploiden Fruchtkörperbildung und einer damit verbundenen apomiktischen Basidiosporenentwicklung gestaltet sich vor allem bei aus der Natur erhaltenen Fruchtkörpern schwierig, weil eine eindeutige Aussage einer Untersuchung mehrerer Kriterien bedarf. Wie sich im folgenden zeigen soll, sind zudem bisweilen vielfach von Art zu Art unterschiedliche Abweichungen bekannt. Oft sind es auch methodische Schwierigkeiten, wie das Ausbleiben der Sporenkeimung oder des Mycelwachstums, z. B. bei allen untersuchten *Camarophyllum*- und *Hygrocybe*-Arten, welche eine eingehendere Analyse bisher verhinderten. Von den zur Verfügung stehenden Merkmalen stellt der cytologische Nachweis einer jungen einkernigen Basidie und das Unterbleiben der Karyogamie das bisher zuverlässigste dar. Abweichungen von diesem Verlauf wurden nur in künstlicher Kultur bei *Phlebia (Peniophora) ludoviciana* (Biggs 1938) und *Coprinus lagopus* (Chow 1934) festgestellt. In diesen beiden Fällen kommt es zu einer Karyogamie in den jungen Basidien und zur Ausbildung von vier Basidiosporen. Die Ergebnisse von Biggs konnten auch morphologisch-anatomisch und genetisch abgesichert werden.

Während bei *Phlebia ludoviciana* bei haploiden Mycelien in subhymenialen Hyphen variable Kernzahlen und keine Paarkernphase auftritt, ist diese bei dikaryotischen Mycelien stets vorhanden. Bei haploiden Mycelien ist somit nur die junge Basidie zweikernig, aber im Gegensatz zu dikaryotischen Kulturen schnallenlos. Ob die Paarkernphase in den jungen Basidien haploider Mycelien durch eine mitotische Teilung eines Kernes (vgl. *Omphalina*-Arten; Lamoour 1968, 1969) oder durch ein Einwandern von nur zwei Kernen aus den stets mehrkernigen subhymenialen Zellen zustandekommt, ist nicht eindeutig geklärt. Genetisch sind die Nachkommen haploider Kulturen identisch, jene von dikaryotischen lassen ein unifaktorielles Sexualverhalten erkennen.

Auf den für die evolutive Interpretation der Fortpflanzungssysteme sehr wichtigen Punkt, der Karyogamie in haploiden unisexuellen Fruchtkörpern, wird bei Prillinger (1983, III. 4. u. 1982, B I. 1.) eingehender eingegangen. Es muß aber bereits hier hervorgehoben werden, daß eine strenge Trennung von haploid apomiktischer und haploid autogamer Fortpflanzung aufgrund dieser Befunde in der Natur offensichtlich nicht gegeben ist.

Prinzipiell ähnliche autogame Diploidisierungsvorgänge sind in größerer Zahl bei verschiedenen Hefen bekannt (*Nadsonia fulvescens*: Nadson & Konoktin 1926; bei einer dänischen Rasse von *Saccharomyces cerevisiae*: Winge & Laustsen 1937; weitere Literatur siehe Guilliermond 1940).

Zwei für den Nachweis haploider Fruchtkörperbildung wichtige mikromorphologische Merkmale stellen das Auftreten von zweisporigen Basidien und das

Fehlen von Schnallen dar. Sind von der gleichen Art schnallenbildende viersporige und schnallenlose zweisporige Formen bekannt, dann ist haploide Apomixis für letztere eindeutig. Ist dies nicht gegeben, ist eine weitere cytologische oder genetische Analyse notwendig. Als Beispiele können die beiden schnallenlosen zweisporigen aber amphithallischen Arten *Agaricus bisporus* und *Coprinus bisporus* (vgl. Tab. 1) genannt werden. Von dem Merkmal der Zweisporigkeit sind Abweichungen sowohl in der Natur als auch in Kultur bekannt. Als erstere sind die *Mycena*- und *Omphalina*-Arten *M. algeriensis*, *M. chlorinella*, *M. niveipes*, *M. citrinomarginata*, *M. strobilicola* sowie *Omphalina ericetorum*, *O. luteovitellina* und *O. luteolilacina* (Lamour 1968, 1969) anzuführen. Die drei erstgenannten *Mycena*-Arten bilden in ihrem Hymenium apomiktisch zwei-, drei- und viersporige Basidien aus, bei *M. citrinomarginata* und *M. strobilicola*, sowie den drei *Omphalina*-Arten werden überwiegend apomiktische viersporige Basidien gefunden. Zu den beiden bereits oben aufgeführten viersporigen Kulturfruchtkörpern von *Phlebia ludoviciana* und *Coprinus lagopus* sind noch *Psathyrella coprophila* (Watling & Jurand 1971) und *Schizophyllum commune* (Kniep 1919) hinzuzufügen. Letzterem Befund stehen neuere Daten von Esser & al. (1979) entgegen, wo von ausschließlich zweisporigen Basidien berichtet wird. Von viersporigen haploiden Fruchtkörpern bei *Coprinus lagopus* (*fimetarius*) wird auch von Ort (1930) berichtet.

Das unter Kulturbedingungen zuverlässigste Kriterium für eine haploide Apomixis ist der Nachweis von in ihrem Kreuzungstyp und sonstigen Merkmalen identischen Mycelien aus einzelnen Basidiosporen (Kniep 1919). Die wenigen bisher an *Mycena dissimulabilis* (Smith 1934) *M. strobilicola* (Kühner 1938) und *M. galericulata* (Lamour 1960) durchgeführten genetischen Untersuchungen lassen vermuten, daß das obige genetische Merkmal zur Charakterisierung von apomiktischen Rassen in der Natur nur von untergeordnetem Wert ist. Achtzehn sowohl von nahe als auch von entfernt gelegenen Standorten isolierte Stämme von *M. galericulata* ließen in den von Lamour durchgeführten Kreuzungsexperimenten keine Anzeichen von Sexualität mehr erkennen. Da eine Intersterilität auch zur viersporigen Form gegeben ist, wird über den Weg der haploiden Apomixis ein im Vergleich zur Amphithallie extremes Maß an genetischer Isolation erreicht. Ein vermutlich sehr interessantes Übergangsstadium wurde von Jurand (1975) bei *Psathyrella gracilis* gefunden. Unter einer größeren Aufsammlung von Fruchtkörpern erweckte ein schnallenloses Exemplar, dessen Einspormycelien keine Kreuzungsreaktion zeigten, besondere Beachtung. Fünfzehn Einspormycelien ließen in den durchgeführten 225 Kreuzungskombinationen kein Anzeichen von Sexualität erkennen, waren aber mit den bifaktoriellen Nachkommen schnallenführender Rassen noch vollständig kreuzbar, sodaß ihnen ein Kreuzungstyp zugeordnet werden konnte. Der von Jurand (1975) geäußerte Verdacht einer haploiden Apomixis kann aufgrund der hier diskutierten Kriterien gewissermaßen als „Idealfall“ bestätigt werden. Wir haben ihn trotz Fehlens der cytologischen Daten in Tab. 2 mitaufgenommen. Aus dem daraus erkennbar werdenden dynamischen Prozeß der Artbildung mit vorauseilender genetischer Isolation scheint es sinnvoll, das durch die Zweisporigkeit gegebene taxonomische Problem kurz aufzugreifen. Wie Tab. 1 und 2 zeigen, wird die Frage, ob die zweisporigen Rassen eigene Arten darstellen, wie dies von Kaufmann (1918) und Lange (1935–40) bevorzugt getan wird, oder ob sie besser nach Kühner (1935, 1938), Sassi (1929a) oder Smith (1934, 1936) als Formen zu führen sind, vielfach im gleichen Bestimmungswerk verschieden gehandhabt. Der letztere Weg zur Vereinfachung ist heute zweifelsohne der glücklichere. Genetische und physiologische Kenntnisse jüngerer Datums ermöglichen dabei in man-

chem schon eine feinere Gewichtung älterer deskriptiver Daten. Es scheint wenig sinnvoll, ursächlich korrelierte Merkmale wie das Fehlen von Schnallen, Zweisporigkeit, signifikant größere Basidiosporen, schmälere und im Jugendstadium einkernige Basidien gleichermaßen als Artcharakteristika zu werten. Lassen sich damit aber unabhängig weitere ökologische, morphologische und physiologische Daten in Verbindung bringen, kann einer Artabgrenzung nichts im Wege stehen. Als Beispiel könnte die apomiktisch zweisporige Art *Mycena simia* und die sehr nahestehende schnallenbildende viersporige Art *M. epipterygia* genannt werden (Kühner & Lamour 1958 oder Moser 1978). Eine Überprüfung dieses Arbeitskonzeptes scheint unter anderem bei folgenden Artenpaaren sinnvoll.

2sporig

Coprinus sassii

Coprinus bisporus

Galerina subclavata

Pholiotina teneroides

Stropharia umbonatescens

Haasiella venustissima

4sporig

Coprinus ephemerus

Coprinus congregatus

Galerina heterocystis

Pholiotina blattaria

Stropharia semiglobata

Haasiella splendidissima

Die ersten fünf zweisporigen Arten sind amphithallisch (vgl. Tab. 1), die sechste ist apomiktisch (vgl. Tab. 2). *Coprinus sassii* wurde von Sass (1929 a) noch als *C. ephemerus* f. *bispora* beschrieben. Ebenso werden die beiden *Galerina*-Arten noch von Kühner (1935) als *G. clavata* zusammengefaßt.

Daß als Folge der genetischen Isolation im Verlauf der weiteren Mikroevolution eine physiologische und morphologische Differenzierung erkennbar wird, wurde von Lamour (1960) an *Entoloma cetratum*, *Conocybe pubescens* und *Agrocybe pediades* erkannt. Bei *Entoloma* unterscheidet sich die amphithallische zweisporige Art *E. cetratum* durch das Fehlen der Schnalle an der Basis der Basidie von der viersporigen Art *E. cuneatum*, wo diese stets beobachtet wurde. Bei *Conocybe pubescens* hat die zweisporige Form ein unifaktorielles Sexualverhalten, während von Vandendries (1937) die viersporige Form als bifaktoriell bestimmt wurde. Bei *Agrocybe pediades* sollen die Sexualverhältnisse umgekehrt liegen, mit einer bifaktoriellen zweisporigen Form (Lamour 1960) und einer unifaktoriellen viersporigen Form (Vandendries 1937). In den beiden Fällen sollte aber der direkte Vergleich mit einer größeren Zahl von Einspormycelien noch durchgeführt werden.

Eine Zusammenstellung der in der Natur bekannt gewordenen Fälle von haploider Apomixis findet sich in Tab. 2. In die Tabelle wurde der jeweilige Nachweis von haploider Apomixis mitaufgenommen:

- (1) morphologisch (für die Art sind auch dikaryotische viersporige Rassen bekannt; + positiver Nachweis, ? keine Literaturangaben),
- (2) cytologisch (junge Basidien einkernig, keine Karyogamie; + positiver Nachweis, – keine Daten vorhanden). Wenn für die Art auch genetische Daten (Intra- und Interrassenkreuzungen) vorliegen, ist dies durch eine zusätzliche Umrandung hervorgehoben.

Hygrocybe acutoconica, *Haasiella venustissima*, *Mycena simia*, *M. smithiana* (Moser 1978) und *Schizophyllum umbrinum* (Cooke 1961) sind als eigenständige Arten anerkannt. Die verbleibenden Arten sind als Formen oder Varietäten von sexuell fruktifizierenden Sippen abgegrenzt. Für *Hygrocybe conica*, *Mycena lasiosperma*, *M. adonis*, *M. alba*, *M. erubescens*, *M. galericulata*, *M. hiemalis*, *M.*

pseudocorticola, *M. pseudopicta* und *M. speirea* finden sich in der Natur überwiegend bis ausschließlich die apomiktischen Formen. Hingegen überwiegen bei *Camarophyllus virgineus*, *Hemimycena mai-rei*, *Mycena alcalina*, *M. atromarginata*, *M. capillaris*, *M. chlorinella*, *M. citrinomarginata*, *M. niveipes*, *Collybia cirrhata* und den angeführten Rostpilzen die viersporigen dikaryotischen Sippen.

Aus den cytologischen Untersuchungen an haploid apomiktischen Sippen wurde neben dem Ausbleiben von Karyogamie und Meiose ein weiteres gutes Unterscheidungsmerkmal zu amphithallischen Formen offenkundig: Während die Basidiosporen amphithallischer zweisporiger Sippen stets eine größere, meist die doppelte Kernzahl gegenüber ihren viersporigen Normalformen aufweisen, ist dies bei den apomiktischen Rassen, abgesehen von einigen Ausnahmen wie *Mycena simia*, nicht der Fall. Normale und apomiktische Formen stimmen in den Kernzahlen ihrer Basidiosporen meist überein.

Eine der postmeiotischen Mitose homologe, zweite mitotische Teilung verläuft auch bei den apomiktischen Rassen mit größeren Unregelmäßigkeiten. Sie kann noch in der Basidie am Fuße der Sterigmen oder erst in den Sterigmen erfolgen, zuweilen aber auch in den Basidiosporen selbst eintreten. Letzteres wurde bereits bei den amphithallischen Sippen besprochen. Dieser Fall ist wohl der häufigere und für *Hygrocybe conica* und *Mycena galericulata* mehrfach belegt (vgl. Tab. 2), aber auch bei *Camarophyllus virgineus* eindeutig nachgewiesen. Unklar ist bisher noch, ob bei dem Großteil der *Mycena*-Arten mit einkernigen Basidiosporen die zweite mitotische Teilung stets unterbleibt, oder ob es zur Rückwanderung von je einem Kern aus den Basidiosporen in die Basidie kommt. Ersteres wird in der angegebenen Literatur meist vermutet, letzteres ist für verschiedene Normalformen (Duncan & Galbraith 1972) und die haploiden Fruchtkörper von *Polyporus ciliatus* (Stahl 1976) nachgewiesen. Eine cytologische Sonderstellung nehmen die in Tab. 2 angegebenen, teilweise flechtenbildende Arten der Gattung *Omphalina* ein. In den jungen einkernigen Basidien der haploid apomiktischen Formen wurden von Lamour (1968, 1969) in gleicher Weise wie bei der dikaryotischen Form drei Kernteilungen beobachtet. Für beide Formen sind viersporige Basidien charakteristisch. Obwohl auch hier die haploiden Fruchtkörper durch das Fehlen von Schnallen morphologisch gut im Vergleich zu den dikaryotischen charakterisiert sind, wäre eine weitere genetische Absicherung und das Ausschließen von Diploide wünschenswert.

Kniep (1911) war der erste, der in Kultur im Zusammenhang mit dem Auftreten von Basidien auf dem einkernigen Mycel von *Armillariella (Armillaria) mellea*, das Vorkommen von Diploidie bei Basidiomyceten vermutete und experimentell wahrscheinlich machte. Dieses Ergebnis wurde erst in den letzten Jahren von Korhonen & Hintikka (1974), Peabody & al. (1978) und Ulrich & Anderson (1978) an der gleichen Art eindeutig bestätigt. Das Vorliegen von Diploidie muß heute auch bei einigen Basidiomyceten-Hefen (Laffin & Cutter 1959 a, b, Banno 1967, van der Walt & Pitout 1969 und Newell & Fell 1970) und solopathogenen Brandpilzen (Christensen 1931, Holton 1931, 1932, Chilton 1938, 1940, 1943 und Kendrick 1960) vermutet werden. Sehr interessante Beobachtungen liegen von Korhonen (1980) für die in ihrem Entwicklungszyklus vorherrschend diploide Art *Armillariella ostoyae* vor. In Kultur entwickeln sich von diploiden Mycelien Fruchtkörper, welche bis zur Ausbildung von Basidien diploid (einkerniges Subhymenium) bleiben. Hingegen lassen aus der Natur gesammelte Fruchtkörper eine Basidienentwicklung aus dikaryotischen subhymenialen Hyphen erkennen, denen nach Korhonen eine zweite Karyogamie in den Basidien folgt. Nach Korhonen soll es in jungen Fruchtkörper-Primordien zu einer ersten Reduktion des genetischen Materials kommen. Diese Befunde lassen sich als ein ontogenetischer Beweis für den phylogenetisch ursprünglicheren Charakter der Diploidie gegenüber der Dikaryose (vgl. Prillinger 1983) interpretieren. Allen Basidien aus Kultur-Fruchtkörpern fehlen Schnallen, sie treten hingegen bei den aus einem dikaryotischen Subhymenium hervorgehenden Basidien in Natur-Fruchtkörpern regelmäßig auf. Der phylogenetisch sehr interessante Befund einer zweifachen Karyogamie innerhalb des gleichen Entwicklungszyklus wurde unabhängig von Korhonen (1980) auch von Tommerup & Broadbent (1975) an *Armillariella mellea* nachgewiesen.

Neben den aufgrund der vorhandenen Beschreibung in der Literatur in Tab. 2 aufgenommenen Pilzen bedarf die eigenständige Art *Schizophyllum umbrinum* einer eingehenderen Begründung. Wir gehen dabei von der Vermutung aus, daß es sich bei *S. umbrinum* um eine haploid apomiktische Rasse von *S. commune* handelt, die von Raper (1959) vorgelegten cytologischen und genetischen Daten entsprechen vielfach den von Smith (1934) und Lamour (1960) an apomiktischen *Mycena*-Arten dargelegten Ergebnissen. Als Beispiele seien hier erwähnt, das Fehlen der Schnallenbildung sowie das Fehlen einer Di- oder Heterokaryose, das Überwiegen von einkernigen bis gelegentlich zweikernigen Hyphenabschnitten und das Ausbleiben jeglicher Sexualreaktion in Intra- und Interrassenkreuzungen. Viersporige Basidien wie bei *S. umbrinum* (Cooke 1961) wurden von Kniep (1919) auch für haploide Fruchtkörper von *S. commune* beschrieben.

Die bei Kniep beschriebene Viersporigkeit der haploiden Fruchtkörper kann durch eigene Befunde bisher nicht bestätigt werden (vgl. auch Esser & al. 1979). Alle von uns bisher untersuchten vier haploiden Kulturfruchtkörper von *Schizophyllum commune* wiesen überwiegend zweiseporige Basidien auf.

Da es uns bisher noch nicht möglich war, Fruchtkörper von dieser hauptsächlich in Mittelamerika verbreiteten Art (Cooke 1961) zu untersuchen, haben wir (Nuß & Prillinger in Vorbereitung) eine größere Zahl von haploiden Fruchtkörpern von *S. commune* analysiert. Die von Raper (1959) an *S. umbrinum* festgestellte sehr geringe genetische Variabilität der stets fruktifizierenden Einspormycelien und die häufig beobachtete rasche Degeneration dieser Kulturen nach längerer vegetativer Anzucht, konnte von uns in gleicher Weise an haploid fruktifizierenden Stämmen von *S. commune* beobachtet werden. Letztere glichen weitgehend den von Raper abgebildeten Fruchtkörpern. Da sich damit alle bisher für *S. umbrinum* bekannten Daten zwanglos mit einem Vorliegen von haploider Apomixis erklären lassen, scheint die getroffene Einordnung dieser Art zumindest bis zu einem Bekanntwerden eindeutig widerlegender Fakten als gerechtfertigt.

Interessante Beispiele für den bei Prillinger (1983, I., III. u. 1982, I.; vgl. Abb. 1) eingehender diskutierten evolutiven Ursprung von Homo- und Heterothallie bei Basidiomyceten stellen die Normalformen der Rostpilze *Endophyllum euphorbiae-sylvaticae* und *Gymnoconia nitens* dar (Sappin-Trouffy 1896, Dodge & Gaiser 1926, Buller 1950). Von den dikaryotischen Sippen werden zwar Pyknidien, Aecidien und viersporige Phragmobasidien in normaler Weise gebildet, die Kernfusion und Meiose unterbleibt hier aber in den jungen Basidien völlig. Nach jeweils einer mitotischen Teilung der beiden Kerne werden zunächst ein Septum und in der Folge zwei weitere Septen in die junge Basidie eingezogen. Die auf diese Weise entstandene vierteilige Phragmobasidie bildet somit „vier imperfekte (mitotische) Basidiosporen“ (vgl. Buller 1950). In den einkernigen apomiktischen Rassen mit zweiseporigen Basidien unterbleibt die Ausbildung von Pyknidien.

Das Auftreten von haploid apomiktischen Formen ohne jegliches Anzeichen von Sexualität bei Hetero- und Homobasidiomyceten zwingt zu einem Überdenken verschiedener, heute als phylogenetisch ursprünglich erachteter Basidiomyceten-Hefen mit mitotischen Schleudersporen (vgl. Donk 1972 a, b; 1973 a, b, c; Oberwinkler 1977, 1978). Die Zuordnung der imperfekten Sporobolomyceten zu den Basidiomyceten aufgrund ihrer den Basidiosporen homologen asexuellen Schleudersporen (Kluver & van Niel 1924 und Buller 1933 b) hat durch jüngere biochemische (Storck & al. 1969) und elektronenoptische (Kreger-van Rij & Veenhuis 1971) Untersuchungen eine eindeutige Bestätigung erfahren. Nach Guilliermond (1927) und Buller (1933 b, 1941) kann der vollständige Entwicklungszyklus bei *Sporobolomyces salmonicolor* und *S. roseus* in gleicher Weise wie bei haploid apo-

miktischen höheren Basidiomyceten in der Einkernphase ablaufen. Bei *S. roseus* ließ sich in Kreuzungsversuchen mit verschiedenen weiteren Stämmen auch eine kurzfristige stabile Dikaryophase nachweisen. Bandoni & al. (1971, 1975) haben diese ersten Hinweise auf sexuelle Stadien durch den Nachweis eines perfekten Entwicklungszyklus eindrucksvoll zu Ende geführt. Nach Bandoni & al. (1971, 1975) sind *Sporobolomyces hispanicus*, *S. odorus* und *S. salmonicolor* (einschließlich der Typus-Arten) untereinander fertil kreuzbar und dürfen als synonyme Arten betrachtet werden. Fertile Dikaryen sind durch die Ausbildung eines trichalen Schnallenmycels und Chlamydosporen mit der Funktion von Probasidien charakterisiert (vgl. Prillinger 1983). Nach eingehenderen vergleichenden Untersuchungen von Fell & Tallman (1981) werden *Sporobolomyces salmonicolor* und *S. pararoseus* als heterothallische Arten in die perfekte Heterobasidiomyceten-Gattung *Sporidiobolus* gestellt. Nylund (1948, 1949) war der erste, der mit *Sporidiobolus* eine perfekte Gattung für Sporobolomyceten-ähnliche Basidiomyceten-Hefen aufstellte. Es gelang ihm bei der homothallischen Art *S. johnsonii* ein dikaryotisches Mycel und Chlamydosporen mit Probasidien-Funktion nachzuweisen. Von vander Walt & Pitout (1969) und vander Walt (1970) wird bei *S. salmonicolor* auch eine diploide schnallenlose, homothallische Entwicklungsphase beschrieben, welche wie die haploide Phase mitotische Schleudersporen ausbildet. Die Existenz eines zusätzlichen, vermutlich diploiden Entwicklungsganges (vgl. Prillinger 1982, II. 1b) dürfte bei Heterobasidiomyceten mit Hefephase in ihrer Ontogenie weiter verbreitet sein. Sowohl Banno (1967) als auch Fell & al. (1969), Newell & Fell (1970) und Newell & Hunter (1970) konnten in den beiden *Sporidiobolus* sehr nahestehenden Heterobasidiomyceten-Hefe Gattungen ohne mitotisch entstandene Schleudersporen, *Rhodosporeidium* und *Leucosporidium*, vielfach homothallische (Selbstsporulation) wie auch heterothallische Entwicklungszyklen innerhalb der gleichen Art feststellen. Der heterothallische Entwicklungsgang ist charakterisiert durch: haploide Hefephase – Konjugation – Plasmogamie – dikaryotische schnallenführende Mycelphase – dickwandige dikaryotische Probasidie (homolog zu Chlamydospore) – Karyogamie – diploide Probasidie – Keimung mit Meiose – vierzelliges Promycel – haploide Sporidien (Basidiosporen) – Sprossung – haploide Hefephase. Der homothallische Entwicklungsgang läuft hingegen von der haploiden Hefephase bis hin zur dickwandigen Probasidie im Einkernstadium. Das sich aus den Hefezellen bildende Mycel ist schnallenlos. Ein bis zwei Kernteilungen führen in der keimenden Probasidie häufig, je nach Art verschieden, zu einem ein- bis vierzelligen Promycel. Soweit sich bei selbstsporulierenden Hefestämmen ein Kreuzungstyp der Sporidien genetisch bestimmen ließ, war dieser entweder *a* oder *a*. In keinem Fall traten beide Kreuzungstypen an demselben Promycel auf, wie dies für dikaryotische Mycelien charakteristisch ist. In einigen wenigen Fällen, welche allerdings noch einer größeren quantitativen Absicherung bedürfen, ließ sich auch ein Ausbleiben jeglicher Sexualreaktion, wie dies bereits bei *Mycena galericulata* diskutiert wurde, beobachten (Kühner 1927, Bühr 1932). Die für die antarktisch marinen Arten *Rhodosporeidium sphaerocarpum*, (weitere *Rhodosporeidium*-Arten siehe Fell & al. 1973), *Leucosporidium scottii*, *L. antarcticum*, *L. gelidum*, *L. frigidum* und *L. stokesii* nachgewiesene und für *L. nivalis* wahrscheinlich gemachte Selbstsporulation stimmt vielfach mit dem haploid apomiktischen Entwicklungsgang höherer Basidiomyceten überein. Obwohl Newell & Fell (1970) aufgrund morphologisch vergleichender Beobachtungen zunächst ein Vorliegen von Diploidie postuliert haben, scheint eine weitere cytologische Abklärung hier erforderlich.

Eigene morphologische Größenvergleiche an Fruchtkörpern zwischen isogenisierten haploiden und dikaryotischen Mycelien (vgl. Prillinger & Six 1982) ließen sich immer auf eine unterschiedliche Genausstattung (Heterokaryose) der nicht isogenisierten haploiden Mycelien zurückführen. Ein eindeutiger synergistischer Gen-Dosis Effekt zwischen Mono- und Dikaryen ließ sich bei *Polyporus ciliatus* zumindest für morphologische Parameter nicht nachweisen.

Nach Fell & al. (1973) wird das Fortpflanzungsverhalten in der Gattung *Rodosporium* entweder durch zwei (bifaktoriell, vgl. Prillinger & Six 1982 u. Prillinger 1982) oder durch einen Faktor (unifaktoriell) mit mehreren Allelen kontrolliert.

Da Karyogamie und Meiose bei allen bisher cytologisch untersuchten, perfekten Schleudersporen bildenden Hefen (Sainclivier 1952, Laffin & Cutter 1959 a, b) eine im Entwicklungszyklus nur wenig fixierte Lage einnehmen, stellt sich die für die Phylogenese der Basidiomyceten entscheidende Frage: ob sich die aktiv abgeschleuderte, meiotische Basidiospore mit einer phylogenetisch ursprünglicheren mitotischen Schleuderspore homologisieren läßt. Der in diesem Abschnitt für eine sehr heterogene Vielzahl von Basidiomyceten Gattungen dargelegte und unter natürlichen Bedingungen vorkommende apomiktische Entwicklungszyklus läßt sich danach als eine „Rück Erinnerung“ an ein phylogenetisch sehr ursprüngliches Merkmal interpretieren (vgl. Prillinger 1982 II 1a; Apomixis bei Ascomycetenhefen; Oberwinkler 1978).

Obwohl auch bei Brandpilzen anhand der vorhandenen Literatur (Boss 1927, Tachibana & Duran 1961, 1963, 1964, Kendrick 1957, 1960, 1964, 1968) angenommen werden darf, daß apomiktische Brandsporenentwicklung auftritt, wurden diese Pilze aufgrund der bei *Ustilago zaeae* (*U. maydis*) bekannt gewordenen Besonderheiten, welche zu einem diploiden Entwicklungsgang in der Einkernphase (Solopathogenität) führen, nicht in Tab. 2 mitaufgenommen (vgl. auch Prillinger 1982, II 3; abgeleitete Homothalliemechanismen). Nach Christensen (1931), Holton (1931, 1932) und Chilton (1938, 1940, 1943) erfolgt bei der normalerweise heterothallischen und dikaryotischen Art *U. zaeae* eine solopathogene Entwicklung in der diploiden Einkernphase aufgrund einer Letalmutation. Diese verhindert eine Trennung der Chromosomen im Verlauf der meiotischen Teilung. Bei *U. ischaemi* ist eine apomiktische Entwicklung aufgrund cytologischer Daten (Boss 1927) sehr wahrscheinlich. Ebenso darf dies bei *Turburcinia* (*Urocystis*) *colchici* vermutet werden. Bei *T. colchici* treten in der Natur stabile Sippen auf, von denen die haploiden Nachkommen einer Brandspore stets nur einen von zwei möglichen Kreuzungstypen tragen. 95% dieser Nachkommen sind nicht mehr zur Infektion befähigt, während Vielsporkulturen aus verschiedenen Brandsporen stets starke Pathogenität aufweisen (Tachibana & Duran 1961, 1963, 1964). Kendrick (1957, 1960, 1964, 1968) konnte in Kulturversuchen mit der normalerweise heterothallischen, dikaryotischen Art *Tilletia caries* solopathogene einkernige Einspormycelien isolieren, welche nach einmaliger Wirtspassage keine Kreuzungsreaktion mit den Elternstämmen mehr zeigten. Ein Teil dieser geschlechtsneutralen Stämme blieb auch nach mehreren Wirtspassagen stabil und verlor seine pathogenen Eigenschaften. In einem weiteren Teil trat hingegen wieder eine Sexualreaktion auf (Prillinger 1982 II; polyphyletische Herkunft der Heterothallie). Für alle untersuchten Brandsporen war dies aber unisexuell, sodaß alle Nachkommen eines ursprünglichen solopathogenen Stammes entweder den Kreuzungstyp des einen oder des anderen Elters trugen. Obwohl Kendrick zur Erklärung dieser Phänomene in Analogie zu *U. zaeae* (vgl. auch Holliday 1961) das Auftreten von Diploidie wahrscheinlich macht, scheint eine weitere cytologische und genetische Abklärung dieser Befunde erforderlich.

Abschließend seien noch einige weniger bekannte Daten zu Vorkommen und Verbreitung von apomiktischen Rassen aufgeführt. Nach Smith (1934) und Kühner (1938) lassen sich für die Verbreitung haploid apomiktischer Rassen keine allgemeineren Aussagen innerhalb der Gattung *Mycena* treffen. *Mycena erubescens* und *M. vitilis* sind in gleicher Weise in Europa und Nordamerika verbreitet, hingegen kommt die zweisporige Form von *M. galericulata* in Europa sehr häufig, in Nordamerika nur äußerst selten vor. Maas Geesteranus (1977) konnte bei einer im Verlauf eines Jahres durchgeführten Aufsammlung von *M. galericulata* zeigen, daß dieser Pilz von Mai bis September ausschließlich als zweisporige Form auftrat, während in den Aufsammlungen von Oktober bis Dezember ein steigender Anteil der viersporigen dikaryotischen Form zu beobachten war. Im Dezember überwog schließlich die viersporige Form deutlich. Ein ähnlicher Hinweis liegt auch für die zwei- und viersporige Form von *Haasiella* (Kotlaba & Pózar 1966) vor. *H. splendissima* (4sporig) wurde bisher nur bis Ende September gefunden, *H. venustissima* (2sporig) hingegen nie vor November, meist in milden Wintern von Dezember–März. Von *Camarophyllus virgineus* berichtet Bauch (1926) das Vorkommen von Hexenringen der zwei- und viersporigen Sippe in unmittelbarer Nachbarschaft. Jeder Hexenring besteht entweder ganz aus normalen oder durchgehend aus Fruchtkörpern mit zweisporigen Basidien. Nur ganz selten kamen auch einige gemischtsporige Exemplare zur Beobachtung. Über ein Vorkommen von zweisporigen und viersporigen Formen im gleichen Biotop und in nächster Nachbarschaft wird auch von Süss (1929 a) bei *Collybia cirrhata* berichtet. Die viersporige apomiktische Art von *Gymnoconia nitens* wie auch die zweisporige haploid apomiktische Rasse wurden bisher ausschließlich in Nordamerika auf *Rubus* gefunden. Obwohl die Art gelegentlich mit Pflanzenmaterial in Europa eingeschleppt wurde, hat sie sich hier nicht zu halten vermocht (Güman 1959). Ein gleichzeitiges Vorkommen von heterothallischen und vermutlich apomiktischen Rassen der marinen Basidiomyceten-Hefen *Rhodospodium* und *Leucosporidium* in der Antarktis wurde bereits oben kurz erwähnt.

Auf die Möglichkeit, daß es sich bei den gelegentlich in der Natur vorkommenden teratologischen Fruchtkörperformen um haploide Fruchtkörper handelt, weist Brodie (1936) hin. Er stellt bei der Inkulturnahme eines mißgestalteten Fruchtkörpers von *Flammulina velutipes* das Ausbleiben der Schnallenbildung fest. Die in dieser Arbeit zusammengestellten Daten haben gezeigt, daß das Phänomen der haploiden Apomixis und Fruchtkörperbildung auch unter natürlichen Bedingungen bei einer größeren Zahl von Arten beobachtet wurde. Sehr zahlreichen Befunden, vorwiegend aus Arbeiten von Kühner und Smith, aus der Gattung *Mycena* und ihr nahestehenden Sippen, stehen vereinzelte Aufzeichnungen bei verschiedenen, systematisch nicht näher verwandten Gruppen von Basidiomyceten gegenüber. Da die Gattung *Mycena* nach dem heutigen Stand der Basidiomycetensystematik als nicht einheitlich gilt (Oberwinkler, pers. Mitt.), darf angenommen werden, daß die aufgeführten Arten sich auf mehrere natürliche Verwandtschaftskreise verteilen. Überwiegend, aber nicht ausschließlich, läuft in den dargestellten Fällen der gesamte Entwicklungsgang in der haploiden Phase ab. In einigen wenigen Ausnahmefällen wurde auch Karyogamie von genetisch gleichen Kernen in haploiden Basidien beobachtet. Inwieweit dieses Verhalten, welches einer somatogamien Autogamie entspricht, auf der phylogenetisch ursprünglichen Hefeorganisationsstufe (vgl. Prillinger 1982, II 3 und Oberwinkler 1977, 1978) genereller verbreitet ist, müssen weitere genetische und cytologische Untersuchungen bei einer größeren Zahl von Hefen und Brandpilzen noch zeigen.

Die für eine haploide Fruchtkörperentwicklung diskutierten und zusammengestellten Nachweiskriterien lassen vielfach mehr oder minder starke Abweichungen von einem im

Labor (vgl. Prillinger & Six 1982) leicht konstruierbaren Idealfall mit einkernigen jungen Basidien, einer mitotischen Kernteilung, 2sporigen Basidien, unisexuellen Sporen und einkernigem schnallenlosen Mycel erkennen. Da vor allem für eine Vielzahl von niederen Basidiomyceten kaum cytologische und genetische Daten bekannt sind, darf angenommen werden, daß das Phänomen der haploiden Apomixis noch eine weitere Verbreitung finden wird.

Dankagung: Für die Bereitstellung von Literatur und für eine kritische Diskussion bin ich Herrn Prof. Dr. A. Bresinsky, Prof. Dr. H-P. Molitoris (beide Regensburg), Prof. Dr. U. Stahl (Bochum) und Herrn Dr. I. Nuß (Regensburg) zu Dank verpflichtet. Für zahlreiche wichtige Hinweise über die Phylogenie der Basidiomyceten schulde ich Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler (Tübingen) großen Dank. Bei den Schreibearbeiten war mir Frau I. Harder behilflich. Die kritische Durchsicht der englischen Zusammenfassung danke ich Herrn P. Welsen.

Tabelle 1. Zusammenstellung über das Vorkommen von Amphithallie bei zweisporigen Basidiomyceten. Ausführliche Erklärung im Text.

- 1) Für die entsprechenden Arten lagen keine Autorennamen in den Originalarbeiten vor.
- 2) Angaben von mehreren verschiedenen Fruchtkörpern.
- 3) bei S a s s (1929 b) als *Psalliota campestris*; 2sporige Formen sind jedoch von *P. campestris* nicht bekannt, daher handelt es sich bei dem Pilz von S a s s um *Agaricus bisporus* (Lge.) Sing. oder *A. hortensis* (Cke.) Pilát, vgl. P i l á t (1951).

* Angaben nicht eindeutig und bedürfen daher einer weiteren Bestätigung.

Tabelle 2. Zusammenstellung der aus der Natur bekannten Fälle von haploider Apomixis bei Basidiomyceten. Ausführliche Erläuterungen im Text.

- 1) Normalformen dikaryotisch und viersporig, aber keine Karyogamie in den jungen Basidien (s. Text).
- 2) Daten aus eigenen Untersuchungen ergänzt.

° Diese Arten wurden aufgrund der im Textteil diskutierten Kriterien und den in der Literatur gefundenen Daten mit in die Tabelle aufgenommen.

Liegen für die Art genetische Daten (Intra- und Interrassenkreuzungen) vor, ist dies durch eine Umrandung hervorgehoben.

Tabelle 1

Nachweis der Amphithallie

Art	morpho-	cyto-	genetisch		Literatur
	logisch	logisch	Sporen pro Fruchtkp.	Fortpflanzungsmechanismus	
(Schnallenmycel)					% heterothallische
Phragmobasidiomycetes:					
Uredinales:					
<i>Puccinia anemones-virginianae</i> ¹	—	+	?	?	Jackson (1935)
<i>P. arenariae</i> (Schum.) Wint.	—	+	?	?	Lindfors (1924)
<i>P. heucherae</i> ¹	—	+	?	?	Jackson (1935)
<i>Cystospora oleae</i> Butl.	—	+	?	?	Thirumalachar (1945)
<i>Sphenospora kevorkianii</i> Linder	—	+	?	?	Olive (1947)
<i>Uromyces aloes</i> (Cke.) Magn.	—	+	?	?	Thirumalachar (1946)
Holobasidiomycetes:					
Aphylophorales:					
<i>Aleurodiscus canadensis</i> Skolko	+	+	?	u.	Skolko (1944)
<i>Athelia arachnoidea</i> (Berk.) Jülich	sehr selten	+	?	?	Jülich (1972)
Agaricales:					
<i>Clitocybe lituus</i> (Fr.) Metr.	+	+	32	b.	Kühner (1953)
<i>Laccaria tortilis</i> (Bolt.) S. F. Gray (<i>L. echinospora</i>) (Speg.) Sing.	?	+	?	?	Lamour (1960)
<i>Hohenbuehelia (Geopetalum) longipes</i> (Boud.) Mos.	+	+	30	u.	Kühner & al. (1962)
<i>Marasmius limosus</i> Boud. & Quéf.	+	+	10–27 ²	b.	Lamour (1960)
<i>Mycenella (Mycena) bryophila</i> (Vogl.) Sing.	+	+	?	?	Kühner (1938)
<i>M. margaritiformis</i> (Lge.) Sing.	+	+	?	?	Smith (1934)
<i>Hemimycena (Mycena) crispula</i> (Quéf.) Sing.	+	+	?	?	Kühner (1938)
<i>H. delicatella</i> (Peck.) Sing. (<i>H. lactea</i> ss. Lge)	+	+	?	?	Kühner (1938)
<i>H. gracilis</i> (Quéf.) Sing.	?	+	?	?	Smith (1934)
<i>Mycena amygdalina</i> (Pers.) Sing. (<i>M. iodolens</i> Lund.)	+	+	8*	?	Lamour (1955, 1960)
<i>M. chlorinella</i> (Lge.) Sing. (<i>M. metata</i> ss. Kühn.)	+	—	?	?	Maas Geesteranus (1978)
<i>M. citricolor</i> (Berk. & Curt.) Sacc. (<i>M. flavida</i> Cke.)	+	+	80–90	?	Sequeira (1954)
<i>M. clavicularis</i> (Fr.) Gill.	?	+	—	?	Smith (1934)
<i>M. debilis</i> (Fr.) Quéf.	—	+	—	?	Buhr (1932)
<i>M. epipterygioides</i> Pears.	+	+	?	?	Kühner (1938)
<i>M. flavoalba</i> (Fr.) Quéf.	+	—	?	?	Maas Geesteranus (1978)
<i>M. hiemalis</i> (Osbeck ex Fr.) Quéf.	—	+	?	?	Buhr (1932)
<i>M. metata</i> (Fr.) ss. Smith	?	+	?	?	Smith (1934)
<i>M. mirata</i> (Peck) Sacc.	+	+	?	?	Kühner (1938); Smith (1934)
<i>M. phyllogena</i> (Pers.) Sing. (<i>M. tenella</i> ss. Ricken)	+	+	25	b.	Kühner & Terra (1955)
<i>M. rorida</i> (Scop. ex Fr.) Quéf.	+	+	?	?	Kühner (1938)
<i>M. tenerrima</i> (Bk.) Sacc.	+	+	?	?	Kühner (1938)
<i>M. viscosa</i> (Secr.) R. Mre.	?	+	?	?	Smith (1934)

Nachweis der Amphithallie					
Art	morpho- logisch (Schnallenmycel)	cyto- logisch	genetisch %heterothallische Sporenprofruchtsp.	Fortpflanzungs- mechanismus	Literatur
<i>M. vitilis</i> (Fr.) Quél. (<i>M. filopes</i> ss. Ricken)	+	+	?	?	Smith (1934); Maas Geesteranus (1978)
<i>M. vitrea</i> (Fr.) Quél. (<i>M. sepia</i> Lge.)	+	+	?	?	Kühner (1938); Maas Geesteranus (1978)
<i>Fayodia</i> (<i>Omphalia</i>) <i>gracilipes</i> (Britz.) Bresinsky & Stangl (<i>F. bisphaerigera</i>) (Lge.) Kühn.)	?	+	?	?	Lamour (1960)
<i>Agaricus</i> (<i>Psalliota</i>) <i>bisporus</i> (Lge.) Sing.	—	+	14*	u.	Sass (1929 b); Buhr (1932); Miller (1971); Raper & al. (1972)
<i>Coprinus bisporus</i> J. Lge.	—	—	14*	?	Lange (1952)
<i>C. sassii</i> M. Lge. & A. H. Smith	+	+	12–28 ²	u.	Sass (1929 a); Lange (1952)
<i>Conocybe</i> (<i>Galera</i>) <i>pubescens</i> (Gill.) Kühn.	+	+	9	u.	Lamour (1960)
<i>C. tenera</i> (Schff. ex Fr.) Kühn.	+	+	26	b.	Sass (1929 a)
<i>Pholiotina</i> (<i>Conocybe</i>) <i>teneroides</i> (Lge.) Sing.	+	+	?	?	Lamour (1960)
<i>Agrocybe</i> (<i>Naucoria</i>) <i>pediades</i> (Pers. ex Fr.) Fay.	+	+	14	b.	Lamour (1960)
<i>A. semiorbicularis</i> (Bull. ex Fr.) Fay.	+	+	?	?	Sass (1929 a)
<i>Stropharia semiglobata</i> (Batsch ex Fr.) Quél. (<i>S. umbonates-</i> <i>cens</i> Peck.)	+	+	9	u.	Terra (1955)
<i>Phaeomarasmius</i> (<i>Naucoria</i>) <i>eri-</i> <i>naceus</i> (Fr.) Kühn.	+	+	?	?	Lamour (1960)
<i>Galerina</i> (<i>Galera</i>) <i>badipes</i> (Fr.) Kühn.	+	+	7	?	Lamour (1960)
<i>G. laevis</i> (Pers.) Sing. (<i>G. graminea</i> (Vel.) Kühn.)	—	+	?	?	Kühner (1935)
<i>G. subclavata</i> Kühn. (<i>G. clavata</i> Kühn.)	—	+	?	?	Kühner (1935)
<i>G. triscopa</i> (Fr.) Kühn.	+	+	?	?	Buhr (1932)
<i>Gastromycetes:</i> <i>Hydnangium carneum</i> ¹	?	+	?	?	Ruhland (1901)

Tabelle 2	Nachweis haploider Apomixis		Literatur
Art	morphologisch	cytologisch	
<i>Phragmobasidiomycetes:</i>			
<i>Septobasidiales:</i>			
<i>Septobasidium jamaicaense</i> Burt.	+	+	Couch (1938)
<i>Uredinales:</i>			
<i>Endophyllum euphorbiae-sylvaticae</i> (DC.) Wint. var. <i>uninucleatum</i>	+ ¹	+	Moreau (1911, 1914, 1915); Moreau & Moreau (1918, 1919)
<i>E. centranthi-rubri</i> Poirault var. <i>uninucleatum</i>	+ ¹	+	Poirault (1913, 1915)
<i>Gymnoconia (Caeoma) interstitialis</i> (Schlecht.) Lagerh. (<i>nitens</i> (Schw.) Burrill) var. <i>uninucleatum</i>	+ ¹	+	Dodge (1924); Dodge & Geiser (1926)
<i>Tranzschelia (Aecidium) pruni-spinosae</i> (Pers.) Diet. (<i>punctatum</i> Pers.) var. <i>uninucleatum</i>	+	+	Kursanov (1922)
<i>Uromyces rudbeckiae</i> Diet. & Holw. var. <i>uninucleatum</i>	+	+	Olive (1911); Jackson (1931)
<i>Aphylophorales:</i>			
<i>Schizophyllum umbrinum</i> Berk. ^o	s. Ausführung im Textteil		Raper (1959)

*Holobasidiomycetes:**Agaricales:*

<i>Hygrophorus borealis</i> Pk. var. <i>subborealis</i> Kauff.	?	+	Sass (1929 a)
<i>Camarophyllus niveus</i> (Scop. ex Fr.) Wünsche	+	-	Lange (1923)
<i>C. virgineus</i> (Wulf. ex Fr.) Karst.	+	+	Bauch (1926)
<i>Hygrocybe (Hygrophorus) acutoconica</i> (Clements) Sing. (<i>H. constans</i> Lge.)	?	+	Kühner (1926)
<i>H. ceracea</i> (Wulf. ex Fr.) Karst.	?	+	Maire (1902)
<i>H. conica</i> (Scop. ex Fr.) Kummer	+	+	Maire (1902; Fries (1911); Kniep (1922); Kühner (1977)
<i>Omphalina ericetorum</i> (Pers. ex Fr.) M. Lange	+	+	Lamour (1968, 1969)
<i>O. luteovitellina</i> (Pilát & Nannfeldt) M. Lange	+	+	Lamour (1968, 1969)
<i>O. luteolilacina</i> (Favre) Henderson	+	+	Lamour (1968, 1969)
<i>Haasiella venustissima</i> ^o (Fr.) Kotl. & Pouz.	+	-	Haas (1958, 1965); Kotlaba & Pouzar (1966)
<i>Collybia cirrhata</i> (Schum. ex Fr.) Kummer	+ ²	+	Sass (1929 a)
<i>Mycenella (Mycena) lasiosperma</i> (Bres.) Sing.	?	+	Smith (1934); Kühner (1938)
<i>Hemimycena (Mycena) cephalotricha</i> (Joss.) Sing.	?	+	Kühner (1938);
<i>H. delectabilis</i> (Peck) Sing.	?	-	Kühner & Valla (1972); Maas Geesteranus (1978)
<i>H. mairei</i> (Gilb.) Sing.	+	+	Kühner (1938)
<i>H. pseudocrispula</i> ^o (Kühn.) Sing.	+	-	Kühner (1938)
<i>Mycena adonis</i> (Bull. ex Fr.) S. F. Gray	?	+	Kühner (1938)

Art	Nachweis haploider Apomixis		Literatur
	morphologisch	cytologisch	
<i>M. alba</i> Bres.	+	+	Kühner (1938)
<i>M. alcalina</i> (Fr.) Kummer	?	+	Smith (1934)
<i>M. algeriensis</i> R. Mre. ap. Kühn. (<i>M. dissiliens</i> Smith)	?	+	Smith (1934)
<i>M. atromarginata</i> (Lasch) Kummer	?	+	Kühner (1938)
<i>M. capillaris</i> (Schum. ex Fr.) Kummer	+	+	Smith (1934)
<i>M. chlorinella</i> (Lge.) Sing. (<i>M. leptoccephala</i> ss. Ricken)	+	+	Smith (1934)
<i>M. citrinomarginata</i> Gill.	?	+	Smith (1934)
<i>M. dissimulabilis</i> (Britz.) Sacc. (<i>M. megaspora</i> Kauffm.)	?	+	Smith (1934)
<i>M. erubescens</i> v. H. (<i>M. cholea</i> Smith)	?	+	Smith (1934); Kühner (1938)
<i>M. flavoalba</i> (Fr.) Quél.	?	+	Kühner (1938)
<i>M. galericulata</i> (Scop. ex Fr.) S. F. Gray	+	+	Kühner (1927); Buhr (1932); Lamour (1960); Maas Geesteranus (1978)
<i>M. hiemalis</i> (Osbeck ex Fr.) Quél.	?	+	Kühner (1938); Maas Geesteranus (1978)
<i>M. leptophylla</i> (Peck) Sacc. (<i>M. roseipallens</i> Murr.)	?	+	Smith (1934); Kühner (1938)
<i>M. niveipes</i> Murr.	?	+	Smith (1934, 1936)
f. <i>jacobi</i> R. Mre.	?	+	Kühner (1938)
<i>M. olida</i> Bres.	+	+	Kühner (1938); Maas Geesteranus (1978)
<i>M. phaeophylla</i> Kühn.	+	+	Kühner (1938)
<i>M. pseudocorticola</i> Kühn.	?	+	Kühner (1938)
<i>M. pseudopicta</i> (Lge.) Kühn.	?	+	Lamour (1960)
<i>M. quercus-ilicis</i> Kühn.	+	+	Lamour (1960)
<i>M. rubromarginata</i> (Fr. ex Fr.) Kummer var. <i>laricis</i> Smith	?	+	Smith (1934)
<i>M. simia</i> Kühn.	?	+	Kühner & Lamour (1958); Lamour (1960)
<i>M. smithiana</i> Kühn.	?	+	Kühner (1938)
<i>M. speirea</i> (Fr. ex Fr.) Gill.	?	+	Lamour (1960)
f. <i>camptophylla</i> (Berk.)	?	+	Kühner (1938)
<i>M. strobilicola</i> Fav. & Kühn.	?	+	Kühner (1938, 1977)
<i>M. strobilina</i> (Pers. ex Fr.) Gill.	?	+	Kühner (1938)
<i>M. vitilis</i> (Fr.) Quél. (<i>M. filopes</i> ss. Ricken)	?	+	Smith (1934); Kühner (1938)
<i>Hydopus</i> (<i>Mycena</i>) <i>scabripes</i> (Murr.) Sing.	+	–	Kühner (1938)

Literatur

- BAKER, G. E. (1941) – Studies in the genus *Physalacria*. Bull. Torrey Bot. Club 68: 265–288.
- BANDONI, R. J., K. J. LOBO & S. BREZDEN (1971) – Conjugation and chlamydospores in *Sporobolomyces odorus*. Can. J. Bot. 49: 683–686.
- , B. N. JOHRI & S. A. REID (1975) – Mating among isolates of three species of *Sporobolomyces*. Can. J. Bot. 53: 2942–2944.
- BANNO, I. (1967) – Studies on the sexuality of *Rhodotorula*. J. Gen. Appl. Microbiol. 13: 167–196.
- BAUCH, R. (1926) – Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. I. Haploide Parthenogenesis bei *Camarophyllus virgineus*. Z. Bot. 15: 337–387.
- (1927) – Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. II. Kerndegeneration bei einigen *Clavaria*-Arten. Arch. Protist. 58: 285–299.
- BIGGS, R. (1938) – Cultural studies in the *Thelephoraceae* and related fungi. Mycologia 30: 64–78.
- BOSS, G. (1927) – Beiträge zur Zytologie der Ustilagineen. Planta 3: 597–627.
- BRODI, H. J. (1936) – The occurrence and function of oidia in the *Hymenomycetes*. Amer. J. Bot. 23: 309–327.
- BUHR, H. (1932) – Untersuchungen über zweisporige *Hymenomyceten*. Arch. Protist. 77: 125–151.
- BULLER, A. H. R. (1909) – General summary. In: A. H. R. BULLER (ed.): Researches on Fungi. 1: 261–279. Longmans, Green, and Co., London.
- (1922) – Spore-discharge in the *Hydneae*, *Tremellineae*, *Clavarieae*, and *Exobasidiaceae*. In: A. H. R. BULLER (ed.) Researches on Fungi. 2: 149–195. Longmans, Green, and Co., London.
- (1933 b) – *Sporobolomyces*, a basidiomycetous yeast-genus. In: A. H. R. BULLER (ed.): Researches on Fungi. 5: 171–206. Longmans, Green, and Co., London.
- (1941) – The diploid cell and the diploidisation process in plants and animals, with special reference to the higher fungi. Bot. Rev. 7: 335–431.
- (1950) – Modes of initiating the sexual process in the rust fungi. In: A. H. BULLER (ed.): Researches on Fungi. 7: 264–296. Univers. of Toronto Press, Toronto.
- BURNETT, J. H. & M. E. BOULTER (1963) – The mating systems of fungi. II. Mating systems of the Gasteromycetes *Mycocalia denudata* and *M. duriaena*. New. Phytol. 62: 217–236.
- CHILTON, S. P. (1938) – The occurrence of lysis in certain crosses of *Ustilago zaeae*. Phytopath. 28: 5.
- (1940) – Delayed reduction of the diploid nucleus in promycelia of *Ustilago zaeae*. Phytopath. 30: 622–623.
- (1943) – A heritable abnormality in the germination of chlamydospores of *Ustilago zaeae*. Phytopath. 33: 749–765.
- CHRISTENSEN, J. J. (1931) – Studies on the genetics of *Ustilago zaeae*. Phytopathol. Z. 4: 129–188.
- CHOW, C. H. (1934) – Contribution à l'étude du développement des *Coprinus*. Botaniste 26: 89–232.
- COOKE, W. B. (1961) – The genus *Schizophyllum*. Mycologia 53: 575–599.
- COUCH, J. N. (1938) – The genus *Septobasidium*. University of North Carolina Press, Chapel Hill.
- DANGEARD, P. A. (1895) – Memoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. Botaniste 4: 119–181.
- DODGE, B. O. (1924) – Uninucleated aecidiospores in *Caecoma nitens* and associated phenomena. J. Agric. Res. 28: 1045–1058.
- (1927) – Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete *Neurospora*. J. Agric. Res. 35: 289–305.
- & L. O. GAISER (1926) – The question of nuclear fusions in the blackberry rust, *Caecoma nitens*. J. Agric. Res. 32: 1008–1012 u. 1022–1023.
- DONK, M. A. (1972 a) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance I. A restricted emendation. Proc. K. Ned. Acad. Wet. C Biol. Med. Sci. 76: 1–22.
- (1972 b) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance II. Some problems connected with the restricted emendation. Proc. K. Ned. Acad. Wet. C Biol. Med. Sci. 75: 376–390.
- (1973 a) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance III. How to recognize a basidiomycete? Proc. K. Ned. Acad. Wet. C Biol. Med. Sci. 76: 1–22.
- (1973 b) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance IV. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C Biol. Med. Sci. 76: 109–125.
- (1973 c) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance V. Proc. K. Ned. Akad. Wet. C Biol. Med. Sci. 76: 126–140.

- DOWDING, E. S. (1931) – The sexuality of the normal, giant and dwarf spores of *Pleuroge anserina*. Ann. Bot. (Lond.) 45: 1–14.
- DUCAN, E. G. & M. H. GALBRAITH (1972) – Post-meiotic events in the Homobasidiomycetidae. Trans. Br. Mycol. Soc. 58: 387–392.
- ESSER, K. & R. KUENEN (1965) – Genetik der Pilze. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- , F. SALEH & F. MEINHARDT (1979) – Genetics of fruit body production in higher basidiomycetes. II. Monokaryotic and dikaryotic fruiting in *Schizophyllum commune*. Curr. Genetics. 1: 85–88.
- FELL, J. W., A. C. STATZELL, I. L. HUNTER & H. P. PHAFF (1969) – *Leucosporidium*, gen. n., the heterobasidiomycetous stage of several yeasts of the genus *Candida*. Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. serol. 35: 433–462.
- , I. L. HUNTER & A. S. TALLMANN (1973) – Marine basidiomycetous yeasts (*Rhodospiridium* spp. n.) with tetrapolar and multiple allelic bipolar mating systems. Can. J. Microbiol. 19: 643–657.
- & A. S. TALLMANN (1981) – Heterothallism in the basidiomycetous yeast genus *Sporidiobolus* Nyland. Curr. Microbiol. 5: 77–82.
- FRIES, R. E. (1911) – Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus* Sven. Bot. Tidskr. 5: 241–251.
- GÄUMANN, E. (1959) – Die Rostpilze Mitteleuropas. Schweiz. Naturforschende Gesellschaft (ed.): Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. 12: 1–1407. Kommissionsverlag Buehler, Bern.
- GALLAND, M. C. (1971) – Évolution de l'hétérocaryose de myceliums d'origine monosporique à hyphes tardivement bouclées chez *Psathyrella candoliana*. C. R. Acad. Sci. Paris D 272: 3129–3131.
- (1973) – Contribution à l'étude du genre *Psathyrella*. These, 132 p., Lyon.
- GUILLIERMOND, A. (1927) – Étude cytologique et taxonomique sur les levures du genre *Sporobolomyces*. Bull. Soc. Mycol. Fr. 43: 245–258.
- (1940) – Sexuality, developmental cycle and phylogeny of yeasts. Bot. Rev. 6: 1–24.
- HAAS, H. (1958) – *Clitocybe venustissima* Fr. in Stuttgart wiederentdeckt. Z. Pilzkd. 24: 9–12.
- (1965) – *Gerronema venustissima* (Fr.) Sing. Schweiz. Z. Pilzkd. 43: 19–21.
- HOLLIDAY, R. (1961) – Induced mitotic crossing-over in *Ustilago maydis*. Genet. Res. 2: 231–248.
- HOLTON, C. S. (1931) – Hybridization and segregation in the oat smuts. Phytopath. 21: 835–842.
- (1932) – Studies in the genetics and the cytology of *Ustilago avenae* and *U. laevis*. Minn. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull. 87: 1–34.
- ISTVANFFI, G. v. (1895) – Über die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 13: 452–467.
- JACKSON, H. S. (1931) – Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the *Uredinales*. Mem. Torrey Bot. Club 18: 1–108.
- (1935) – The nuclear cycle in *Herpobasidium filicinum* with a discussion of the significance of homothallism in the *Basidiomycetes*. Mycologia 27: 553–572.
- JUEL, H. O. (1898) – *Stilbum vulgare* Tode, ein bisher verkannter Basidiomycet. Bihang Sven. Vet. Akad. Handl. 24 (3): 1–15.
- JÜLICH, W. (1972) – Monographie der *Athelieae* (*Corticaceae*, Basidiomycetes). Willdenowia, Beiheft 7: 1–283.
- JURAND, M. (1975) – Breeding biology of the genus *Psathyrella*. Ph. Dr. thesis, University of Edinburgh.
- KAUFFMAN, C. H. (1918) – The *Agaricaceae* of Michigan. Vol. I u. II. Michigan geological and biological survey, Lansing.
- KENDRICK, E. L. (1957) – The effect of culture temperature on the sex associated pigmentation phenomenon in monosporidial lines of *Tilletia caries*. Phytopath. 47: 19.
- (1960) – A solopathogenic line of *Tilletia caries*. Phytopath. 50: 641.
- (1964) – Solopathogenicity in *Tilletia caries*. Phytopath. 54: 1076–1077.
- (1968) – Multiple factors for pathogenicity in *Tilletia caries* and *T. foetida*. Phytopath. 58: 1288–1290.
- KLUYVER, A. J. & C. B. VAN NIEL (1924) – Über Spiegelbilder erzeugende Hefearten und die neue Hefengattung *Sporobolomyces*. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. u. Infektionskr. Abt. 2. 63: 1–20.
- KNIEP, H. (1911) – Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea* Fl. Z. Bot. 3: 529–553.

- (1919) – Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchungen an Basidiomyceten). Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg 46: 1–18.
- (1922) – Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg 47: 1–29.
- KORHONEN, K. (1980) – Origin of clamped and campless basidia in *Armillariella ostoyae*. Karstenia 20: 23–27.
- & V. HINTIKKA (1974) – Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillariella mellea*. Microbiol. 95: 187–192.
- KOTLABA, F. & Z. POUZAR (1966) – *Haasiella*, a new agaric genus and *H. splendidissima* sp. nov. Ceska Mykol. 20: 135–140.
- KREGER VAN RIJ, N. J. W. & M. VEENHUIS (1971) – A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. J. Gen. Microbiol. 68: 87–95.
- KÜHNER, R. (1926) – Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricales. Botaniste 17: 1–224.
- (1927) – Étude cytologique de l'hymenium de *Mycena galericulata*. Botaniste 18: 1–18.
- (1935) – Le genre *Galera* (Fries) Quelét. Lechevalier, Paris.
- (1938) – Le genre *Mycena*. Lechevalier Paris.
- (1953) – L'amphithallie et ses causes dans la forme bisporique tétrapolaire de *Clitocybe lituus* (Fr.). Bull. Soc. Mycol. Fr. 69: 307–335.
- (1977) – Variation of nuclear behaviour in the Homobasidiomycetes. Trans. Br. Mycol. Soc. 68: 1–16.
- & P. TERRA (1955) – La race bisporique de *Mycena tenella* Fr. est amphithalle tetrapolaire. Rev. Mycol. 20: 161–177.
- & D. LAMOUR (1958) – Sexualité et comportement nucléaire des races bisporiques de la stirpe epipterygia. In: R. KÜHNER (ed.): De l'existence d'une race bisporique parthénogénétique dans le groupe de *Mycena epipterygia*. Ann. Univ. Lyon, Sect. C. 10: 21–28.
- , D. LAMOUR & M. L. FICHET (1962) – *Geopetalum longipes*; morphologie, caryologie, sexualité. Bull. Soc. Mycol. Fr. 78: 135–154.
- & G. VALLA (1972) – Contribution à la connaissance des espèces blanches à spores non amyloïdes du genre *Mycena* (Fries) S. F. Gray (Basidiomycètes, Agaricales). Trav. Lab. La Jaysinia 4: 25–71.
- KURSANOV, L. (1922) – Recherches morphologiques et cytologiques sur les Urédinées. Bull. Soc. Nat. Moscou, n. s. (1917) 31: 1–129.
- LAFFIN, R. J. & V. M. CUTTER (1959 a) – Investigations on the life cycle of *Sporidiobolus johnsonii*. I. Irradiation and cytological studies. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 75: 97–100.
- , – (1959 b) – Investigations on the life cycle of *Sporidiobolus johnsonii*. II. Mutants and Micromanipulation. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 75: 89–96.
- LAMOUR, D. (1955) – La race bisporique de *Mycena iodolens*. Lundell est-elle homothalle. Rev. Mycol. 20: 30–36.
- (1960) – Recherches cytologiques et expérimentales sur l'amphithallie et la parthénogénèse chez les Agaricales. Évolution nucléaire dans la baside des formes bisporiques. Thèse, Lyon.
- (1968) – Parthénogénèse chez *Omphalina ericetorum* (Pers. ex Fr.) M. Lange et deux espèces affines. C. R. Acad. Sci., Paris, 266: 1499–1500.
- (1969) – Évolution nucléaire dans la baside de formes parthénogénétiques tétrasporiques de trois espèces d'*Omphalina* (Agaricales). Bull. Soc. Mycol. Fr. 85: 247–249.
- LANGE, J. E. (1923) – Studies in the Agarics of Denmark. V Ecological notes. The *Hygrophorei*, *Stropharia* and *Hypholoma*. Supplementary notes to parts I–III. Dansk. Bot. Ark. 4: 1–55.
- (1935–40) – Flora Agaricina Danica I–V. Soc. advancement mycology Denmark and Danish botanical Soc., København.
- LANGE, M. (1952) – Species concept in the genus *Coprinus*, a study of the significance of intersterility. Dansk. Bot. Ark. 14: 1–164.
- LEWIS, C. E. (1906) – The development of the spores in *Amanita bisporigera* Atkinson. Bot. Gaz. 41: 348–352.
- LINDFORS, T. (1924) – Studien über den Entwicklungsablauf bei einigen Rostpilzen aus cytologischen und anatomischen Gesichtspunkten. Sven. Bot. Tidsskr. 18: 1–84.
- MAAS-GESTERANUS, R. A. (1977) – *Mycena galericulata* – usually 2-spored? Persoonia 9: 267–280.
- (1978) – Clamp connections at the cheilocystidia in *Mycena*. Persoonia 10: 129–135.
- MAIRE, R. (1902) – Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. These, Paris.
- MILLER, R. E. (1971) – Evidence of sexuality in the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus*. Mycologia 63: 630–634.

- MOREAU, F. (1911) – Sur l'existence d'une forme écidienne uninuclée. Bull. Soc. Mycol. Fr. 27: 489–493.
- (1914) – Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées. Botaniste 13: 177–188.
 - (1915) – Note sur la variété uninuclée de l'*Endophyllum Euphorbiae* (DC.) Winter. Bull. Soc. Mycol. Fr. 31: 68–70.
 - Mme. MOREAU (1918) – L'écidiospore de l'*Endophyllum Euphorbiae-sylvaticae* (DC.) Winter est-elle le siège d'une Karyogamie? Bull. Soc. Mycol. Fr. 33: 97–99.
 - Mme. MOREAU (1919) – Les Urédinées du groupe *Endophyllum*. Bull. Soc. Mycol. Fr. 66: 27–33.
- MOSER, M. (1978) – Die Röhrlinge und Blätterpilze. In: H. GAMS (ed.): Kleine Kryptogamenflora, Band IIb/2, 4. Aufl. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- NADSON, G. & A. KONOKTINE (1926) – Etude cytologique sur les levures à copulation hétérogamie du genre „*Nadsonia*“ Syd. Ann. Sc. Nat. Bot. 10, ser. 8: 165–183.
- NEWELL, S. Y. & J. W. FELL (1970) – The perfect form of a marine-occurring yeast of the genus *Rhodotorula*. Mycologia 62: 272–281.
- & I. L. HUNTER (1970) – *Rhodosporeidium diobovatum* sp. n., the perfect form of an asporogenous yeast (*Rhodotorula* sp.). J. Bacteriol. 104: 503–508.
- NYLAND, G. (1948) – Preliminary observations on the morphology and cytology of an undescribed Heterobasidiomycete from Washington state. Mycologia 40: 478–481.
- (1949) – Studies on some unusual Heterobasidiomycetes from Washington state. Mycologia 41: 686–701.
- OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In: W. FREY, H. HURKA, F. OBERWINKLER (eds.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. 59–105. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- (1978) – Was ist ein Basidiomycet? Z. Mykol. 44: 13–29.
- OLIVE, E. W. (1911) – The nuclear conditions in certain short-cycled rusts. Science 33: 194.
- OLIVE, L. S. (1943) – Cytology of various basidial types in the genus *Septobasidium*. Mycologia 35: 557–572.
- (1947) – Cytology of the teliospores, basidia, and basidiospores of *Sphenospora kevorkianii* Linder. Mycologia 39: 409–425.
 - (1953) – The structure and behavior of fungus nuclei. Bot. Rev. 19: 439–586.
- OORT, A. J. P., (1930) – Die Sexualität von *Coprinus fimetarius*. Recl. Trav. Bot. Neerl. 27: 85–148.
- PEABODY, D. C., J. J. MOTTA & C. D. THERRIEN (1978) – Cytophotometric evidence for heteroploidy in the life cycle of *Armillaria mellea*. Mycologia 70: 487–498.
- PILÁT, A. (1951) – Ceske Druhy Zampiou (*Agaricus*). The Bohemian species of the genus *Agaricus*. Sb. Nár. Mus. Praz Rada B Prir. Vedy 7: 1–142.
- POIRAULT, G. (1913) – Sur quelques Urédinées nouvelles. Bull. Mens. Nat. Nice Alpes-Marit. 1: 105–108.
- (1915) – Sur quelques champignons parasites rares ou nouveaux observés dans les Alpes-Maritimes. Riviere Bull. Assoc. Nat. Nice Alpes-Marit. 2: 7–19.
- PRILLINGER, H. J. (1983) – Zur Evolution von Mitose, Meiose und Kernphasenwechsel bei Chitinpilzen. Plant. Syst. Evol. 142 (im Druck)
- (1982) – Zur genetischen Kontrolle und Evolution der sexuellen Fortpflanzung und Heterothallie bei Chitinpilzen. Z. Mykol. 48 (2): 297–324.
 - & W. SIX (1982) – Genetische Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Genetische Kontrolle der Fruchtkörperbildung bei *Polyporus ciliatus*. Plant Syst. Evol. 141 (im Druck)
- RAPER, J. R. (1959) – *Schizophyllum umbrium* Berkeley in culture. Mycologia 51: 474–476.
- (1966) – Genetics of Sexuality in Higher Fungi. Ronald Press, New York.
- RAPER, C. A., J. R. RAPER & R. E. MILLER (1972) – Genetic analysis of the life cycle of *Agaricus bisporus*. Mycologia 64: 1088–1117.
- ROSANOVA, M. A. (1920) – Recherches cytologiques sur le *Hygrophorus psittacinus* Schaeff. et le genre *Godfrinia* Maire. Soc. Bot. Russie 5: 16–20.
- RUHLAND, W. (1901) – Zur Kenntnis der intrazellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Zg. 59: 187–206.
- SAINCLIVIER, M. (1952) – Caryologie des *Sporobolomyces*. Bull. Soc. Bot. Fr. 99: 147–149.
- SAPPIN-TROUFFY, P. (1896) – Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Botaniste 5: 184–187.
- SASS, J. E. (1929 a) – The cytological basis for homothallism and heterothallism in *Agaricaceae*. Am. Bot. 16: 663–701.
- (1929 b) – A cytological study of a bi-spored form of *Psalliota campestris*. Papers Michigan Acad. Sci. 9: 287–298.

- SEQUEIRA, L. (1954) – Nuclear phenomena in the basidia and basidiospores of *Omphalia flavida*. *Mycologia* 46: 470–483.
- SHEAR, C. L. & B. O. DODGE (1927) – Life histories and heterothallism of the red bread-mold fungi of the *Monilia sitophila* group. *J. Agric. Res.* 34: 1019–1042.
- SINGER, R. (1942) – Das System der *Agaricales*. *Ann. Mycol.* 40: 1–132.
– (1975) – The Agaricales in Modern Taxonomy. Cramer, Vaduz.
- SKOLKO, A. J. (1944) – A cultural and cytological investigation of a two-spored Basidiomycete, *Aleurodiscus canadensis* n. sp. *Can. J. Res. C* 22: 251–271.
- SMITH, A. H. (1934) – Investigations of two-spored forms in the genus *Mycena*. *Mycologia* 26: 305–331.
– (1936) – Studies in the genus *Mycena* I. *Am. J. Bot.* 22: 858–877.
- STAHL, U. (1976) – Genetische Regulation der Fruchtkörperbildung bei Höheren Basidiomyceten: Monokaryotisches Fruchten bei *Polyporus ciliatus*. *Bibl. Mycol.* 50: 1–105. Cramer, Vaduz.
- STORCK, R., C. J. ALEXOPOULOS & H. J. PHAFF (1969) – Nucleotide composition of desoxyribonucleic acid of some species of *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, and *Sporobolomyces*. *J. Bacteriol.* 98: 1069–1072.
- TACHIBANA, H. & R. DURAN (1961) – The pathogenicity monosporic versus polysporic cultures of *Urocystis colchici* (Schlecht) Rabenh. *Phytopath.* 51: 67.
– , – (1963) – The haploid behavior of *Urocystis colchici* teliospores. *Phytopath.* 53: 1142–1143.
– , – (1964) – Sexuality of *Urocystis colchici*. *Mycologia* 56: 289–297.
- TERRA, P. (1955) – Amphithallie et Hétérocaryose chez un Basidiomycète bipolaire: *Stropharia umbonatescens*. *C. R. Acad. Sc. (D) Paris* 241: 1334–1336.
- THIRUMALACHAR, M. J. (1945) – Development of spore forms and the nuclear cycle in the autoecious opsis rust, *Cystopsora oleae*. *Bot. Gaz.* 107: 74–86.
– (1946) – A cytological study of *Uromyces aloes*. *Bot. Gaz.* 108: 245–254.
- TOMMERUP, I. C. & D. BROADBENT (1975) – Nuclear fusion, meiosis and the origin of dikaryotic hyphae in *Armillariella mellea*. *Arch. Microbiol.* 103: 279–282.
- ULLRICH, R. C. & J. B. ANDERSON (1978) – Sex and diploidy in *Armillaria mellea* bifactorial heterothallic fungus. *Exp. Mycol.* 2: 119–129.
- VANDENDRIES, R. (1937) – Les tendances sexuelles de *Naucoria pediades* Fries. *Rev. Mycol.* 2 (N. S.): 45–57.
- VAN DER WALT, J. P. (1970) – The perfect and imperfect stages of *Sporobolomyces salmonicolor*. *Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol.* 36: 49–55.
– & M. J. PITOUT (1969) – Ploidy differences in *Sporobolomyces salmonicolor* and *Candida albicans*. *Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol.* 35: 227–231.
- WATLING, R. & M. JURAND (1971) – Two new coprophilus species of *Psathyrella*. *Notes R. Bot. Gard. Edinb.* 31: 143–153.
- WHITEHOUSE, H. L. K. (1949) – Multiple-allelomorph heterothallism in the fungi. *New Phytol.* 48: 212–244.
- WINGE, O. & O. LAUSTSEN (1937) – On two types of spore germination, and on genetic segregations in *Saccharomyces*, demonstrated through single spore cultures. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg ser. Physiol.* 22: 99–119.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

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

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

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



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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [48_1982](#)

Autor(en)/Author(s): Prillinger Hansjörg

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Das Vorkommen von haploider Apomixis und Amphithallie in der Natur 275-296](#)