

## Der Apikalapparat der Helotiales

### Eine lichtmikroskopische Studie über Arten mit Amyloidring

H. O. BARAL

Blaihofstraße 42, D-74 Tübingen 9

Eingegangen am 29.10.1986

Baral, H. O. (1987) — The apical apparatus of the *Helotiales*. A light microscopic study on species with an amyloid ring. Z. Mykol. 53(1): 119–136.

**Key words:** *Helotiales*, apical apparatus, ascus function.

**S u m m a r y:** The *Helotiales* are divided into two main groups, based mainly on the aspect of the emptied ascus:

1. type *Sclerotinia* and type *Hymenoscyphus* (Fig. 11–16), 2. type *Bulgaria* and type *Laetinaevia* (Fig. 19–26). Group 2 comprises all *Dermateaceae* and *Hyaloscyphaceae*. This subdivision concurs with Belle m è r e 's TEM results. The common practice of studying dried specimens prohibits to observe important functional characteristics, e. g. wall thickening by imbibition. More regard should be given to plasmatic structures: A „nasse“ was found in a genus close to *Lachnum* (Fig. 25), a tractus attached to the nasse in *Vibrisea* and *Apostemidium* (Fig. 17). The mechanism of spore discharge is hypothetically disclosed by comparison with the bitunicate ascus.

**Z u s a m m e n f a s s u n g:** Die *Helotiales* können, besonders anhand des Aspekts ihrer entleerten Schläuche, in zwei Großgruppen geteilt werden: 1. Typ *Sclerotinia* und Typ *Hymenoscyphus* (Fig. 11–16), 2. Typ *Bulgaria* und Typ *Laetinaevia* (Fig. 19–26). Gruppe 2 umfaßt alle *Dermateaceae* und *Hyaloscyphaceae*. Die Unterteilung stimmt mit Belle m è r e 's TEM-Ergebnissen überein. Die Gewohnheit, Herbarmaterial zu studieren, läßt wichtige funktionelle Eigenschaften übersehen, z. B. die Quellung der Zellwand durch Wasseraufnahme. Plasmatische Strukturen sollten mehr Beachtung finden: Eine Reuse wurde bei einer *Lachnum* nahestehenden Gattung gefunden (Fig. 25), ein Tractus, der in der Reuse befestigt ist, bei *Vibrisea* und *Apostemidium* (Fig. 17). Der Bewegungsablauf des Sporenausstoßes wurde unter Heranziehung des bitunicaten Ascus hypothetisch rekonstruiert.

#### Der Ascus als zentraler Merkmalsträger für ein natürliches System der Ascomyceten

Kaum ein *Helotiales*-Taxonom schöpft die Merkmale der Ascusspitze völlig aus. Seit 60 Jahren wurde zum Thema Ascusmorphologie und -funktion nichts Detailliertes in deutscher Sprache veröffentlicht. Obwohl hierüber im letzten Jahrhundert (vgl. De B a r y 1884) schon erstaunlich viel bekannt war, begann erst mit Ch a d e f a u d (1942) die feinstrukturelle lichtoptische (LM) Analyse des „Apikalapparats“, allerdings mit einer Sorgfalt, die leider nur wenige Nachfolger gefunden hat. Seit 1966 wurde dem Elektronenmikroskop (TEM), zur Untersuchung von Dünnschnitten besonders nach der Technik von Seligman-Thiery, der Vorrang gegeben, wodurch das auch dem Freizeitmykologen erschwingliche Lichtmikroskop zu unrecht in Mißkredit geriet.

Neben der Absicht, die Schußmechanismen der Grundtypen der Asci im Detail zu verstehen, war man immer auch bestrebt, die beobachteten Strukturen zur Abgrenzung von Verwandtschaftsgruppen heranzuziehen. Es fällt dabei auf, daß oft Jahrzehnte verstreichen mußten, bis sich der nötige Umsturz des gewohnten Systems durchsetzte. Zum Beispiel wurde der sehr charakteristische Typ des bitunicaten Ascus bereits 1858 von *Pringsheim* entdeckt und sehr sorgfältig beschrieben; aber erst mit *Luttrell* (1951) fand er seine gebührende breite Anerkennung.

Für die meisten Großgruppen der Ascomyceten setzte dieser Umsturz erst in den letzten 10 bis 20 Jahren ein. Nicht selten stellten sich völlig ungewohnte Verwandtschaftsverhältnisse heraus: Zum Beispiel wurden unlängst zwei Flechtengattungen (*Baeomyces* und *Icmadophila*) als zu den *Helotiales* gehörende lichenisierte Vertreter erkannt (*Honegger* 1983). Als Beispiele für die Tendenz, Ascusmerkmale gebührend mitzuberücksichtigen, seien folgende Arbeiten genannt:

*Lecanorales*: *Hafellner* 1984 (LM), *Bellemere & Letrouit-Galinou* 1981 (TEM); *Pezizales*: van *Brummelen* 1981 (TEM); *Helotiales*: *Bellemère* 1967 (LM), 1975 & 1977 (TEM).

*Bellemère's* Arbeiten sind m. W. die einzigen umfassenden zum Thema „Ascustypen innerhalb der *Helotiales*“. Seine elektronenoptisch gewonnenen Bilder erscheinen zumindest im Druck sehr undeutlich und, wie oft bei dieser Technik, unübersichtlich. Es fällt mir schwer, die danebengestellten Schemata am Original nachzuvollziehen. So zeige ich in Fig. 6b, was ich aus *Bellemère's* Fotografie entnehmen konnte: Die laut Schema die dicke, transparente Innenwand in zwei Schichten trennende Grenzlamelle ist im Original nicht zu erkennen.

Auf den Einsatz des Elektronenmikroskops habe ich verzichtet, einmal wegen der bei chemischen Präparationsmethoden immer gegebenen Gefahr, Artefakte zu produzieren, besonders aber aus praktischen Gründen, da mir die begrenzte zusätzliche Information, die das TEM erbringt, den großen Vorteil nicht aufwiegt, beim LM in kürzester Zeit Ergebnisse zu haben. Diese Ansicht vertreten durchaus auch erfahrene Elektronenmikroskopiker: *Hafellner*, dessen Arbeit, wäre sie mit dem TEM ausgeführt worden, nicht 1984, sondern nach eigenen Aussagen erst ein paar Jahrzehnte später hätte erscheinen können, sagt: „... zudem haben unsere Vergleiche der letzten Jahre gezeigt, daß das Elektronenmikroskop keine prinzipiell neuen Erkenntnisse zu bringen imstande ist, wenn die Analysen im Lichtmikroskop gewissenhaft ausgeführt worden sind.“

Es sei zugegeben, daß lamellenartige Schichtungen in der Grundsubstanz der Ascusinnenwand in Form und Orientierung von taxonomischem und funktionalem Interesse sind, lichtoptisch aber nicht wahrgenommen werden können. Dichte und Muster dieser „Mikrofibrillen“ könnten Rückschlüsse erlauben auf den Grad der Quellung einzelner Schichten (siehe später) sowie auf die Fähigkeit zur Streckung (Ziehharmonika-Struktur, „Jack-in-the-box-Effekt“).

## Material und Methodik

Die Analysen wurden an Quetschpräparaten oder Freihandschnitten von vorwiegend Frischaufsammlungen gemacht, zuerst in Leitungswasser, anschließend in Jodlösung, indem Lugolsche Lösung höherer Konzentration (0,5 g Jod, 1,5 g Kaliumjodid, 20–100 ccm Wasser) dem Wasserpräparat seitlich beigegeben wurde. Lebende Asci können hierbei für einige Minuten vital gefärbt werden.

Die Feinstruktur der Scheitelverdickung kann erst im gequollenen Zustand studiert wer-

den, welcher durch Abtötung der Asci, etwa in Melzer's Reagens, erhalten wird (verursacht durch das enthaltene Chloralhydrat, das zugleich das oft störende Zellplasma aufhellt). Hemiamyloide Apikalringe müssen hierbei jedoch KOH-vorbehandelt werden (Baral 1987a). Leider verändert KOH die Proportionen (der Apikalring zieht sich zusammen)! Aufkochen eines Lugolpräparats führt zu übermäßig verdickten Apikalapparaten. Als eine hier nicht praktizierte Alternative könnte die Verwendung von Baumwollblau (0,05%) in 80–85%iger Milchsäure anstelle einer Jodlösung dienen, da sich hiermit hemi- wie euamyloide Apikalringe färben lassen und eine sofortige Abtötung gewährleistet ist. Oder man läßt das Präparat eintrocknen und färbt dann. Lugolpräparate zeigen aber in der Regel innerhalb weniger Minuten auch tote Asci.

Mit Herbarmaterial umgeht man dieses Problem, doch ist hier der Zeitaufwand für eine befriedigende Analyse oft viel größer, und entleerte Asci sind häufig apikal deformiert. Der Physiologie gerecht werdende Resultate sind nur bei Lebendbeobachtung zu erhalten! Die Existenz des „Quellungseffekts“ und die Lageveränderung der Reuse beim Abtöten sind in Herbarmaterial nicht nachweisbar, die Existenz von Reuse und Tractus werden dort meist übersehen.

Am schwierigsten erwies es sich, die innere Begrenzung der toten Ascusinnenwand auszumachen, besonders bei starker Quellfähigkeit. Anfärbung mit Kongorot nach Chadeaud gelang mir nur bei Pyrenomyceten. Das mit Lugol gefärbte Epiplasma bietet einen bedingt brauchbaren „Abdruck“ dieser Begrenzung.

Gearbeitet wurde mit einem Zeiss-Mikroskop bei 12,5 x 100facher Vergrößerung (Öl-immersion). Phasenkontrast erbrachte keinen Gewinn. Die Zeichnungen wurden ohne Zeichenapparat mit Bleistift entworfen und mit feinen Filzschreibern nachgezeichnet.

Die Nomenklatur richtet sich weitgehend nach Baral & Krieglsteiner 1985, die Autorenzitate der behandelten Spezies finden sich dort (siehe auch Baral 1986).

### Die mißachteten und fehlinterpretierten Merkmale des Ascus

Die meisten Taxonomen begnügen sich leider mit der Feststellung von Form und Größe des Ascus, unter Hinzufügung der Jodreaktion sowie der Anzahl und Anordnung der Sporen. Nur gelegentlich werden Größe und Reaktionsintensität des Apikalrings vermerkt. Selten findet man Angaben über die Haken (croziers) an den ascogenen Hyphen unter dem Fuß der Asci, deren Auftreten als ein Artmerkmal von nicht zu überschätzendem Wert angesehen werden muß (vergleiche etwa White 1944).

Selbst diese zahllos publizierten Daten, die nur einen Bruchteil der Ascusmerkmale darstellen, können aus folgenden Gründen zu bedeutenden Irrtümern führen (Näheres hierzu in Baral 1987 a und b):

1. Der Ascus ist bis zum Zeitpunkt der Ejakulation eine lebende Zelle, deren wässriger Inhalt (aufgrund osmotischer Vorgänge in der Plasmahaut) einen gewaltigen Druck (den Zellturgor) auf die elastische Ascuswand ausübt. Dieser Umstand hat folgende Konsequenzen:

a) Die Größe des Ascus vermindert sich beim Abtöten um etwa 10–25% in Länge wie in Breite, das Volumen also nicht selten um die Hälfte! Auf diese Tatsache, die in gleichem Maße meist auch für Sporen, Paraphysen etc. gilt, wurde jüngst von Huh t i n e n (1984) warnend hingewiesen („shrinking effect“ = Schrumpfungseffekt). Der postmeiotische Ascus wächst zudem noch beträchtlich, sodaß es ratsam ist, nur reife Asci zu messen. Meine Messungen gewinne ich ausschließlich von reifen lebenden Asci. Diese Werte liegen natürlich weit über denen der meisten Literaturangaben.

b) „Die Scheitelverdickung“ (apical dome) erweist sich beim Vergleich von lebenden und toten Asci zumindest innerhalb der *Helotiales* quasi als ein Artefakt (!): Sie ist im lebenden Ascus meist nur andeutungsweise wahrnehmbar (vgl. Fig. 8–10) und tritt erst als Folge des Druckabfalls, durch Anschwellen (Quellen) der inneren Ascuswand unter Wasseraufnahme („imbibition“ — Ch a d e f a u d 1942), in Erscheinung. Diese simple und fundamentale Beobachtung machte bereits De B a r y (1866/1884: 93–95 und 102) an *Helotiales* (*Sclerotinia*) und *Bitunicatae*. Für *Helotiales* ist mir ansonsten nur ein weiterer Bericht dieses „Quellungseffekts“ bekannt: Ch a d e f a u d (1944: Fig. 14–18, *Leotia*). Z i e g e n s p e c k (1926: 344) und L o h w a g (1941: 438) erwähnen De B a r y's Beobachtung ohne eigene Kenntnis des Effekts. Trotz der Genauigkeit der Arbeiten B e l l e m è r e's schweigt sich dieser Autor darüber völlig aus! Dies ist ein Beleg mehr für den Unsegen, den die „Herbarmykologie“ stiftet.

c) Die Sporenanordnung erleidet aufgrund der extremen Volumenreduktion beim Tod des Ascus auffällige Veränderungen: Im lebenden reifen *Helotiales*-Ascus liegen die Sporen meist streng zweireihig und stets eng als „Paket“ direkt unter dem Apikalring („pars sporifera“), während der untere Teil des Ascus nur von Vakuolensaft erfüllt ist. Beim Schrumpfen durch vorzeitigen Tod (die Sporen bleiben am Leben) entweicht die Vakuolenflüssigkeit, und die Sporen nehmen den gesamten Platz im Ascus ein, wobei sie häufig ihre zweireihige Anordnung weitgehend verlieren.

2. Für die Beurteilung der Jodreaktion zeigte sich (K o h n & K o r f 1975), daß bei gewissen *Helotiales* Vorbehandlung mit KOH nötig ist, um die blaue Reaktion zu erzielen (2–5 % KOH, kalt oder kurz erhitzt, dann auswaschen). Deshalb sind Angaben über fehlende Amyloidringe ohne Angabe der Vorbehandlung unsicher. Dies gilt für Melzer's Reagens, nicht aber für simple Jodlösungen wie Lugol (B a r a l 1987 a), worin genau diese *Helotiales*-Arten, von denen es mehrere hundert geben dürfte, eine  $\pm$  rote Reaktion zeigen (zumindest wenn die Jodkonzentration über 0,6 % liegt). Das Merkmal, das mit dem Namen „hemiamyloid“ bedacht werden soll (den „Normalfall“ nenne ich „euamyloid“), erwies sich als außerordentlich artkonstant und selbst in höheren Einheiten als auffallend stetig.

### Allgemeines zum Bauplan des Apikalapparates der Ascomyceten

Unter dem Apikalapparat sollen die an der Ejakulation direkt beteiligten Organellen der Ascusspitze verstanden werden. Zur phylogenetischen Herkunft des Organs vergleiche man Ch a d e f a u d 1973: Fig. 11 und 30, welcher die Ascusspitze als Hyphenende mit einseitig ausgebildetem Septum ansieht, den Apikalapparat als spezialisierten Septenporus. Hierzu scheint mir der Vergleich mit der Septe der *Caloplaca*-Spore angebracht, deren auffällige Verdickung (mit Poruskanal) jüngst (S t e i n e r & P e v e l i n g 1984) ebenfalls als Produkt einer starken Quellung durch Tod erkannt wurde!

Die beteiligten Organellen sind entweder in der Ascuswand lokalisiert (Abkömmlinge der Septenwand) oder plasmatischen Ursprungs (Abkömmlinge des „bouchon synaptoide“).

Der Ascuswand wird von B e l l e m è r e, gleich ob (funktionell) uni- oder bitunicat, eine universelle (mindestens) Vierschichtigkeit zugesprochen (Fig. 3). Hierbei bildet der Exoascus mit Schicht a und b die lichtbrechende, hart-elastische, nicht quellbare Außenwand des Ascus, der Endoascus mit Schicht c und d eine weiche, partiell quellbare, gequollen (stark verdickt) sehr transparente innere Bekleidung. Der Exoascus kann von einem „interascalen Gel“ überzogen sein (Fig. 3 „g“), welches an seiner äußeren Begrenzungsfläche, dem „Periascus“, erkannt werden und beim *Lecanorales*-Ascus mächtige Dicke und/oder Amyloidität zeigen kann.

Die Differenzierungen dieser geschichteten Zellwand erschöpfen sich in der regional verschieden ausgeprägten Quellbarkeit der Schichten c und d, wodurch bei Wasseraufnahme dieser Wandregionen die bekannten apikalen oder subapikalen Verdickungen eintreten, sowie in der Amyloidität (oder „Chitinoidität“) bestimmter Bereiche der Wand, die z. B. den künftigen Öffnungsporus markieren (als hohlzylinderförmige Verstärkung des Endoascus). Diese „Apikalringe“ ragen basal häufig (auch bei hoher Turgeszenz) als kurzes offenes Rohr („annular protrusion“, im folgenden „Fortsatz“ genannt) ins Epiplasma hinein und umschließen dabei eine plasmaerfüllte Kammer, den Oculus (Fig. 2 a).

Die Differenzierungen im Epiplasma (= Ascoplasma außerhalb der Sporen) bestehen in einer an erhöhter Lichtbrechung erkennbaren apikalen glockenförmigen Verstärkung der Plasmahaut, der „Epiplasmahaube“ (coiffe/manchon/lame refringente/epiplasmique — Ch a d e f a u d 1973: 148 und 159), die zudem häufig auf vier Stäbchen (welche an einer „Spitzenplatte“ mittels dünner Brücken vereint sind) reduziert sein kann und dann „Reuse“ (franz. „nasse“) genannt wird (Fig. 1 und 2), sowie in einem an der Spitzenplatte befestigten kontraktionsfähigen Plasmafaden, dem „Tractus“, welcher ins Sporenpaket hinein führt und dieses wohl eng unter den Ascusscheitel zieht.

Die „Epiplasmahaube“ ist eine umstrittene Struktur. Als Reuse ausgebildet ist sie (gemäß Ch a d e f a u d 1973) für den bitunicaten Ascus sehr typisch. Obwohl viele TEM-Studien vorliegen, ist mir kein elektronenoptischer Nachweis der Struktur bekannt. In Kombination mit einem Amyloidring kann sie im Archaeascus der *Lecanorales* vorkommen. Entsprechende Kombinationen sind auch von Pyrenomyceten (Ch a d e f a u d 1973: 159) und den „Pseudo-Ostropales“ (= *Vibrissea* & *Apostemidium*) bekannt (B e l l e m è r e 1960), jedoch immer nur bei lichtoptischer Analyse.

Überraschenderweise fand ich eine Reuse auch bei zwei *Helotiales*: *Incrucipulum* (*Lachnum*) *ciliare* (Fig. 25) und *I. virmbergense* (? auch bei *Godronia urceoliformis*); die Ordnung galt meines Wissens bislang als rein „annellask“ (= mit Apikalring). (Ch a d e f a u d 1942: Fig. 50, als „*Pezicula* sp.“, ist ein bitunicater Discomycet). Dieselbe Struktur (nicht viergliedrig?) konnte ich für *Vibrissea truncorum* (Fig. 17) und *Apostemidium* spec. bestätigen. Sie ist in jedem reifen lebenden Ascus zu sehen (deutlicher noch bei Vitalfärbung mit Lugol), oft auch im entleerten Ascus, wo sie sich eindeutig von der Ascuswand abgelöst hat.

Ch a d e f a u d (1973:162) unterscheidet noch eine „calotte epiplasmique“, charakterisiert durch Ablösbarkeit und Amyloidität oder Chitinoidität. Als solche klassifiziert B e l l e m è r e 1977 die Haube von *Vibrissea*. 1975 siedelt er diese innerhalb des Plasmalemma an (Fig. 3, „cal“), die Reuse aber zwischen Plasmalemma und Endoascus („ce“), und zwar als Abkömmling einer etwas dubiosen Wandschicht, dem „filme interne“ (fi), dessen Existenz ich auch schon vermutet habe, da in lebenden Asci und Sporen die Plasmatröpfchen nie ganz an die Zellwand anstoßen (Fig. 8–10, optische Täuschung durch Lichtbrechung?).

Beim Vergleich mit bitunicat-„nassasken“ Vertretern (*Tubeufia*, *Glyphium*) scheint mir aber die Homologie deren Reuse mit derjenigen jener unitunicaten Discomyceten unbestreitbar (exakt übereinstimmende Morphologie). Es sollte doch möglich sein, diese Strukturen elektronenoptisch nachzuweisen und exakt zu lokalisieren!

### Wichtige Anmerkungen zum *Helotiales*-Apikalapparat

1. Die von Ch a d e f a u d postulierte universelle Zweifaltigkeit des Apikalrings der Ascomyceten wurde durch B e l l e m è r e's TEM-Resultate fundiert: Schicht c gehört der obere

Ring (anneau superieur =  $a_s$ ), Schicht d der untere Ring ( $a_i$ ) an. Zumindest lichtoptisch ist die Trennung von  $a_s$  und  $a_i$  aber schwierig; der Amyloidring erscheint in der Regel wie aus einem Guß. Jedoch fallen am oberen und/oder unteren Ende häufig Bereiche intensiver Amyloidität auf. Mit dem Verständnis vom quellbaren Endoascus und Amyloidring stellen dies offenbar Regionen von abrupt niedrigerer Quellbarkeit dar. Tatsächlich erscheinen die zugehörigen Wandschichten weniger transparent (Fig. 6 a), also von Zellwandsubstanz dichter. Zusätzlich beweist die Formkonstanz des Oculus vor und nach der Quellung (Fig. 9  $b_1 \rightarrow b_2$ ) für Fortsatz und zugehörige Schicht die Unfähigkeit zu quellen. Es liegt folglich auf der Hand, für den Grundbauplan der *Helotiales* Dreischichtigkeit des Endoascus anzunehmen (TEM-Bilder von *Bitunicatae*, *Ostropales*, *Vibrissea* etc. beweisen die Existenz der „Unterteilung von Schicht d“), und die lichtoptisch oft gut erkennbaren „drei Ringe“ mit  $a_s$  (in c),  $a_m$  (in  $d_1$ ) und  $a_i$  (in  $d_2$ ) zu bezeichnen. Auf TEM-Bildern von Corlett & Elliott (1974) wurde Schicht  $d_2$  (als „il“) nachgewiesen (*Ciboria acerina*, andere Präparationstechnik als bei Bellemeire, jedoch c und  $d_1$  nicht unterscheidbar).

Mit dieser Hypothese hege ich zugleich gewisse Zweifel an der korrekten Benennung der von Bellemeire 1977 bei *Helotiales* beobachteten Schichten (indem er  $d_2$  beim Typ *Sclerotinia* übersah und  $d_1$  beim Typ *Bulgaria* vielleicht fälschlich der Schicht c zurechnete). Damit wäre jedoch Bellemeire's Klassifizierungsprinzip, das auf der relativen Dicke dieser Schichten zueinander basiert, in Frage gestellt.

2. Der Fortsatz ( $a_i$ ) ist oft  $\pm$  konvergierend (tot wie lebendig), indem er den Oculus nach unten verengt (Fig. 9 a–b). Bei hohem Turgor wird er aber durch Dehnung der Ascuswand weit geöffnet (Fig. 9  $c_1$ ). Der  $a_s$  ist (tot) häufig auffallend „dickwandiger“ als der  $a_m$  oder  $a_i$ , folglich auswärts ausladend (divergierend), aber auch einwärts (auf Kosten des Pfropfs, Fig. 9). Hierdurch entsteht im optischen Schnitt die Figur eines T (Hein 1976). Zudem kann die Amyloidität auf die gesamte Scheitelverdickung übergreifen („amyloide Randzonen“).

3. Nach der Eversion der Scheitelverdickung kann der Exoascus apikal  $\pm$  stark auswärts gebogen oder gar abgknickt sein (Fig. 12 c). Dies ist der „berandete Porus“ (foramen margineae) bei Boudier (1907). Der „Knick“ wird ermöglicht durch eine abrupt endende äußere Schicht des Exoascus, etwa auf Höhe des  $a_m$  oder  $a_s$  (bei *Lanzia elatina*, Fig. 15, schön zu sehen). Oberhalb des Knicks dünnt der Exoascus deutlich aus, wo er aber vor der Eversion noch überall gleich dick war. Auch der dicke  $a_s$  fällt nachher kaum mehr ins Auge (Fig. 2 b). Beide Effekte erklären sich durch die mit ungefähre Verdreifachung des Umfangs notwendige Dehnung dieser Wandpartien.

4. Tote *Helotiales*-Asci zeigen reif eine meist starke Reduzierung („Regression“) der Dicke des Apikalapparats (Fig. 8–10,  $a_2 \rightarrow b_2 \rightarrow c_2$ ). Maximale Dicke wird während oder gar vor der Meiose erreicht. Dieses Stadium ( $a_2$ ) existiert aber nur für kurze Zeit und wird durch ein anhaltendes von meist deutlich reduzierter Dicke ersetzt ( $b_2$ ), welches etwa dem Beginn der Sporenbildung entspricht und üblicherweise (e. g. Bellemeire 1977: 234) als das zur Analyse geeignetste angesehen wird. Das Stadium der Vollreife ( $c_2$ ) zeigt noch alle drei Ringe unverändert, einzig der  $a_m$  erscheint wieder ein Stück mehr komprimiert.

Es ist nun ein Denkfehler, wenn man diese „Regression“ auf gesteigerten Turgor zurückführt, wie es Honegger (1983: 63) tat (tote Asci haben keinen Turgor). Dies wäre ein falsch verstandener Quellungseffekt! Unnötig und unmöglich erscheint die alte Theorie der Lyse von Zellwandmaterial zu Nährzwecken (Chadefaud 1942 fordert die Resorption des  $a_i$ !). Die einzig denkbare Erklärung lautet m. E.: Während der Reifung nimmt die Quellbarkeit des Endoascus kontinuierlich ab (verursacht durch zunehmende Vernetzung der Zellwandpolymere).

Im lebenden Ascus kann ebenfalls eine gewisse „Regression“ beobachtet werden (Fig. 8–10:  $a_1 = b_1 \rightarrow c_1$ ), aber nur bei Erreichen der Vollreife. Dies ist nun zweifellos die Folge zunehmenden Turgors im Endstadium. Jetzt zeigen alle Wandpartien maximale Kompression und Dehydrierung.

5. Selten wurden strukturelle Abweichungen im Frühstadium ( $a_2$ ) beobachtet: Zum einen kann der  $a_5$  anfangs völlig fehlen (Chadefaud 1942: Fig. 9–14, *Microglossum lutescens*; Hein 1976: 16, „einige Arten“ der *Naevioideae*). Mir fiel so etwas nie auf. Im Normalfall werden die drei Ringe mit der Bildung der Verdickung sofort angelegt, wie im Fall „*Rutstroemia*“ *firma* gezeigt (Fig. 4). Zum anderen sind inamyloide Bereiche der Verdickung zur Reife oft extrem reduziert (vgl. Fig. 17–26, im Frühstadium ist hier die innere Begrenzung des Endoascus wegen extremer Quellung äußerst undeutlich).

### Taxonomische Ergebnisse

Wie eingangs dargelegt, werden auch für die *Helotiales* noch zahllose Umgruppierungen nötig sein, bis ein einigermaßen natürliches System erreicht ist. Zu diesem Schluß kommen auch Bellemère (1977) sowie die Studien von Hennebert & Bellemère (1979) über die Nebenfruchtformen. Denn bis heute wird (seit Nannfeldt 1932) der Excipulumstruktur eine zu hohe taxonomische Bedeutung zugemessen, während der Apikalapparat fast negiert wird.

Vor einer Überbewertung der Ascusmerkmale muß ebenso gewarnt werden: Wie bei jedem Organ muß man auch beim Apikalapparat mit Reduktionstypen rechnen (völliger oder teilweiser Verlust von Amyloidring und/oder Scheitelverdickung). Bei starker Reduktion muß mit anderen Merkmalen der Anschluß des Taxons versucht werden. Dies ist leicht, wenn nächstverwandte Spezies bereits nicht-reduziert sind (Beispiel: Gattung *Lachnellula*).

Für die Hereinnahme der „*Pseudo-Ostropales*“ *Vibrisea* und *Apostemidium* in die *Helotiales* haben sich bereits Bellemère (1960) und Sherwood (1977) ausgesprochen. Ich kann hier nur bestätigen, daß ich keine prinzipiellen Unterschiede im Apikalapparat finden kann. Der Typ *Vibrisea* vereint (Bellemère 1977) alle Elemente des *Helotiales*-Grundbauplans (Fig. 17): quellbare Scheitelverdickung mit Amyloidring, Epiplasmahaube mit Tractus (letzterer wurde offenbar früh reduziert: er scheint sonst nur für *Leotia* nachgewiesen: Chadefaud 1944). Fügt man diesen Merkmalen noch eine starke „subapikale“ (= unter dem Niveau des Apikalrings gelegene) Quellbarkeit von Schicht d hinzu (die bei *Vibrisea* mäßig existiert), kommt man zum (meist amyloiden) „Tholus“ des Archaeascus der *Lecanorales* (= Discomyceten-Flechten), welcher aber durch den „rostraten“ Öffnungsmodus abweicht. Der *Vibrisea*-Typ bezeugt offenbar die Herkunft der *Helotiales* aus dem Umfeld der *Lecanorales*, die Scheitelverdickung der *Helotiales* könnte einen reduzierten Tholus darstellen (vgl. auch Bellemère 1971: Fig. 16).

Zwei Hauptgruppen können innerhalb der eigentlichen *Helotiales* unterschieden werden:

1. *Sclerotinia*-Gruppe: Scheitelverdickung vorhanden; Apikalring auch zur Reife von gequollener inamyloider Wand umgeben; deren innere Begrenzungsfläche  $\pm$  flach und horizontal, evertiert  $\pm$  stark konvex (Fig. 9–16); Porus häufig  $\pm$  berandet; Apikalring fast immer euamyloid; Ascusapex breit-gestutzt, nur wenig konisch.

2. *Bulgaria*-Gruppe: Scheitelverdickung reduziert (nach Bellemère auf Kosten der Schicht d); Apikalring zur Reife  $\pm$  halbfrei; innere Begrenzungsfläche eine plasmaerfüllte ringförmige Rinne (rainure annulaire) bildend, auch evertiert immer noch  $\pm$  konkav (Fig. 8 & 19–26); Porus nie betont berandet (mit Knick); Apikalring nicht selten hemiamyloid; Ascusapex meist typisch konisch bis brustwarzenförmig.

Die 2. Gruppe zeigt betont Merkmale der Reduktion und mag angesichts des bunten Spektrums der zugehörigen Taxa (alle *Dermateaceae* und *Hyaloscyphaceae*, aber auch etliche *Leotiaceae*) künstlich sein. Die 1. Gruppe, die fast alle *Sclerotiniaceae* und viele *Leotiaceae* umfaßt, stellt zweifellos eine natürliche und wohl ursprüngliche Verwandtschaftsgruppe dar. Sie entspricht *Belleme's* Typ *Sclerotinia*, die 2. Gruppe seinen Typen *Bulgaria* und *Pezicula*.

Entgegen *Belleme* (1977: 254) fand ich den Grad der Eversion in der 1. Gruppe nicht höher, sondern einheitlich  $\pm$  knapp  $90^\circ$ , doch manchmal stark variabel (Fig. 24!). Ob der  $\pm$  deutlichen Ausbildung eines Periascus taxonomische Bedeutung zukommt, sollte geprüft werden.

### 1. *Sclerotinia*-Gruppe. Folgende Typen können unterschieden werden:

a) Typ *Sclerotinia* (sensu stricto, Fig. 9, 14, 15, 16): Apikalring schmal T-förmig:  $a_s$  meist recht intensiv reagierend, stets nach außen divergierend,  $a_m$  dünnwandig und blasser (da stark quellbar),  $a_j$  sehr reaktiv, etwas dicker, deutlich vorragend und einen kugeligen Oculi umschließend (da konvergierend). Ascusapex auffallend breit-gestutzt.

Dieser Typ kommt innerhalb der *Sclerotiniaceae* (*Botryotinia*, *Ciboria*, *Ciborinia*, *Dumontinia*, *Monilinia*, *Pycnopeziza*, „*Rutstroemia*“ = *Lanzia* & *Poculum*, *Sclerotinia*) in außerordentlich konstanter Ausprägung vor. Zuweilen reagiert der  $a_s$  nicht intensiver als der  $a_m$  (Fig. 16). Denselben Typ fand ich bei *Encoelia* (*Phibalis* subgen. *Kirschsteinia*) spec. (*Sa-lix*) (?) und *Encoelia fascicularis* – *Populus*), wobei jedoch umgekehrt alleine der  $a_s$  intensiver reagierte.

*Chloroscypha* stellt eine Variante dar mit amyloider Randzone um den  $a_s$  (betont T-förmig), mehr konischem Apex und (tot) dickerer Ascuswand (Fig. 14).

Eine weitere Variante stellt *Ombrophila* p. p. (incl. *Neobulgaria*) dar (Fig. 13):  $a_s$  nicht divergierend (Ring also nicht T-förmig) und selten intensiver, Scheitelverdickung zieht leicht subapikal herab (bei *O. cf. longispora* noch deutlicher).

### b) Typ *Hymenoscyphus* (Fig. 10, 11, 12)

Apikalring vorwiegend vom  $a_m$  (+  $a_j$ ?) gebildet,  $\pm$  dünnwandig-parallelzylindrisch, der  $a_s$  fehlt meist völlig (stattdessen zuweilen feine inamyloide Linien!), der Fortsatz ist kaum wahrnehmbar, der Oculi deshalb fast fehlend.

Dieser Typ kommt innerhalb der Gattung *Hymenoscyphus* (incl. *Cudoniella* und *Phaeohelotium*) nach Entfernung gattungsfremder Arten in außerordentlich konstanter Ausprägung vor (so auch bei *H. albidus*, *H. calyculus* und *H. serotinus*, welche neuerdings wegen Substratschwärzung fälschlich den *Sclerotiniaceae* zugerechnet wurden), außerdem in *Cyathicula*, *Mytilodiscus*, den „*Pezizella*“-Arten *P. amentis*, *P. fagi* und „*Hymenoscyphus*“ *monotropae*, den *Bisporella*-Arten *B. pallescens* und *B. subpallida* sowie den *Ombrophila*-Arten *O. violacea*, *O. „janthina“*, *O. „rubicunda“* und *Ascotremella faginea*, auch in *Moellerodiscus tenuistipes* und *Pezoloma*. Er kann als Reduktionsform des Typs *Sclerotinia* verstanden werden, wobei sich diese Reduktion selbst innerhalb der fundierten Gattung *Ombrophila* vorfindet.

### 2. *Bulgaria*-Gruppe. Folgende Typen können unterschieden werden:

#### a) Typ *Laetinaevia* (Fig. 18, 19, 21, 22)

Apikalring meist groß, häufig hemiamyloid, mit breiter amyloider Randzone (betont T-förmig bis dreieckig),  $a_j$  meist nicht intensiver reagierend (jedoch mit Oculi), nicht konvergierend.

Dieser Typ wurde von Hein (1976: 16 & Fig. 3) für etliche *Naevioideae* festgestellt, ist aber auch für *Hysteropezizella* (Fig. 19), *Belonium*, *Coronellaria* und *Leptotrochila* typisch.

Eigenartigerweise stellt *Allophylaria* (*Leotiaceae*, Fig. 21, 22) einheitlich eine sehr ähnliche Variante, mit weniger reduziertem inamyloidem Bereich der Verdickung sowie ?fehlendem Oculus. Der Apex zeigt auffallend Brustwarzenform. Ähnlich ist *Ascocoryne* (Fig. 18), der evertierte Aspekt zeigt hier aber keine konkave Innenfläche und vermittelt darin zur *Sclerotinia*-Gruppe.

Lediglich eine Reduktionsform des *Laetinaevia*-Typs dürfte der von Hein (1976) beschriebene Typ *Ploettnera* darstellen, bei welchem nur der  $a_j$  (?+  $a_m$ ) ausgebildet ist (ohne Fig.).

b) Typ *Bulgaria* (Fig. 23, 24, 25, 26): Apikalring meist klein und euamyloid, zumindest unreif kaum T-förmig,  $a_s$  immer reaktiv, ohne Randzonen,  $a_j$  meist durch Dicke und Farbtiefe etwas hervorgehoben, mit kleinem Oculus,  $a_m$  in der Regel deutlich.

*Bulgaria* selbst (Fig. 23) ist durch einen sehr dickwandigen Ring mit fehlendem  $a_m$  (wenig Regression) und fast ohne Eversion, sowie (tot) dicker Ascuswand gekennzeichnet und steht isoliert.

Zwischen den *Hyaloscyphaceae* (Fig. 25, 26) und dem *Mollisia-Pyrenopeziza*-Komplex (Fig. 24) fand ich keine durchgreifenden Unterschiede. *Calycina* (Fig. 26) vereinigt einige bisher bei *Hymenoscyphus/Phaeohelotium* und bei *Pezizella* ss. Dennis untergebrachte Arten und wurde von mir den *Hyaloscyphaceae* einverleibt. *Belonidium* (*Dasyscyphus*) *sulphureum* etc., *Heterosphaeria* (Fig. 20) und *Pezicula* (Fig. 8) vermitteln  $\pm$  zum *Laetinaevia*-Typ, *Pezicula* fällt (entgegen Belleme're) durch tot unten divergierenden Ring auf.

Weitere zum Typ *Bulgaria* zu rechnende *Leotiaceae* wären: *Bisporella citrina* (entgegen Belleme're) und *B. lactea* (welche viele Affinitäten zu *Calycina* zeigen!), „*Hymenoscyphus*“ *equisetinus* und *H. rhodoleucus*, *Mitruia paludosa*, *Microglossum*, *Chlorociboria*, *Godronia ribis*, *Encoelia furfuracea* etc. Dieser Typ ist bei Chadeaud (1942: Fig. 9 bis 26) bestens abgebildet.

### Zur Funktion des Apikalapparats der *Helotiales*

Das Passieren der Sporen durch den Apikalring wird selbst in neuerer Zeit noch angezweifelt (Rogers 1979; 14–15, für *Xylariaceae*). Bei den meisten *Helotiales*-Arten kann die Ejakulation hingegen leicht im Wasserpräparat beobachtet werden (auch völlig isolierte vollreife Asci können normal schießen), vermutlich weil die Ascuswände nicht so zart sind wie bei *Sphaeriales*.

Der Vorgang vollzieht sich jedoch so rasch, daß keinerlei Detailbeobachtungen möglich sind; der Bewegungsablauf kann nur anhand des Anfangs- und Endstadiums rekonstruiert werden. ((Ich schätze die Dauer des Gesamtvorgangs auf im Mittel 1/100 Sek.; Ingold (1971:38) ermittelte mittels einer schnell rotierenden Scheibe bei *Sordaria* eine Dauer von nur ca. 1/2400 Sek. zwischen der ersten und letzten Spore.)) Hilfreich ist ferner, daß Asci während der Ejakulation ihre Turgeszenz verlieren können, so daß eine Spore im Apikalring stecken bleibt (Fig. 7). Dabei kann Kompression, Dehnung und Streckung von Endoascus und Apikalring beobachtet werden. Die Sporen werden beim Austritt praktisch nicht eingeschnürt (vgl. Beckett 1981:22), solange sie leben (TEM-Bilder wie die von Belleme're 1977:Pl. 1, D & E zeigen tote und deshalb eingeschnürte Sporen!). Weiterhin glaube ich (aufgrund ähnlichen Ascusbaus) den gut studierbaren Sporenausstoß im

bitunicaten Ascus zum Vergleich heranziehen zu dürfen (hier verharrt jede Spore mittels der Einschnürungen an ihren Quersepten für kurze Zeit in der Reuse).

Die mir bekannten Theorien zum Sporenausstoß bei *Helotiales* gehen fälschlich vom verdickten Ascusscheitel aus, da sie den Quellungseffekt negieren (e. g. S c h o k n e c h t 1975, S c h m i e d e k n e c h t 1964). Letzterer, dessen Theorie in ein Lehrbuch Eingang fand ( M ü l l e r & L ö f f l e r 1977: Abb. 109), irrt noch in weiteren Punkten (keine Eversion, Sporenabgabe einzeln mit Minutenpausen!).

Ein ungelöstes Problem ist das Verschwinden des Ppropfs (= Zentralzylinder) während der Ejakulation. Theorie 1 erklärt dies durch Lyse ( C o r l e t t & E l l i o t t 1974), Theorie 2 durch Abbrechen vom Apikalring ( B e l l e m è r e 1977), wodurch sich die Homologie des Ppropfs mit dem Operculum der *Pezizales* ergäbe. Für Theorie 1 spricht: a) In einem Jodtropfen aufgefangene Sporenwolken von *Ciboria batschiana* zeigten nicht die geringsten Reste von Ppropfen (ich erwartete Ppropfe mit amyloidem Mantel); b) eine eindeutige Sollbruchfläche kann auch auf TEM-Bildern nicht beobachtet werden. Für Theorie 2 spricht: a) Ein unreifer Ascus kann durch Deckglasdruck eröffnet werden (Fig. 5); b) Lugol löst bei *Sclerotiniaceae* augenblicklich die Ejakulation aus (auch plötzlich herabgesetzte Luftfeuchtigkeit).

Fig. 1 a → e zeigt den (hypothetischen) Bewegungsablauf der Ejakulation: Die erste Spore durchstößt die Epiplasmahaube an der „Spitzenplatte“ und stülpt den Apikalring vollständig (180°) nach außen um. Erst jetzt dehnt sich der elastische Fortsatz (a<sub>1</sub>) und dient als „Schließmuskel“ (sphincter), damit sich der Turgor nicht im Verspritzen von Vakuolensaft erschöpft.

Der funktionelle Poruskanal wird also vom a<sub>1</sub> und der Schicht d<sub>2</sub> gebildet.

Die erforderliche Energie ist im hochgradig angespannten Exoascus gespeichert und wird durch dessen Entspannung (ca. 50 % Volumenreduktion!) in Form von kinetischer Energie auf den Ascusinhalt übertragen. Das geordnete Sporenpaket, welches die Reihenfolge der Sporenabgabe erkennen läßt, sowie die Funktion des „Schließmuskels“ deuten auf eine sukzessive Sporenabgabe hin, bei welcher sich der Porus nach jeder Spore wesentlich verengt.

Die Homologie zum Bewegungsablauf im bitunicaten Ascus geht noch weiter: Der Sinn der Quellbarkeit des Endoascus dürfte auch hier (trotz fehlender Ablösbarkeit vom Exoascus) in der Fähigkeit zur (begrenzten) Streckung liegen („expansible endoascus“). (Die subapikale Verdickung im Archaeascus ermöglicht die Streckung zum „Rostrum“.) Vermutlich quillt der Endoascus auch bei *Helotiales* (und *Lecanorales*) erst nach Abgabe der letzten Spore (vgl. P r i n g s h e i m 1858). Sollte zudem die Spitzenplatte im Oculus befestigt sein, müßte die Reuse in Fig. 1 c & d höher plaziert werden und könnte ebenfalls „Schließmuskelfunktion“ übernehmen (wie bei *Bitunicatae*).

Der operculate Ascus, der als Variante des unitunicat-annellasken Typs angesehen wird ( B e l l e m è r e 1977: 257), erscheint im Vergleich primitiv: Der funktionelle Porus ist groß und wenig dehnbar; meist fehlt die Quellbarkeit und damit die „Schließmuskelfunktion“ des Endoascus.

Für das Auffinden und Bereitstellen von seltenen Arten möchte ich mich herzlich bedanken bei Paul B l a n k (CH-Schaffhausen), Jacques D e n y (F-Palaiseau), Heinz E n g e l (Coburg) Lothar K r i e g l s t e i n e r (Schwäbisch Hall), Prof. Franz O b e r w i n k l e r (Tübingen) und Prof. Wulfard W i n t e r h o f f (Heidelberg) sowie der Mykologischen Gesellschaft CH-Luzern. Für die Bestimmung von *Hysteropezizella fuscella* (Karst.) Nannf. (agg.) danke ich Herrn Dr. Burghard H e i n (W-Berlin). Herrn G. J. K r i e g l s t e i n e r gilt mein besonderer Dank für das Zustandekommen von Beiheft 6, zu welchem die vorliegende Studie eine Ergänzung darstellt.

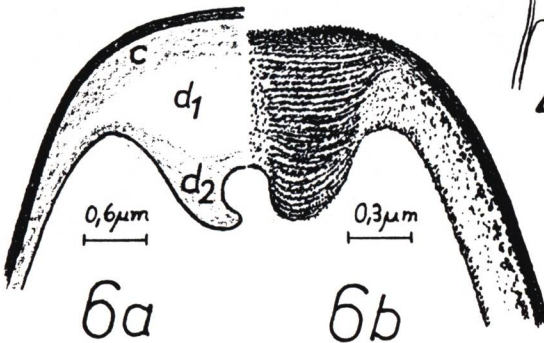
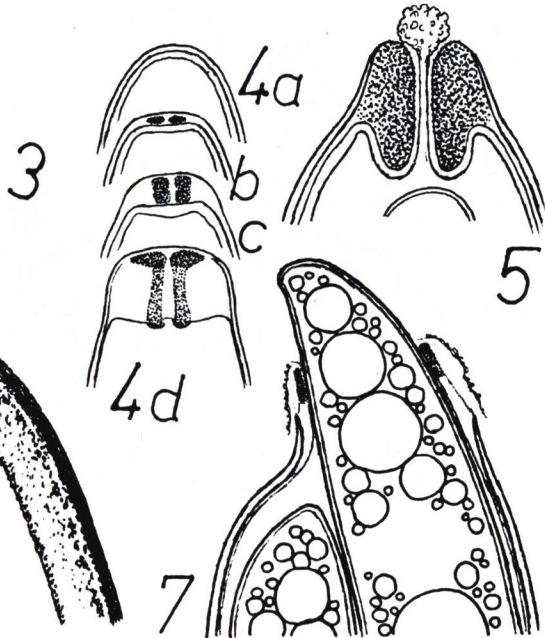
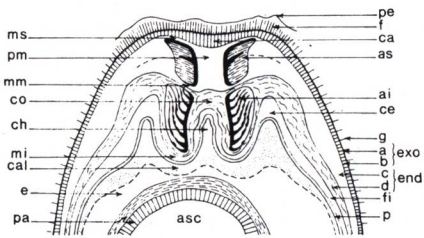
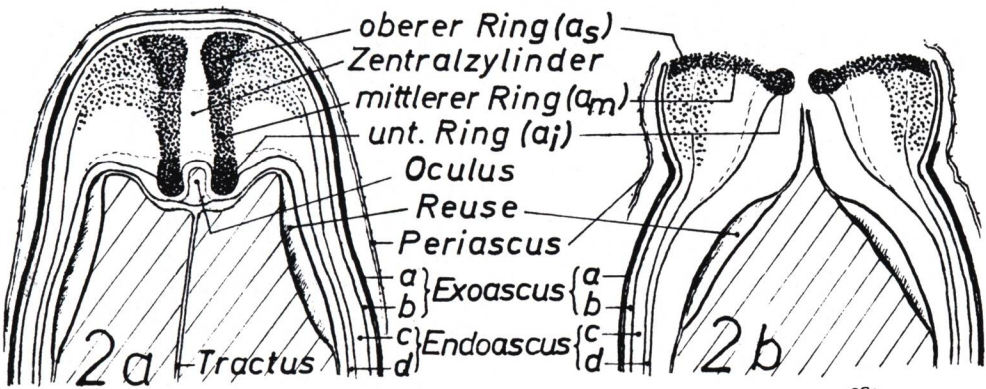
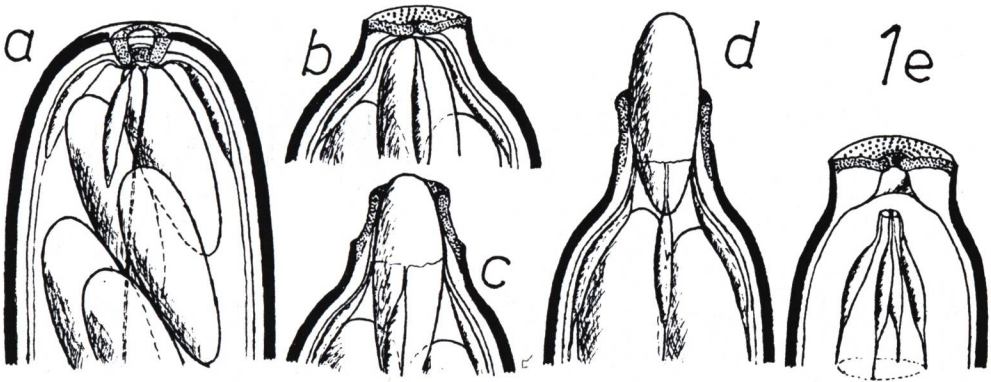
## Literatur

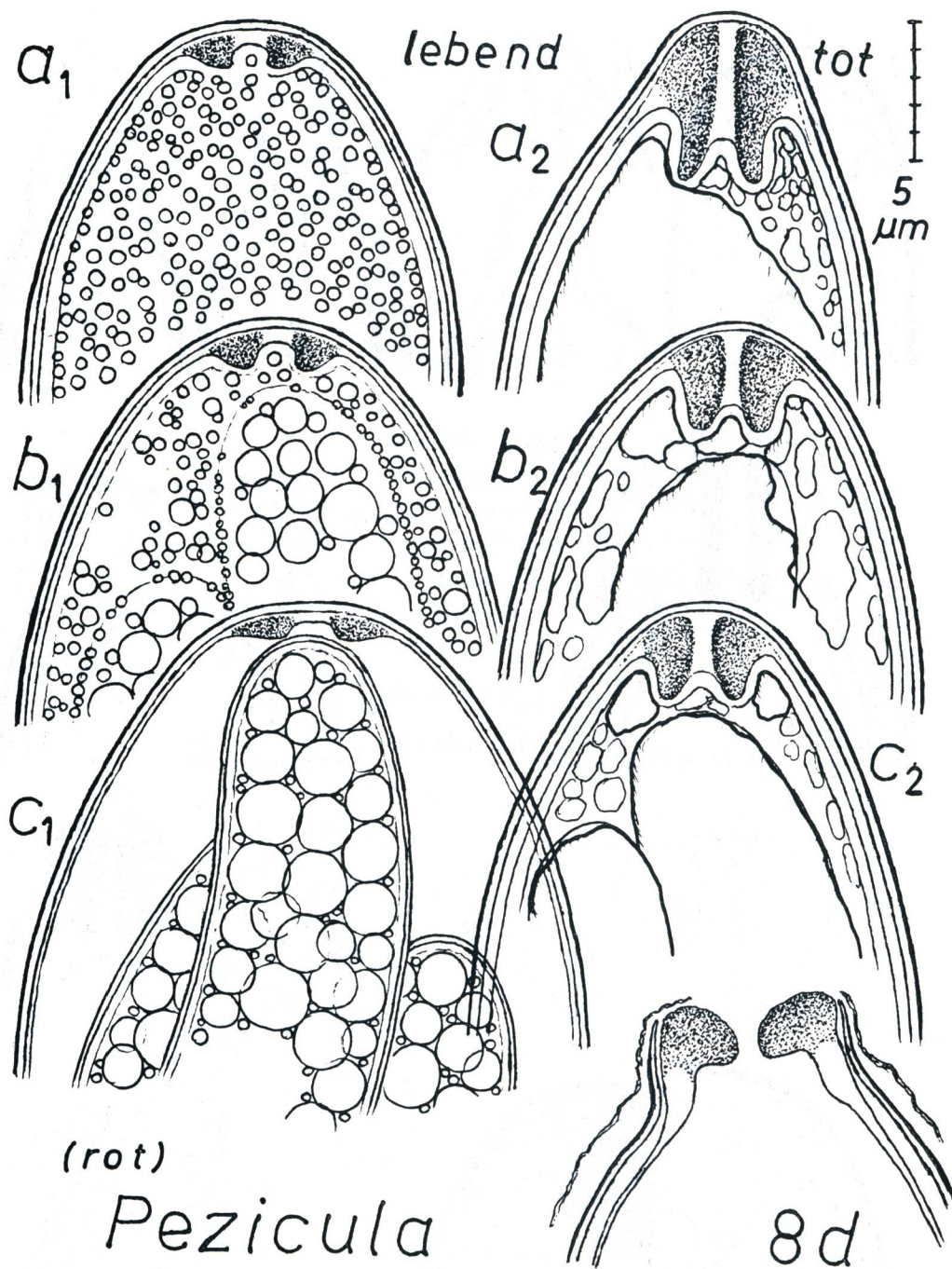
- BARAL, H. O. (1986) – Beilage zum Beiheft Nr. 6, mit Artenregister, Substratliste und Nachtrag, 19 pp. (Typoskript).
- (1987 a) – Lugol's solution/IKI versus Melzer's reagent: Hemiamyloidity, a universal feature of the ascus wall. *Mycotaxon* 30 (im Druck).
  - (1987 b) – Living versus dead: On the advantages of studying the fresh ascocarp. *Mycotaxon* 732.
- BARAL, H. O. & G. J. KRIEGLSTEINER (1985) – In Süddeutschland gefundene inoperculate Discomyceten (Bausteine zu einer Ascomycetenflora der Bundesrepublik Deutschland), Beihefte z. Z. Mykol., 6: 1–160.
- BECKETT, A. (1981) – The ascus with an apical pore: Development, composition and function. In: D. R. Reynolds, *Ascomycete systematics*, Springer Verlag.
- BELLEMÈRE, A. (1960) – Sur les asques des Ostropales. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 76 (1): 69–82.
- (1967) – Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez des Discomycètes Inopercules. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 83: 395–640 & 753–931.
  - (1971) – Les asques et les apothécies des Discomycètes bitoniques. *Ann. Sci. Nat. Bot. (Paris)* 12: 429–464.
  - (1975) – Etude ultrastructurale des asques: la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes inopercules et des Hysteriales. *Physiol. Veg.* 13, 3: 393–406.
  - (1977) – L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes: Etude ultrastructurale comparative. *Rev. Mycol.* 40: 233–264.
- BELLEMÈRE, A. & M. A. LETROUIT-GALINOU (1981) – The Lecanoralean ascus, an ultrastructural preliminary study. In: D. R. Reynolds, *Ascomycete systematics*, Springer Verlag.
- BOUDIER, E. (1907) – Histoire et classification des Discomycètes d'Europe. Klingsieck, Paris 221 pp.
- BRUMMELEN, J. van (1981) – The operculate ascus and allied forms. In: D. R. Reynolds, *Ascomycete systematics*, Springer Verlag.
- CHADEFAUD, M. (1942) – Etude d'asques II: structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers Discomycètes et Pyrenomycètes. *Rev. Mycol.* 7: 57–88.
- (1944) – Etudes d'asques IV: L'asque hemiopercule de *Leotia lubrica*. *Rev. Mycol.* 9: 13–31.
  - (1973) – Les asques et la systématique des Ascomycètes. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 89: 127–170.
- CORLETT, M. & M. E. ELLIOTT (1974) – The ascus apex of *Ciboria acerina*. *Can. J. Bot.* 52: 1459–1463.
- DeBARY, A. (1884) – Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien. W. Engelmann, Leipzig, pp.
- HAFELLNER, J. (1984) – Studien in Richtung einer natürlichen Gliederung der Sammelfamilien *Lecanoraceae* und *Lecideaceae*. Beihefte zur Nova Hedwigia 79: 241–371, Festschrift J. Poelt.
- HEIN, B. (1976) – Revision der Gattung *Laetinaevia* und Neuordnung der *Naevioideae*. Willdenowia, Beiheft 9: 1–136.
- HENNEBERT, G. L. & A. BELLEMÈRE (1979) – Les formes conidiennes des Discomycètes. Essai taxonomique. *Rev. Mycol.* 43: 259–315.
- HONEGGER, R. (1983) – The ascus apex in lichenized fungi IV: Baeomyces and Icmadophila in comparison with Cladonia (Lecanorales) and the nonlichenized *Leotia* (*Helotiales*). *Lichenologist* 15(1): 57–71.
- HUHTINEN, S. (1984) – Additions to the ascomycetous flora of the Canadian North. *Karstenia* 24: 1–11.
- INGOLD, C. T. (1971) – Fungal spores: Their liberation and dispersal. Clarendon Press, Oxford.
- KOHN, L. M. & R. P. KORF (1975) – Variation in ascomycete iodine reactions: KOH pretreatment explored. *Mycotaxon* 3 (1): 165–172.
- LOHWAG, H. (1941) – Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. In: W. Zimmermann, P. Ozenda, H. D. Wulff, *Handbuch der Pflanzenanatomie*, Band VI, Teil 8.
- LUTTRELL, E. S. (1951) – Taxonomy of the *Pyrenomycetes*. *Univ. Missouri Studies* 24 (3): 1–120.
- MÜLLER, E. & W. LÖFFLER (1977) – Mykologie. 3. Auflage, Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- NANNFELDT, J. A. (1932) – Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. *Nova Acta Regiae Soc. Upsal.*, Ser. 4, 8(2): 1–368.
- PRINGSHEIM, N. (1858) – Über das Austreten der Sporen von *Sphaeria scirpi* aus ihren Schläuchen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 1: 189–192.
- ROGERS, J. D. (1979) – The *Xylariaceae*: Systematic, biological and evolutionary aspects. *Mycologia* 71: 1–42.
- SCHMIEDEKNECHT, M. (1964) – Mechanik und Energetik des Sporenausstoßes bei *Pseudopeziza medicaginis*. *Phytop. Zeitschr.* 51: 29–40.

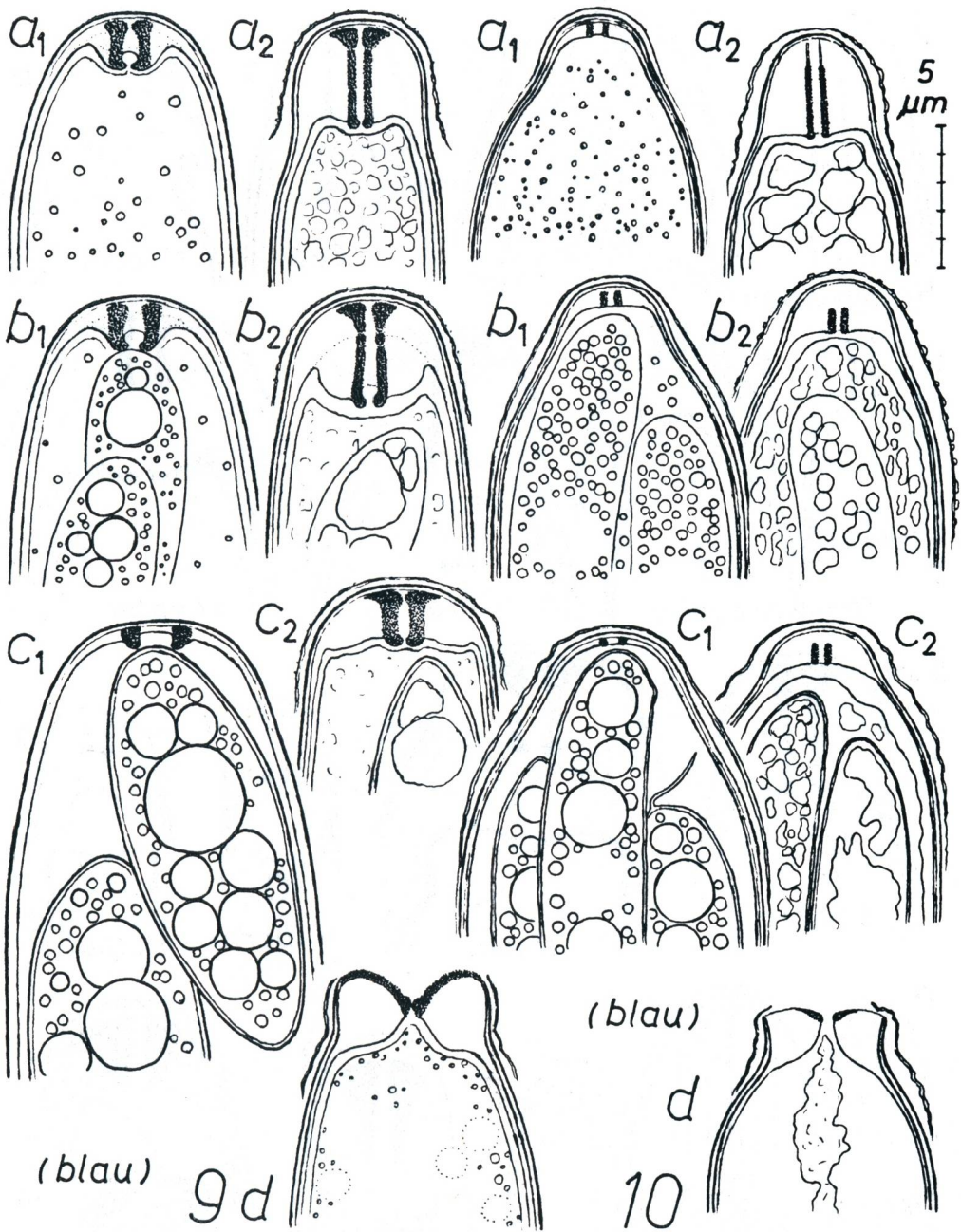
- SCHOKNECHT, J. D. (1975) – Structure of the ascus apex and ascospore dispersal mechanisms in *Sclerotinia tuberosa*. Trans. Brit. Myc. Soc. 64 (2): 358–362.
- SHERWOOD, M. A. (1977) – The ostropalean fungi. Mycotaxon 5 (1): 1–277.
- STEINER, M. & E. PEVELING (1984) – Lagerungsbedingte Änderungen der Sporenstruktur bei einigen Arten der Gattung *Caloplaca* (*Lichenes, Teloschistaceae*). Beihefte zur Nova Hedwigia 79: 775–791.
- WHITE, W. (1944) – Studies in the genus *Helotium* IV: Some miscellaneous species. Farlowia 1 (4): 599–617.
- ZIEGENSPECK, H. (1926) – Schleudermechanismen von Ascomyceten. Bot. Archiv (Univ. Königsberg) 13(5–6): 341–381.

### Legende

Fig. 1–7: Allgemeines zu Bau und Funktion des Apikalapparats. Fig. 1: Hypothetischer Ablauf der Ejakulation im nicht-reduzierten *Helotiales*-Ascus. – Fig. 2: Grundbauplan der Apikalregion des nicht-reduzierten *Helotiales*-Ascus. Fig. 2a: unreif, tot; Fig. 2b: ejakuliert (nach lichtoptischer Analyse unter Jodfärbung, die punktierten Bereiche bedeuten Amyloidität). – Fig. 3: Grundbauplan der Apikalregion des unitunicaten Ascus (aus: Bellemeire 1975: Fig. 2). – Fig. 4: Bildung von Scheitelverdrückung und Apikalring im praemeiotischen Ascus von „*Rutstroemia*“ *firma* (tot), 4000x (Fortsetzung auf Fig. 9). – Fig. 5: Durch Deckglasdruck eröffneter unreifer Ascus von *Pezicula livida*, 4000x (ohne Eversion und Sporenausstoß). – Fig. 6a: Dreischichtigkeit des Endoascus bei „*Rutstroemia*“ *firma*, am lebenden ungefärbten unreifen Ascus lichtoptisch beobachtet (Schicht d<sub>1</sub> zeigt höhere Transparenz, was durch höheren Wassergehalt erklärt wird). – Fig. 6b: Die geschichtete Struktur des Amyloidrings von *Bulgaria inquinans*, nach einer TEM-Fotografie (Bellemeire 1977: Pl. 2, B, Technik von Thierry). – Fig. 7: Durch Turgorverlust zum Stehen gekommener Ausstoß der ersten Spore bei *Hymenoscyphus fucatus* (Vitalfärbung in Lugol), 4000x. Fig. 8–10: Drei Typen von *Helotiales*-Asci (4000x), dargestellt in vier Stadien (a: ± Meiose, b: beginnende Sporenbildung, c: reif, d: ejakuliert), Gegenüberstellung des lebenden (1) und toten (2) Ascus. – Fig. 8: *Pezicula livida* (ohne Beleg). – Fig. 9: „*Rutstroemia*“ *firma* (*Quercus rubra*, ohne Beleg). – Fig. 10: *Hymenoscyphus scutula* ss. str. (*Tanacetum vulgare*, ohne Beleg). – Fig. 11–26: Beispiele von Ascustypen (4000x), in Lugol (die Farbreaktion des Amyloidrings ist in Klammern angegeben), tot (außer Fig. 17b<sub>1</sub> und 25b<sub>1</sub>), dargestellt in drei Stadien (a: ± Meiose, b: reif, c: ejakuliert), von Frischmaterial (Ausnahme: Fig. 14, 16, 19, 20, 21, 24). – Fig. 11: *Hymenoscyphus laetus* (HB 2339). – Fig. 12: *Cyathicula coronata* (HB 3067). – Fig. 13: *Ombrophila* (*Neobulgaria*) *pura* (ohne Beleg). – Fig. 14: *Chloroscypha alutipes* (HB 2425). – Fig. 15: *Lanzia* (*Rutstroemia*) *elatina* (ohne Beleg). – Fig. 16: *Ciboria rufofusca* (HB 1051). – Fig. 17: *Vibrissia truncorum* (HB 3056). – Fig. 18: *Ascocoryne sarcoides* (ohne Beleg). – Fig. 19: *Hysteropezizella fuscella* agg. (FO 17936 = HB 2980). – Fig. 20: *Heterosphaeria veratri* (HB 2886). – Fig. 21: *Allophylaria sublicoides* (HB 622). – Fig. 22: *Allophylaria* (*Cyathicula*) *subhyalina* (HB 2967). – Fig. 23: *Bulgaria inquinans* (ohne Beleg). – Fig. 24: „*Mollisia*“ *millegrana* (HB 2879). – Fig. 25: *Incrucipulum* (*Lachnum*) *ciliare* (ohne Beleg). – Fig. 26: *Calycina* (*Hymenoscyphus*) *herbarum* (*Urtica*, ohne Beleg).

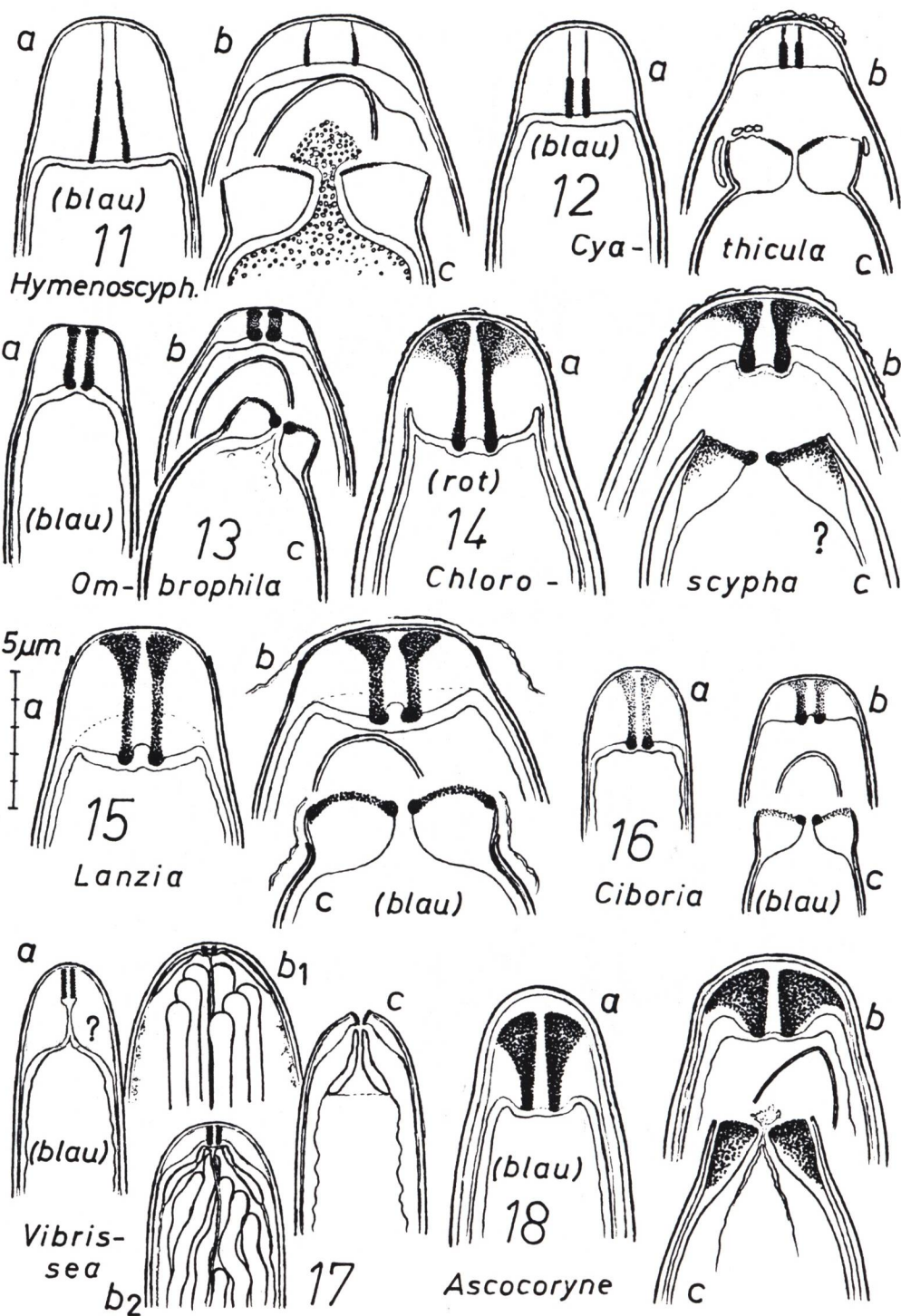


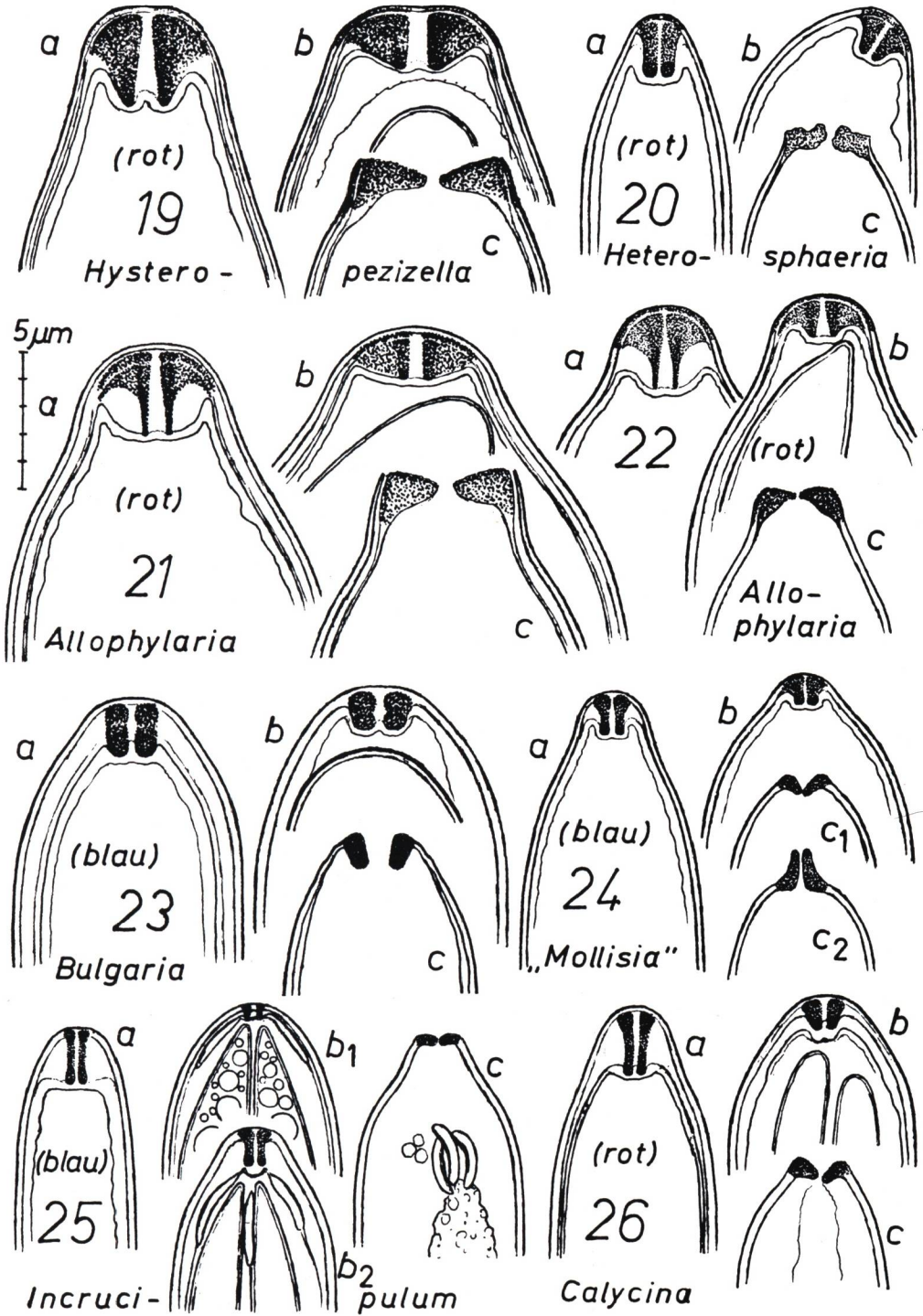




*Sclerotiniaceae*

*Hymenoscyphus*







Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.  
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

[www.dgfm-ev.de](http://www.dgfm-ev.de)

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

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

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



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

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

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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: 1987

Band/Volume: [53\\_1987](#)

Autor(en)/Author(s): Baral Hans-Otto

Artikel/Article: [Der Apikalapparat der Helotiales Eine lichtmikroskopische Studie über Arten mit Amyloidring 119-135](#)