Abstammung, Phylogenie und Verwandtschaft im Pilzreich

ANDREAS BRESINSKY

Institut für Botanik der Universität, D-93040 Regensburg

Eingegangen am 2. September 1996

Bresinsky, A. (1996) - Origins, phylogenies and relationships in the fungal kingdom. Z. Mykol. 62/2: 147 - 168.

Key words: Myxobionta, Acrasiobionta, Heterokontobionta, Mycobionta, Boletales.

Summary: Modern molecular techniques support the concept according to which fungi in the larger classical sense belong to four strongly separated major groups. These groups are interpreted as being primarily heterotrophic. They have to be treated as four different subregna within the regnum Eucaryota, namely Myxobionta, Acrasiobionta, Heterokontobionta and Mycobionta. The Boletales within the Homobasidiomycetidae (Mycobionta) are taken as an example in order to discuss phylogenetic interrelationships on the basis of classical and molecular characters. The obtained results make clear that the establishment of the order Boletales is justified.

Zusammenfassung: Die modernen molekularen Techniken unterstützen die Vorstellung, daß Pilze im weitesten klassischen Sinne vier stammesgeschichtlich weit voneinander getrennten Großgruppen angehören. Diese Gruppen werden als primär heterotroph interpretiert und innerhalb des Regnums Eucaryota vier verschiedenen Subregna, nämlich den Myxobionta, Acrasiobionta, Heterokontobionta und Mycobionta, zugeordnet. Am Beispiel der Boletales werden Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb einer ausgewählten Ordnung der Homobasidiomycetidae (Mycobionta) erläutert und phylogenetische Entwicklungsrichtungen auf der Grundlage klassischer und molekularer Merkmale besprochen. Die vorliegenden Ergebnisse stützen die Ordnung der Boletales.

1. Einleitung: Pilze - die verkannten Organismen

Die eigentümliche Lebensweise und die Sonderstellung der Pilze als Organismen, die weder typische Pflanzen noch typische Tiere sind, hat in der Vergangenheit zu sehr unterschiedlichen Auffassungen über ihre Natur geführt. Es ist schon sehr erstaunlich, daß Ansichten, wonach die Pilze in Urzeugungsvorgängen aus bestimmten Stoffen oder aus erkrankten Organen immer wieder aufs Neue entstünden, sich also nicht jeweils durch Fortpflanzung aus ihresgleichen bilden würden, daß solche Vorstellungen nicht nur im Mittelalter galten, sondern sich bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts hinein hartnäckig behaupten konnten. Wenn ALBERTUS MAGNUS (nach KILLERMANN, 1927) Giftpilze sich aus Schlangen geboren denkt, dann mag dies vor dem Hintergrund der sehr lückenhaften Kenntnisse im Altertum und Mittelalter allenfalls noch verständlich

erscheinen. Wenn jedoch die scharfsinnigsten Beobachter bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts hinein im Blick etwa auf parasitische Pilze entsprechende Gebilde als Exantheme (also Ausscheidungen) erkrankter Organismen deuteten (UNGER, 1833), dann spiegelt dies doch auch Hilflosigkeit gegenüber einer wenig untersuchten Gruppe von Lebewesen wider. Erst DE BARY hat 1853 solche falschen, gleichwohl aber zählebigen Ansichten durch experimentelle Befunde widerlegt und für die Brand- und Rostpilze den Nachweis geführt, daß sie die Ursache und nicht etwa die Folge von Pflanzenkrankheiten sind. Die daraus zu ziehende Lehre ist, daß bei den Pilzen, vielleicht noch mehr als bei anderen Organismen, nicht wahr und richtig sein muß, was lediglich dem äußeren Anschein entspricht. Angesichts eines lange währenden Rückstandes in der Kenntnis der Pilze mag es nicht sonderlich verwundern, daß, nachdem endlich die Grundfragen ihrer Fortpflanzung und Vermehrung in der Mitte des vorigen Jahrhunderts geklärt worden waren, ihre Abstammung und ihre Phylogenie wie auch die Verwandtschaftsverhältnisse immer noch sehr kontrovers diskutiert wurden und werden. Die an neue Untersuchungsmethoden geknüpften Hoffnungen sind daher besonders groß. Eine Lösung alter Streitfragen wie auch neue Erkenntnisse sind von der modernen DNA-Analytik im Verbund mit der Wertung klassischer Merkmale zu erwarten.

2. Material und Methoden

Die folgenden Abschnitte 3 mit 6 enthalten eine Zusammenfassung und Bewertung von Veröffentlichungen verschiedener zitierter Autoren. Abschnitt 8 besteht aus einer abschließenden taxonomischen Bewertung. Die in Abschnitt 7 vorgestellten experimentellen Arbeiten der Regensburger Arbeitsgruppe beruhen neben früheren chemotaxonomischen Studien auf Isolierung und Amplifizierung von DNA aus Kulturen (= K), lyophilisierten Fruchtkörpern (= L) und Herbarmaterial (= H), sowie anschließender Restriktionsanalyse der PCR-Produkte mit numerisch-phänetischer Auswertung der Restriktionsdaten.

Folgende Pilze wurden untersucht: *Albatrellus ovinus* (Schaeff.:Fr.) Kotl. & Pouz.; Ao1, L, Bayern, 10.9.1995, leg. Binder.- *Austroboletus niveus* (Stevens.) Wolfe; 312, H, Neuseeland, 16.5.1995, leg. Bresinsky.- *Boletinus cavipes* (Klotzsch in Fr.) Kalchbr.; Bcav1 (= Stamm), L, Österreich, 14.9.1994, leg. Binder.- *Boletopsis leucomelaena* (Pers.) Fayod; Ble1, H, Bayern, 10. 1992, leg. Arnold, Fröhlich.- *Boletus edulis* Bull:Fr.; Be1, L, Bayern, leg. Binder.- *Boletus erythropus* (Fr.:Fr.) Krbh.; Ber1, L, Bayern, 1.8.1995, leg. Enzmann, Besl.- *Chamonixia pachydermis* (Zeller & C.W. Dodge) G. Beaton, Pegler & T.W. Young; 42, H, Neuseeland, 16.3.1995, leg. Bresinsky.- *Chroogomphus rutilus* (Schaeff.:Fr.) O.K. Miller; Chr1, L, Bayern, 7.9.1995, leg. Binder.- *Gomphidius glutinosus* (Schaeff.:Fr.) Fr.; Gg1, L, Bayern, 10.9.1995, leg. Binder.- *Gyrodon lividus* (Bull.:Fr.) Sacc.; Gl1, L, Bayern, 11.8.1995, leg. Helfer, Besl.- *Leccinum aurantiacum* (Bull.)S.F. Gray; La1, L, Bayern, leg. Beisenherz.- *Leccinum crocipodium* (Letell.) Watling; 930809/1, H, Frankreich, 8.9.1993, leg. Lannoy.- *Leucogyrophana olivascens* (Berk. & Curt.) Ginns & Weresub; 397, K, USA, 16.10.1957, leg. McKay.- *Omphalotus olearius* (DC.:Fr.) Singer; 155 = CBS 141.34, K, leg. Overholts.- *Paxillus involutus* (Batsch:Fr.) Fr.; Pi 3, L, Bayern, 10.9.1995, leg. Binder.- *Rhizopogon luteolus* Fr.; Rh1, L, Bayern, 6.10.1995, leg. Besl, Dorsch.- *Serpula lacrymans* (Wulf.:Fr.) Schroet.; 697, K.- *Strobilomyces floccopus* (Vahl.:Fr.) Karst.; 507; Sf2, L, Regensburg, 15.8.1995, leg. A. Bresinsky.- *Suillus viscidus* (Fr.& Hök) S. Rauschert; Sa1, L, Bayern, 19.9.1995, leg. Binder.- *Tylopilus felleus* (Bull.:Fr.) Karst.; Tf1, L, Bayern, 17.9.1994, leg. Binder.- *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél. ; Xch1, L, Bayern, 17.9.1994, leg. Binder.

Kultur: im Dauerdunkel bei 23°C und 65% Luftfeuchtigkeit auf Medium Moser b (MOSER, 1960).

DNA-Isolierung: Von einer gut bewachsenen Kulturplatte wurde mittels einer sterilen Pinzette etwa ein Viertel (30-70 mg) des Mycels abgenommen und weiterverarbeitet. Von Herbarbelegen (20-30 mg) oder lyophilisiertem Material (50 mg) wurden alle äußeren Oberflächen und Stellen mit Insektenbefall entfernt. Isolierung der DNA nach dem Verfahren von LEE & TAYLOR (1990) mit der Abweichung, daß die DNA-Pellets luftgetrocknet wurden.

PCR-Amplifizierung: geschah in dem Bereich, den die Primer 5,8SR und LR7 sowie die Primer LROR und LR7 begrenzen (Primersequenzen in HOPPLE & VILGALYS, 1994). Aus den DNA-Stammlösungen wurde jeweils ein Aliquot zwischen 1:500 und 1:2000 mit H_2O bid. verdünnt, was einer Konzentration von 0,002 - 0,2 ng DNA/µl entsprach. Jeder Reaktionsansatz umfaßte 34 µl der jeweiligen DNA-Verdünnung, 10 µl 10x PCR-Aktivierungspuffer, 6 µg $MgCl_2$, 1,5 µl dNTP-Mix (je 300 µM pro dATP, dGTP, dCTP, dTTP), 50 pmol je Oligonukleotid und 0,5 U Goldstar DNA-Polymerase (Eurogentec). Das Endvolumen von 100 µl wurde mit H_20 bid. eingestellt.

Restriktionsanalyse der PCR-Produkte: Nach Extraktion und Reinigung der PCR-Produkte (siehe FISCHER, 1995) wurden üblicherweise jeweils 10 µl zur Restriktionsanalyse eingesetzt. Verwendete Restriktionsenzyme waren dabei *Alu*I, *Bfa*I, *Bsh*1236I, *Csp*6I, *Hae*III, *Hin*fI, *Hin*6I, *Hpa*II, *Mbo*I, *Nla*III und *Taq*I. Die Inkubationsbedingungen entsprachen den Empfehlungen der Hersteller (Boehringer Mannheim, Fermentas, New England Biolabs). Die Restriktionsfragmente wurden auf 3% Agarosegelen (2% Molecular Certified Agarose, 1% AmpliSize Agarose, BioRad) elektrophoretisch aufgetrennt und mit Ethidiumbromid gefärbt. Als Längenstandard diente der Molecular Weight Marker VI (Boehringer Mannheim). Zur Dokumentation der Ergebnisse wurden die Gele über einem UV-Transilluminator fotografiert.

Numerisch-phänetische Auswertung der Restriktionsdaten: Zur Auswertung der Restriktionsanalyse wurde eine 1/0 Datenmatrix erstellt, die die An- und Abwesenheit der Restriktionsfragmente widerspiegelt. Diese Daten wurden nach der Formel von NEI & LI (1979) in Ähnlichkeitsindices (SAB-Werte) umgerechnet. Die daraus resultierende Distanzmatrix bildete die Grundlage für die Clusteranalyse mit UPGMA (Unweighted Pair Group Method using arithmetical Averages; siehe Abb. 5 und 6).

3. Gibt es ein Pilzreich?

Pilze im weitesten Sinne sind, zunächst lediglich als Organisationstypus gefaßt, einfach gebaute eukaryotische, heterotrophe, in ihrer trophischen Phase bewegungsinaktive Organismen, die sich durch Sporen fortpflanzen und vermehren. Also keine Algen, da heterotroph, keine Tiere, da wenigstens in bestimmten Stadien bewegungsinaktiv. Die bis 1830 noch zu den Pflanzen bzw. Pilzen gerechneten tierischen Schwämme sind zwar sehr einfach gebaute, festsitzende, vielzellige, heterotrophe Lebewesen, die sich von Pilzschwämmen aber durch das aktive Herbeistrudeln und Herausfiltern von Nahrungspartikeln (in einem durch Geißelschlag erzeugten Nahrungswasserstrom) unterscheiden. Auf überraschende verwandtschaftliche Beziehungen zwischen tierischen Schwämmen und Pilzen wird später noch zurückzukommen sein.

Von ihrer eigenständigen, unverwechselbaren Organisation aus betrachtet, spricht zunächst einiges dafür, den Pilzen innerhalb der Eukaryoten den Status eines eigenen Reiches neben dem Pflanzenreich und dem Tierreich einzuräumen, um u.a. auch auf diese Weise die Eigenständigkeit der

Pilze und der mit Pilzen befaßten Wissenschaft, der Mykologie, zu unterstreichen. Im Fünf-Reiche-System von WHITTAKER (1969) verteilen sich allerdings die Pilze auf zwei verschiedene Reiche, nämlich auf die Protoctista und die Fungi.

Die Protoctista sind nach diesem System einfache eukaryotische Organismen, die sich durch Geißelschlag fortbewegen. Neben den Niederen Pilzen (Myxomyceten, Oomyceten, Chytridiomyceten) gehören zu den Protoctista alle begeißelten, photoautotrophen Organismen, einschließlich hoch entwickelter, bereits Gewebethalli bildender Braunalgen, wie auch durch Geißelschlag sich bewegende einfache heterotrophe tierische Einzeller.

Die 5 Reiche nach WHITTAKER, also die Prokaryoten, Protoctista, Pflanzen, Pilze und Tiere, stellen teilweise nicht scharf voneinander zu trennende Organisationstypen oder -stufen dar, keineswegs stammesgeschichtlich einheitliche Gruppierungen im Sinne von Monophyla. Diese Aussage gilt in besonderem Maße für die Protoctista, aber auch für Pilze und Pflanzen. So ist schon die Grenze zwischen den photoautotrophen Protoctista und den Höheren Pflanzen wegen der Verwandtschaftzusammenhänge zwischen Vertretern aus beiden Gruppen fließend. Vom Organisationsniveau her gesehen erscheint die Zuordnung einerseits der Braunalgen mit ihren Gewebethalli noch zu den Protoctista, andererseites der ebenfalls begeißelte Keimzellen ausbildenden Moose und Farngewächse schon zu den Pflanzen künstlich. Im Bereich der pilzlichen Protoctista, um ein anderes Beispiel für die Unzulänglichkeit des 5-Reiche-Systems zu geben, weisen die Chytridiomyceten (Protoctista) engere Beziehungen zu unbegeißelten, den Fungi zugerechneten Formen auf als zu den übrigen begeißelten Organismen innerhalb der Protoctista, zu denen ja auch Schleimpilze und Unechte Mehltaupilze gerechnet werden. Daraus und aus anderen Fakten ergibt sich, daß die Einteilung WHITTAKERS beinahe ebenso künstlich erscheint wie die alte Einteilung der Eukaryoten in Pflanzen und Tiere, oder wie die Behandlung der Pilze als monophyletisches Reich neben Tieren und Pflanzen. Nachdem sich mehr und mehr herausgestellt hat, daß in der Vergangenheit der taxonomischen Rangstufe des Reiches kaum jemals wirklich phylogenetisch einheitliche Großgruppen von Lebewesen zugeordnet worden sind (das gilt gleichermaßen für Pflanzen, Tiere und Pilze), ist zu überlegen, ob die Trivialbezeichnung Reich (engl. kingdom) für die bislang höchste Rangstufe (regnum) in einer phylogenetisch orientierten Klassifikation durch eine andere Trivialbezeichnung ersetzt werden sollte. Zur Vermeidung des in verschiedener Hinsicht belasteten Begriffes Reich sollte die Rangstufe regnum mit dem Trivialnamen „Regnum" (oder auch Bereich), die Kategorie subregnum mit „Subregnum" (oder auch Unterbereich) umschrieben werden. Dieses erscheint jedenfalls auch deswegen notwenig, weil aus unserem Sprachgebrauch ein Begriff wie der des Pflanzenreiches und dessen Verwendung in einem bestimmten, zumindest alle grünen bzw. photoautotrophen Pflanzen umfassenden, und dabei immer noch eine polyphyletische Gruppe meinenden Sinne nicht mehr auszurotten sein wird. Ähnlich wie im Falle des umgangssprachlich feststehenden Begriffes Pflanzenreich ist die weitere Verwendung des Begriffes Pilzreich (neben dem des Pflanzenreiches und des Tierreiches) nur unter bestimmten Voraussetzungen sinnvoll, nämlich als Kennzeichnung eines polyphyletischen, funktionell aber relativ einheitlichen Ausschnittes aus der Vielfalt der eukaryotischen Organismen, der durch weitgehend ähnliche Ernährung (Heterotrophie; primär ohne Plastiden), Lebensweise (ausgedehnte stationäre Phase) und Vermehrung (Sporen) definiert ist. Der deutsche Begriff Reich sollte also nur noch mehr oder weniger verbindlichen Hauptorganisationstypen von Lebewesen (Pflanzenreich, Tierreich, Pilzreich) vorbehalten bleiben. In einem natürlichen System, das den stammesgeschichtlichen Vorgängen soweit wie möglich Rechnung zu tragen hat, wird es ein monophyletisches Taxon für die Pilze ohne eine Neufassung dieser Großgruppe

nicht geben können. Ein natürliches System der Großgruppen der Lebewesen wird eine Aufsplitterung der Hauptgruppen der Evolution in mehrere Einheiten, die teilweise den bisherigen Abteilungen oder Stämmen vom Umfang her nahekommen, jedoch auf höherem taxonomischen Rang anzusiedeln sind, zur Folge haben. Es spricht übrigens einiges dafür, die von WOESE & al. (1990) vorgeschlagene Kategorie der Domäne (lat. regio) nomenklatorisch zu legalisieren und diese, so wie von diesen Autoren vorgesehen, für die drei Hauptgruppen der Evolution, *Bacteria*, *Archaea* und *Eucarya*, anzuwenden. Während sich die *Archaea* in zwei Regna aufgliedern, enthält die Domäne *Eucarya* (ebenso wie derzeit noch die Domäne *Bacteria*) nur ein einziges Regnum, die *Eucaryota*.

4. Eigenständigkeit der Schleimpilze und Cellulosepilze

Nicht alle Organismen, die pilzähnlich aussehen, sind Pilze im engeren Sinne. In einem natürlichen System erscheinen die Schleimpilze (*Myxomycota* etc.) und die Cellulosepilze (*Oomycota*) von den übrigen Echten Pilzen deutlich abgesetzt. Entsprechende Schlußfolgerungen wurden aufgrund der Lebenszyklen, der Ultrastrukturen, der Zellwandchemie und der Biochemie des Stoffwechsels gezogen. In neuerer Zeit sind die großartigen Möglichkeiten zur quantitativen Ähnlichkeitsbestimmung von passend gewählten Abschnitten der DNA (des Erbgutes also) hinzugekommen. Auf Hoffnungen und kritische Anmerkungen zu diesen neu verfügbaren molekularbiologischen Methoden wird noch näher einzugehen sein. Hier sollen lediglich die bestätigenden Ergebnisse zur jeweiligen Sonderstellung der Schleimpilze und Cellulosepilze auch auf der DNA-Ebene (BRUNS & al., 1991; Abb. 1) zusätzlich zu den eingangs erwähnten klassischen Merkmalsbereichen hervorgehoben werden.

Die Schleimpilze sind DNA-analytisch gesehen in der Stammesgeschichte der Eukaryoten mit den Abteilungen *Myxomycota* und *Acrasiomycota* sehr früh abzweigende, den Amöben und Ciliaten näher als irgendwelchen anderen heterotrophen Eukaryoten stehende Organismen. DE BARY (1859) traf also mit seiner Deutung und mit seiner Namensgebung „Mycetozoa" die stammesgeschichtliche Sonderstellung der Schleimpilze sehr gut. Trotzdem ist es zweckmäßig, wenn die Schleimpilze traditionell von der Mykologie mit betreut werden, weil sie sonst taxonomisch, „floristisch" und ökologisch weitgehend unbeachtet blieben. Überdies ist es eine unzulässige Vereinfachung, Schleimpilze als Tiere zu bezeichnen und ihre Arten als Fauna zu apostrophieren. Denn auch das Tierreich ist in dem Sinne polyphyletisch, als die Verzweigungen der Hauptstammeslinien innerhalb des Organisationstypes „tierisches Leben" durchsetzt sind von verschiedenen Auszweigungen photoautotropher Gruppen von Lebewesen (Abb.1).

Die Sonderstellung der *Oomycota* (hierher gehören u.a. die Falschen Mehltaupilze) gegenüber Pilzen und pilzähnlichen Organismen und ihre Verwandtschaft zu ebenfalls heterokont begeißelten Algen (*Heterokontophyta*; hierher gehören u.a. Diatomeen und Braunalgen) wurde aufgrund der heterokonten Begeißelung der mobilen Keimzellen, der Cellulosezellwände, des Biosyntheseweges zum Lysin, sowie neuerdings auch DNA-analytisch nahegelegt (Abb. 1).

Aufgrund aller bekannten in die selbe Richtung weisenden Daten müssen die *Oomycota* ebenso wie die „Myzetozoa" (*Myxomycota* etc.) in einer phylogenetischen Betrachtungsweise von den übrigen Pilzen ausgeschlossen werden. *Oomycota* gleichen nur hinsichtlich der Ernährungsweise und der äußeren Organisation Pilzen, stammesgeschichtlich stehen sie der Algenabteilung der *Heterokontophyta* sehr viel näher als allen übrigen pilzähnlichen Organismen.

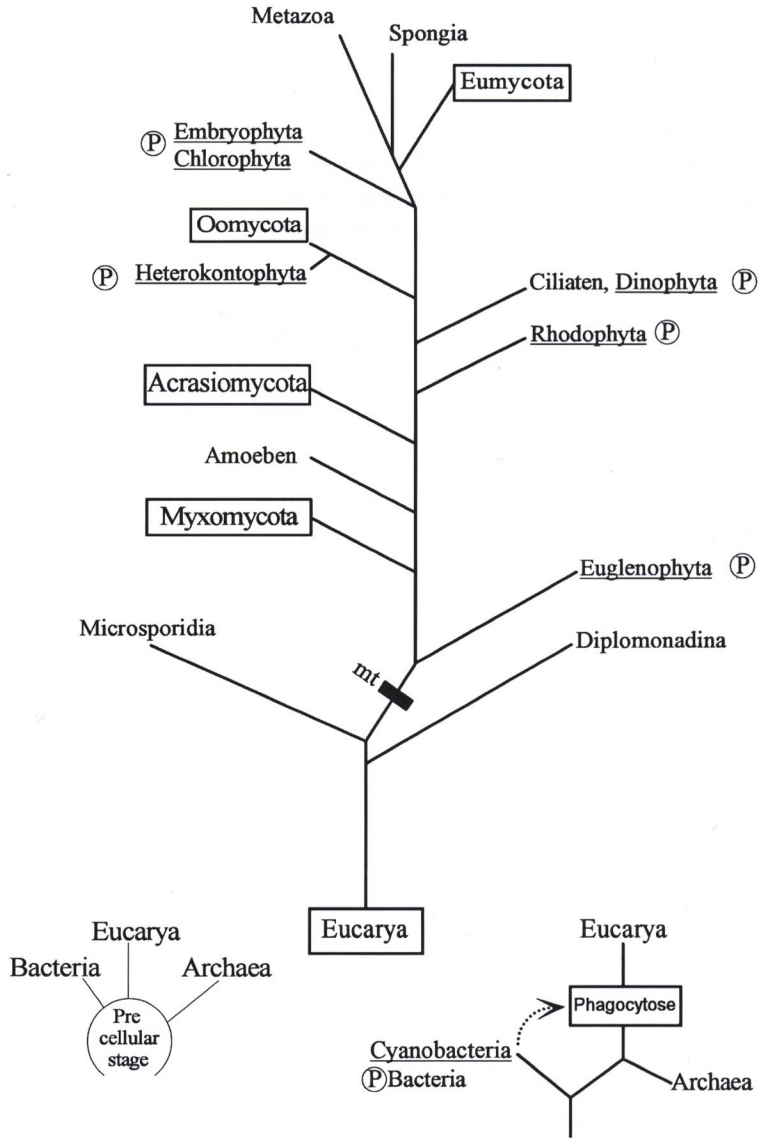

Abb. 1: Stammbaum der Organismen. Die Abfolge der Verzweigungen wurde durch Vergleich der 16S rRNA (Prokaryoten) und 18S rRNA (Eukaryoten) ermittelt. Unterschiedliche Astlängen beinhalten hier keine strenge phylogenetische Aussage. Die Position der Wurzel des Stammbaumes beruht auf dem Vergleich der Sequenzen paraloger Gene der ATPasen und der Proteinverlängerungsfaktoren. Gestrichelte Linie mit Pfeil = Erwerb von Zellorganellen durch Endosymbiose; mt = Erwerb von Mitochondrien; P = Photosynthese. Unterstrichen photoautotrophe Gruppen; eingerahmt pilzähnliche Organismen im weitesten Sinne. Die Teilfigur links gibt die Vorstellungen Kandlers (1995) wieder, wonach in der Startphase der Evolution genetische Isolation noch weitgehend fehlte, so daß sich die drei Domänen Archaea, Bacteria und Eucarya aus einem präzellularen Zustand von Lebensvorstufen (precellular stage) mit noch freiem Genfluß entwickelten. Die Teilfigur rechts geht demgegenüber von einer monophyletischen Entstehung der drei Domänen aus. Nach WOESE & al. (1990) verändert und ergänzt durch Daten aus SOGIN (1984), BHATTACHARYA & al. in MELKONIAN (1996).

5. Herkunft der Pilze von Algen oder primäre Heterotrophie?

Damit stoßen wir auf die von altersher gestellte Frage, ob Pilze sich von photoautotrophen einfachen Lebewesen wie Algen ableiten oder ob sie von primär heterotrophen Organismen herzuleiten sind. Es entsprach lange Zeit der gängigen Lehrmeinung, die Pilze generell von photoautotrophen Algengruppen abzuleiten (DE BARY, 1881; GÄUMANN, 1964). Die Bezeichnung Phycomyceten, Algenpilze, für tatsächlich oder nur vermeintlich den Algen nahestehende Pilzgruppen, weist auf diese frühere Interpretation hin. Als heute eindeutig geklärt kann lediglich die nähere Verwandtschaft zwischen *Oomycota* und bestimmten Algen angesehen werden, wie dies bereits im vorigen Abschnitt dargelegt wurde.

Allerdings ist damit keineswegs die Frage zugunsten einer Ableitung derartiger pilzähnlicher Organismen von photoautotrophen Algen aus dem Verwandtschaftsbereich der Heterokontophyten entschieden. Nach allem, was wir heute wissen, haben wir von der Richtigkeit der durch SCHIMPER (1883) vorbereiteten Endosymbiontentheorie auszugehen: Heterotrophe, also vielleicht pilzähnlich lebende, bereits eukaryotisch gewordene Wirtsorganismen haben in Entwicklungsrichtung auf die Algen fremde, photoautotrophe prokaryotische Organismen, oder bei sekundärer Endosymbiose photoautotrophe eukaryotische Einzeller als Photosynthese-Organelle vereinnahmt. Die Photoautotrophie ist demnach von den Eukaryoten nicht etwa neu erfunden oder aus prokaryotischen Ahnen fortentwickelt worden. Die Photoautotrophie ist ausschließlich eine Erfindung der Prokaryoten. Sie wurde auf die Eukaryoten durch Symbiose in mehreren stammesgeschichtlich unabhängigen Symbiose-Ereignissen übertragen. Unter diesem Blickwinkel ist eher unwahrscheinlich, daß die *Oomycota* lediglich heterotroph gewordene Algen darstellen, hingegen viel wahrscheinlicher, daß sie der gemeinsamen ursprünglichen Ahnengruppe eines autotroph gewordenen Algenzweiges und eines heterotroph gebliebenen Pilzzweiges besonders nahestehen.

Daß auch blasige bis fädige mit Zellwand versehene pilzliche Zellen in der Lage sind, Endosymbiosen mit prokaryotischen Blaualgen (Cyanobakterien) zu bilden, ist zwar nicht innerhalb der hier besprochenen *Oomycota*, wohl aber innerhalb der zu den Echten Pilzen gehörenden Zygomyceten belegt. Ein Exkurs auf eine derartige Symbiose ist daher bereits hier, vor Besprechung der Echten Pilze, angebracht. *Geosiphon* (innerhalb der Zygomycetes den *Glomales* angehörend; SCHÜSSLER & al., 1994) überzieht mit einem Hyphengeflecht Erde und nimmt in etwa 1 mm großen Blasen Blaualgen der Gattung *Nostoc* auf, die dann wie eingefangene Plastiden fungieren; es handelt sich hierbei um einen Pilz gleichsam im Stadium der „Algenwerdung" (v. WETTSTEIN, 1915, beschrieb die Gattung noch als Alge; Erkennung als Pilz durch KNAPP, 1933; Bedeutung für die Endosymbiontentheorie erkannt durch SCHNEPF, 1964). Allerdings darf hierbei nicht vergessen werden, daß anders als bei den photoautotrophen Algen die Endosymbiose von *Geosiphon* stets aufs Neue begründet werden muß, da es sich um keine cyclische Endosymbiose handelt.

Eine andere stammesgeschichtliche Beziehung zwischen Algen und in diesem Falle Echten Pilzen wurde zwischen Rotalgen (*Rhodophyta*) und Schlauchpilzen (*Ascomycetes*) postuliert. Die Annahme einer derartigen Beziehung gründet auf einige auffallende Ähnlichkeiten in der Merkmalsaustattung in beiden Gruppen (DEMOULIN, 1985): Hier (also bei den Rotalgen) als weibliches Geschlechtsorgan Karpogon mit Trichogyne, dort (bei den Schlauchpilzen) Ascogon mit Trichogyne, hier wie auch dort nach Befruchtung dieser weiblichen Geschlechtsorgane Auswachsen von Zellfäden, hier als diploider Karposporophyt, dort als dikaryotische ascogene Hyphen. In beiden Fällen Ausbildung eines plectenchymatischen Flechtthallus mit durch Tüpfel unterbrochenen Querwänden. Da Rotalgen als sog. Adelphoparasiten (Parasitismus auf verwandten Arten)

sekundär heterotroph werden können und im Meer lebende Ascomyceten als weiteres Bindeglied zwischen Rotalgen und Ascomyceten interpretiert wurden, schien die Hypothese einer Ableitung der Ascomyceten und in weiterer stammesgeschichtlicher Folge der Basidiomyceten aus einer den Rotalgen nahestehenden photoautotrophen Ahnengruppe gut begründet zu sein. Hierbei wurden die Beziehungen der Ascomyceten zu tieferstehenden anderen Pilzgruppen wie *Zygomycetes* und *Chytridiomycetes*, die zu den Rotalgen offenbar keine Beziehungen auf der Grundlage ähnlicher Merkmale zeigen, ebenso ignoriert wie abweichende Merkmale zwischen Rotalgen und Schlauchpilzen, wozu chitinöse Zellwände oder eine Dikaryophase bei letzteren gehören. Auch wird anders als im Falle der *Oomycota* eine engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen Rotalgen und Schlauchpilzen durch molekularbiologische Befunde (SOGIN, 1984; BRUNS & al., 1991; Abb. 1) nicht gestützt, so daß sich eigentlich eine ähnliche Diskussion wie im Falle der *Oomycota* erübrigt. Aber selbst wenn man fernerliegende stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen Rotalgen und Schlauchpilzen als gegeben hinnehmen müßte, bliebe die stammesgeschichtliche Entwicklungsrichtung von der Autotrophie zur Heterotrophie, wiederum angesichts der schon zur Gewißheit gewordenden Endosymbiontentheorie, zu hinterfragen. Auch hier müßte man die Hauptentwicklungslinie von der Heterotrophie zur Autotrophie im Auge behalten.

Wir fassen zusammen: Mit Ausnahme der *Oomycota* gibt es keine Belege für eine engere Verwandtschaft zwischen Algen und Pilzen. Und selbst für die *Oomycota* kann es nicht als wahrscheinlich gelten, daß sie durch Verlust der Photosynthesepigmente aus heterokontophytischen Algen herzuleiten sind. Wahrscheinlicher ist, daß sie den ursprünglich heterotrophen (Wirts-) Organismen nahestehen, die in Entwicklungsrichtung auf Algen durch Endosymbiose autotroph wurden, jedoch in Entwicklungsrichtung auf die *Oomycota* heterotroph blieben, wobei sie sich wohl zunächst durch Phagocytose von Prokaryoten, später aber auch durch Befall von Eukaryoten ernähren mußten.

6. DNA-Analytik und Hauptevolutionslinien der Echten Pilze

In letzter Zeit hat in den verschiedenen Organismengruppen die schon erwähnte DNA-Analytik für die Rekonstruktion von Phylogenie und Verwandtschaft große Bedeutung erlangt. Bei der Anwendung der neueren DNA-analytischen Methoden wird es allerdings darauf ankommen, Erfahrungen darüber zu sammeln, inwieweit zuverlässig diese für die Interpretation von Phylogenie und Verwandtschaft sind. Es wird ja hierbei in den seltensten Fällen das gesamte Genom der vergleichenden Untersuchung unterworfen. Deshalb stellt sich die Frage, wie repräsentativ die ausgewählten, kleinen Abschnitte des Genoms für die Ermittlung der verwandtschaftlichen, d.h. phylogenetischen Distanzen sind. In Fällen eines gesicherten bisherigen Kenntnisstandes auf der Grundlage expremierter Merkmale (also der klassischen Merkmale aus Morphologie, Anatomie, Ultrastruktur und Chemie) wäre zu erwarten und zu fordern, daß DNA-analytische und klassische Untersuchungen im Wesentlichen zu übereinstimmenden Ergebnissen kommen. Tatsächlich ist in sehr vielen Fällen Übereinstimmung der Ergebnisse zu konstatieren, hin und wieder aber auch Nichtübereinstimmung. Falls aber Divergenzen auftreten, sollte dies nicht kommentarlos oder, schlimmer, unter stärkerer a-priori-Wertung der molekularbiologischen Daten hingenommen werden. Vielmehr besteht in solchen Fällen das dringende Gebot, den Ursachen für solche Divergenz, und zwar in den beiden großen Merkmalsbereichen gesondert, nachzugehen.

Die an repräsentativen Arten aus allen Hauptgruppen der Pilze erstellten DNA-Dendrogramme (z.B. von BERRES & al., 1995; BERBEE & TAYLOR, 1993; BOWMAN & al., 1992; BRUNS & al. 1992;

GLENN & al., 1996; SPATAFORA & al., 1995) stimmen mit den aufgrund klassischer Merkmale gewonnenen Konzepten (z.B. TEHLER, 1988) weitgehend überein. Lediglich die Zygomyceten werden entgegen dem klassischen Konzept in zwei Gruppen aufgeteilt, nämlich in eine erwartungsgemäß zwischen Chytridiomyceten und Ascomyceten stehende Gruppe (*Glomales*) und in einen weiteren, den Rest der Zygomyceten beinhaltenden Bereich, der aber enger mit den Chytridiomyceten verknüpft ist (NAGAHAMA & al., 1995). Hierfür gibt es derzeit keine Erklärungsmöglichkeit, die mit den übrigen Merkmalen harmonieren würde. Die *Taphrinales* werden in den Dendrogrammen übereinstimmend als grundständige Gruppe innerhalb der Ascomyceten ausgewiesen; lediglich in einer Arbeit stehen sie inmitten von höher entwickelten, Perithecien bildenden Ascomyceten, was aber offensichtlich so nicht stimmen kann (WILMOTE & al., 1993).

Die DNA-Dendrogramme von Pilzen fußen größtenteils auf der Auswertung von Sequenzierungen des Gens, welches für die 18S rRNA kodiert (Abb. 4). Es zeichnen sich, unterstützt durch die modernen Techniken, folgende Ergebnisse ab: Die Echten Pilze (*Eumycota*) haben sich aufgrund DNA-analytischer Untersuchungen als Schwesterngruppe zu den Tieren entwickelt (SOGIN, 1984). Sie stehen unter den Tieren den zu Beginn erwähnten Schwämmen (*Spongia*) und den Hohltieren (Coelenteraten, hier besonders den *Cnidaria*) verwandtschaftlich am nächsten (Abb. 1; SOGIN, 1984). Die relativ späte stammesgeschichtliche Abzweigung der Echten Pilze (Abb. 1) nach den photoautotrophen Algengruppen der Euglenophyten, Rhodophyten, Dinophyten, Heterokontophyten und Chlorophyten erlaubt die Annahme, daß die frühen Pilze Parasiten und Saprophyten verschiedener wasserbewohnender Algen und Tiere waren. Solche ursprünglichen Ernährungsweisen finden wir unter den rezenten Pilzen noch innerhalb der ursprünglichen *Chytridiomycetes* (u.a. z.B. *Polyphagus euglenae*) und *Oomycota* (z.B. *Anisolpidium ectocarpi*; *Labyrinthulomycetes*). Bereits innerhalb der *Chytridiomycetes* (wie auch der *Oomycota*) erfolgte in weiterführender Entwicklung eine Anpassung an die Ernährung aus komplexeren tierischen und pflanzlichen Substraten, die mit der Evolution der *Mesozoa*, *Metazoa* und *Embryophyta*, wie auch der Pilze selber, in zunehmendem Maße bereitgestellt wurden. Mit den neuen Substraten vollzog sich auch, wiederum bereits innerhalb der *Oomycota* und *Chytridiomycetes*, eine zunehmende Anpassung an das Landleben. Dadurch wurde die weitere Evolution und Radiation der Pilze wie auch der ganzen Kronengruppe der Eukaryoten sehr gefördert.

Von BERBEE & TAYLOR (1992) wurde versucht, anhand der allerdings spärlichen Fossilfunde von Pilzen bzw. der Verfügbarkeit von Wirten bei wirtsgebundenen Pilzen eine der Evolution des 18S rRNA-Gens (weitgehende Totalsequenzierung des 18S rRNA-Gens mit 1720 Nukleotiden von 37 verschiedenen Pilzarten) zugrundeliegende molekulare Uhr zu eichen und darauf fußend eine Zeitskala für alle wichtigen Abzweigungen innerhalb des Pilzreiches zu entwickeln (Abb. 2).

Die Ergebnisse bestätigen die angenommmene stammesgeschichtliche Abfolge im Auftreten von Chytridiomyceten, Zygomyceten (*Glomales*; für die übrigen Zygomyceten noch nicht voll geklärt), Ascomyceten und Basidiomyceten. Sie zeigen, daß sich Ascomyceten und Basidiomyceten, letztere mit nur geringfügiger zeitlicher Verzögerung nach den Ascomyceten abzweigend, parallel entfaltet und ihren heutigen Artenreichtum entwickelt haben. Die ursprünglichen Ascomyceten (z.B. *Taphrinomycetidae*) und Basidiomyceten (*Exobasidiales*, *Ustilaginales*, *Uredinales*) waren Pflanzenparasiten zunächst auf Moosen und Farngewächsen, dann in zunehmendem Maße auf Gymnospermen und Angiospermen. Ihre größte Diversifizierung trat mit der Entfaltung der Angiospermen in der Kreidezeit ein. In diese Zeit fällt auch die evolutive Radiation (Aufspaltung) der fruchtkörperbildenden Asco- und Basidiomyceten (Macromyceten) sowie der Übergang

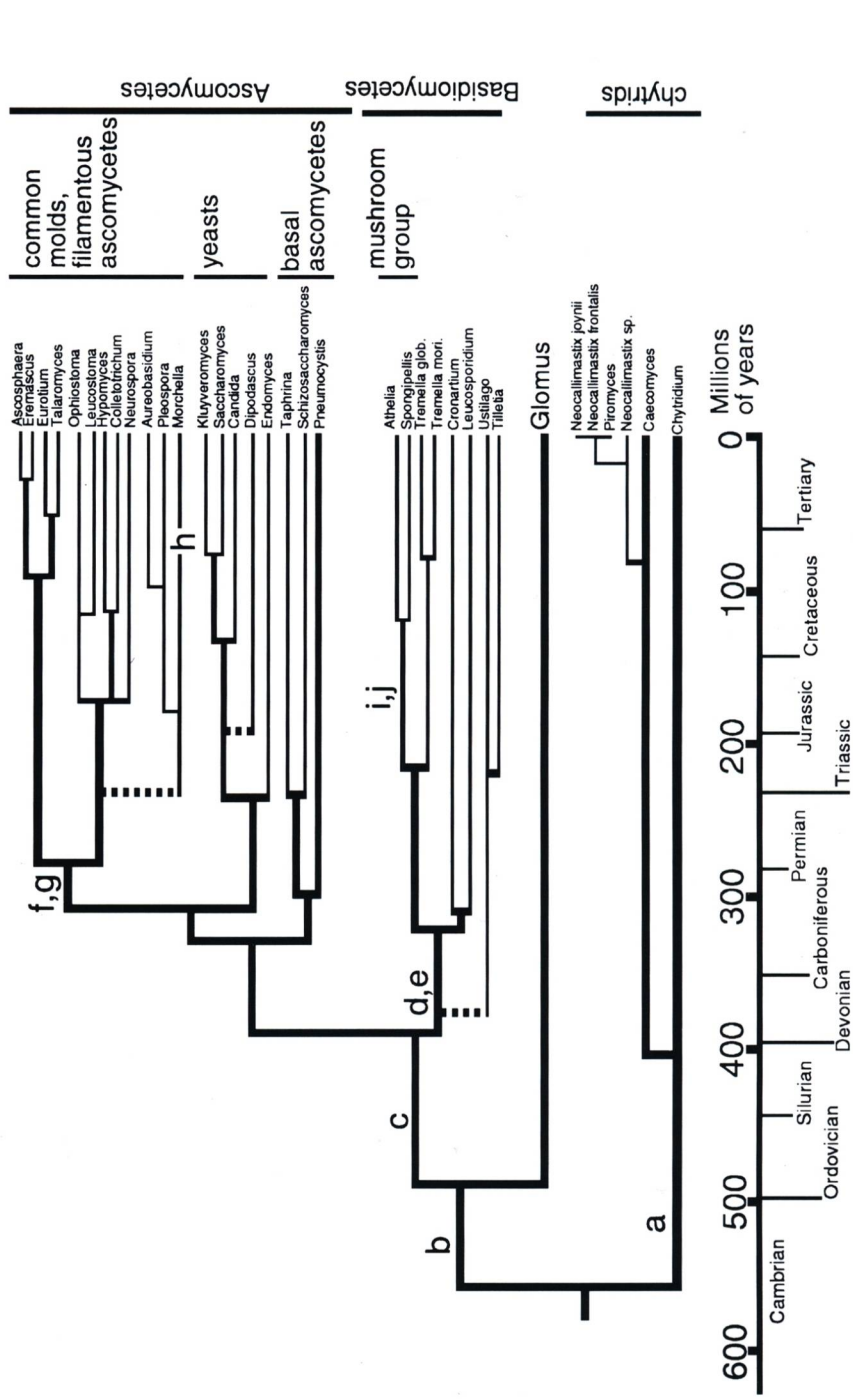

Abb. 2: Dendrogramm zu Phylogenie der *Eumycota*. Die Verzweigungen wurden durch Sequenzvergleich der 18S rRNA ermittelt und in Bezug gesetzt zu paläontologisch datierten Belegen fossiler Pilze bzw. spezifischer Wirte. Astlängen entsprechen dem Grad des Austausches von Basenpaaren. Entnommen aus BERBEE & TAYLOR (1993).

von vorwiegend parasitischer zu saprophytischer Lebensweise. Da die ursprünglichen Angiospermen ebenso wie die schon zuvor evolvierten Gymnospermen ganz überwiegend Holzgewächse waren, liegt es nahe, eine zunehmende Anpassung an die Nutzung der unterschiedlichen Teile und Abfallprodukte der Holzgewächse, insbesonders des Holzes selber durch die Macromyceten in diesem Zeitabschnitt zu vermuten. In der Gegenwart machen Lignin und Cellulose, die beiden Hauptkomponenten des Holzes, 95 % der auf der Erde erzeugten Biomasse aus. Innerhalb der größeren Verwandtschaftskreise der Fruchtkörper bildenden Pilze (Macromyceten) wurde ursprünglich vor allem Holz als ein seit der Kreidezeit mehr und mehr im Überfluß zur Verfügung stehendes Substrat genutzt. Die hauptsächlichen Anpassungswege der Macromyceten an unterschiedliche Substrate lassen sich in groben Zügen rekonstruieren (Schema in BRESINSKY & al., 1996). Die Entwicklung von Fruchtkörpern setzte zunehmend langlebige Mycelien voraus, wodurch wiederum Substrate mit lange währender Nährstoffnachlieferung bevorzugt wurden. Die Entwicklung von Fruchtkörpern war demnach eng korreliert mit der Evolution der ausdauernden und ohne Pilze sich langsam zersetzenden Holzpflanzen in der Reihenfolge ihres stammesgeschichtlichen Auftretens: den Pteridophyten (hier spielen holzige Stämme noch keine große Rolle als Substrate), Gymnospermen und Angiospermen. Die vielfach mit Substratbindungen einhergehenden stammesgeschichtlichen Progressionen sollen an einem in meiner Arbeitsgruppe mit Hilfe von unterschiedlichen Methoden untersuchten Beispiel, nämlich an der Ordnung der *Boletales* (in einem weiteren aphyllophorale, pileate und gastroide Taxa umfassenden Sinne; Typusart: *Boletus edulis*, Steinpilz) verdeutlicht werden.

7. Phylogenie und Verwandtschaft innerhalb der Boletales*)

Die zu den Holobasidiomycetidae gehörenden *Boletales* umfassen Familien und Gattungen, die sich aufgrund morphologischer, chemischer und zunehmend auch molekularbiologischer Daten trotz der von ihnen entwickelten unterschiedlichen Fruchtkörperformen als natürlicher Verwandtschaftskreis definieren lassen. Die unterschiedlichen Fruchtkörperformen sind durch Übergänge verbunden und durch ähnliche morphologische Merkmale sowie durch gemeinsame Pigmentausstattung gestützt.

Sehr stark an der Fruchtkörperform und an der Ausgestaltung des Hymenophors orientierten Autoren fällt es allerdings offenbar schwer, Verwandtschaftszusammenhänge, die verschiedene Fruchtkörper- und Hymenophortypen und vielfach auch erheblich voneinander abweichende Mikrostrukturen umfassen können, anzuerkennen. Auch werden Diskontinuitäten, die sich zu anderen Großgruppen und deren Vertretern mit ähnlicher Fruchtkörperform auftun, von solchen Autoren nicht akzeptiert. Auf Form- und Merkmalszusammenhängen einerseits und auf Diskontinuitäten zu anderen Pilzgruppen andererseits beruht jedoch wie in anderen vergleichbaren Fällen auch das Ordnungskonzept der *Boletales*, das bereits von GILBERT (1931) aufgestellt worden ist. Eine eigene Ordnung *Boletales* wird, allerdings in unterschiedlichem Umfang, von Autoren wie MALENCON (1938), HEIM (1957, 1969), GÄUMANN (1964; als *Boletogastraceae*), KREISEL (1969), ARPIN & KÜHNER (1977), MOSER (1978), PEGLER & YOUNG (1981), HAWKSWORTH & al. (1995) u.a. anerkannt, nicht jedoch etwa von BAS (1988) in Flora Agaricina Neerlandica. Diese Ablehnung wird durch KRIEGLSTEINER (1996) in einer Besprechung der Flora Agaricina Neerlandica geteilt. Nach dem Konzept der Flora Neerlandica werden zwar die *Paxillaceae* mit ihrem Lamel-

*) DNA-analytische Untersuchungen von Dipl. Biol. Manfred Binder im Rahmen seines Dissertationsvorhabens an der Universität Regensburg (Abb. 4 und 5) sowie von Dipl. Biol. Margit Jarosch (Abb. 6)

lenhymenophor in verwandtschaftlicher Nähe zu den *Boletaceae* mit Röhrenhymenophor gesehen; eine solche Verwandtschaft wird jedoch nicht für die Gattungen *Hygrophoropsis* und *Omphalotus*, jeweils mit Lamellenhymenophor, zugestanden, die daher bei den *Tricholomataceae* innerhalb der *Agaricales* positioniert bleiben. Im Bereich der Lamellen- und Röhrenpilze wird von BAS geltend gemacht, daß zwischen diesen beiden Fruchtkörpertypen ein weites Feld von Überbrückungen bestehen würde, die es insgesamt schwierig machten, hier gesonderte Entwicklungen und damit gut abgrenzbare unterschiedliche Ordnungen feststellen zu können. Beziehungen von boletoiden Taxa zu solchen mit aphyllophoralen oder gastroiden Fruchtkörpern werden in der Flora Neerlandica, die im übrigen ein großartiges Bestimmungswerk darstellt, wegen ihrer Begrenzung auf boletoide und agaricoide Pilze nicht diskutiert. Allerdings können solche Beziehungen, wenn über Verwandtschaften und nicht nur über Identifizierung nachgedacht wird, nicht außer Betracht bleiben.

Die Anerkennung einer Ordnung *Boletales* kann heute eher als weitgehend unumstritten gelten, wenn man von vereinzelt vorgebrachten abweichenden Stellungnahmen und von unterschiedlichen Ansichten zu einer weiteren oder engeren Umgrenzung der Ordnung absieht. In dieser Situation durfte die molekularbiologische Evidenz zu solchen Verwandtschaftsfragen mit besonderer Spannung erwartet werden. Vorbereitet wurden entsprechende Untersuchungen aus unserem eigenen Arbeitskreis durch vorausgehende Studien von BRUNS und Mitarbeitern (BRUNS & al., 1989) an verschiedenen Gattungen der *Boletales*, die bereits zu sehr aufschlußreichen Ergebnissen geführt hatten. Die Ergebnisse von BRUNS und Mitarbeitern beruhen auf Sequenzierungen ausgewählter Genabschnitte der ribosomalen, z.T. auch auf Schnittstellenanalyse mitochondrialer DNA. Die in meinem Arbeitskreis angewandten DNA-analytischen Methoden umfassen derzeit PCR-gestützte Restriktionsanalysen (RFLP) an ribosomaler DNA (siehe Methodenteil am Anfang); mit der Sequenzierung von rDNA-Abschnitten zur Aufklärung der so erzielten Musterbildung (Dendrogramme) wurde begonnen. Restriktionsanalysen erscheinen besonders geeignet, um die Fälle relativ rasch ausfindig zu machen, die einer weiteren aufwendigeren Klärung durch Sequenzermittlung zugeführt werden müssen.

Auf die Ergebnisse solcher Untersuchungen soll hier an ausgewählten Beispielen, die sehr unterschiedliche Fruchtkörperformen innerhalb der *Boletales* umfassen, eingegangen werden.

a) Verwandtschaftsbeziehungen zwischen aphyllophoralen und agaricoiden-boletoiden Gattungen der Boletales

Als Bindeglieder zwischen aphyllophoralen (z.B. *Coniophora*, *Serpula*) und agaricoiden-boletoiden Vertretern (z.B. *Paxillus*; *Phaeogyroporus*) innerhalb der *Boletales* können Gattungen wie das südpazifische *Meiorganum* oder auch einzelne Arten wie der nordamerikanische *Paxillus curtisii* (Abb. in WITTMANN-MEIXNER, 1989) interpretiert werden. Bereits innerhalb der Gattung *Coniophora* wird von einzelnen Arten die typische Spindelform der *Boletus*-Sporen erreicht (GINNS, 1982). Alle diese innerhalb der *Boletales* angesiedelten Gattungen führen Pigmente von übereinstimmendem Typ (Abb. 3) und sind Braunfäule-Erreger. Auf der anderen Seite kommen außer den *Coniophoraceae* und den gleich zu besprechenden *Thelephoraceae* und *Albatrellaceae* keine weiteren aphyllophoralen Familien für verwandtschaftliche Beziehungen zum Kern der *Boletales* in Betracht. Auf dieser Ebene kann also nicht von einem sehr breiten Übergangsfeld gesprochen werden, das der Konzeption der Ordnung der *Boletales* widersprechen würde. DNA-analytisch (PCR; RFLP) zeigen die untersuchten Vertreter der *Coniophoraceae* ebenfalls eine stärkere Verbindung zu den *Paxillaceae* als zu anderen Taxa (Abb. 5).

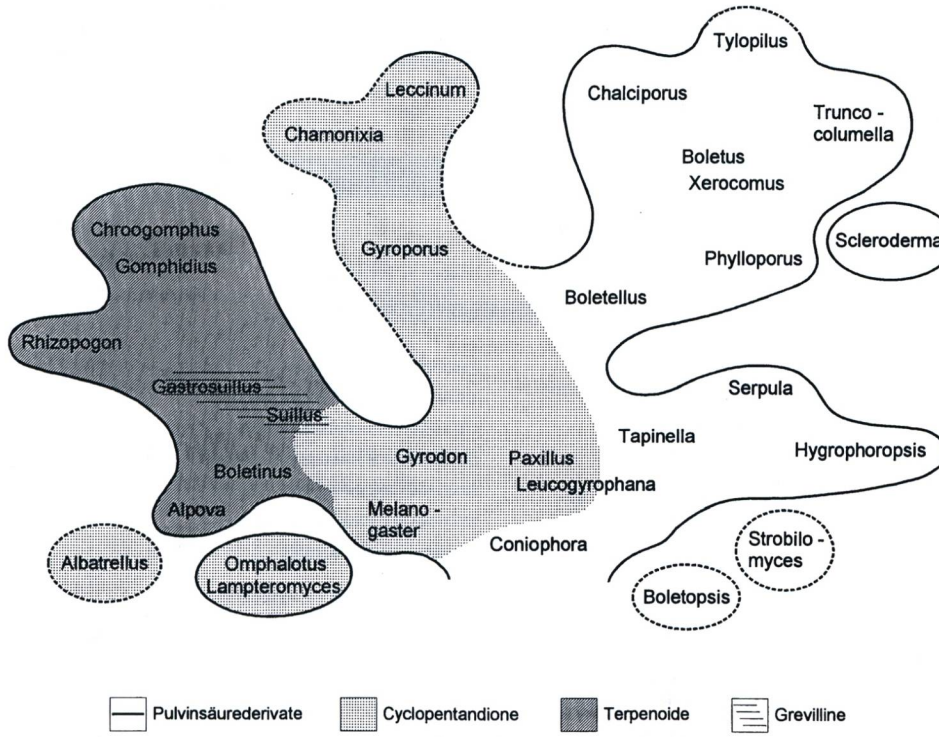

Abb. 3: Diagramm verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb der *Boletales* sowie zu Gattungen verwandter Ordnungen auf der Grundlage übereinstimmender Pigmente vom Typ der Pulvinsäurederivate, Cyclopentandione und Bovichinone (Terpenoide). Nach BESL (unveröff.) verändert; basierend auf den in GILL & STEGLICH (1987) zusammengefaßten Ergebnissen verschiedener Arbeitsgruppen (besonders STEGLICH, sowie BESL, BRESINSKY u.a. Autoren); ergänzt durch einige neuere Befunde.

b) Verwandtschaftsbeziehungen zwischen agaricoiden und boletoiden Gattungen der Boletales

Agaricoide, also mit Lamellenhymenophor versehene Gattungen bzw. Familien der *Boletales* sind *Phylloporus*, sowie die *Paxillaceae* und die *Gomphidiaceae*. Darüber, daß die Gattung *Phylloporus* (z.B. *P. pelletieri*) bis auf das Lamellenhymenophor einem Röhrling der Gattung *Xerocomus* entspricht, brauchen nicht viele Worte verloren zu werden.

Auch die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Paxillaceae* (agaricoid) und *Boletaceae* (boletoid) gelten allgemein als nicht umstritten. Sie werden durch Übergänge zwischen Lamellenhymenophor und Waben- bis Röhrenhymenophor, durch übereinstimmende Mikromerkmale wie u.a. vereinzelte Ausbildung der von *Boletus* bekannten Spindelform der Sporen schon innerhalb von *Paxillus* (GARRIDO, 1988) und durch bilaterale hymenophorale Trama sowie durch übereinstimmende Pigmente gestützt. Besonders eng sind die verwandtschaftlichen Beziehungen aufgrund der bisherigen Daten (SINGER, 1986) zwischen *Paxillaceae*, jedenfalls, was die Gattung *Paxillus* betrifft, und den *Gyrodontaceae*. Diese Beziehungen werden durch die Chemie der Pigmente sowie jetzt auch durch DNA-analytische Daten (Abb. 5, 6) gestützt. Die Zuordnung der Gattung *Hygrophoropsis* zu den *Paxillaceae* wurde von SINGER (1962) zunächst ohne Kennt-

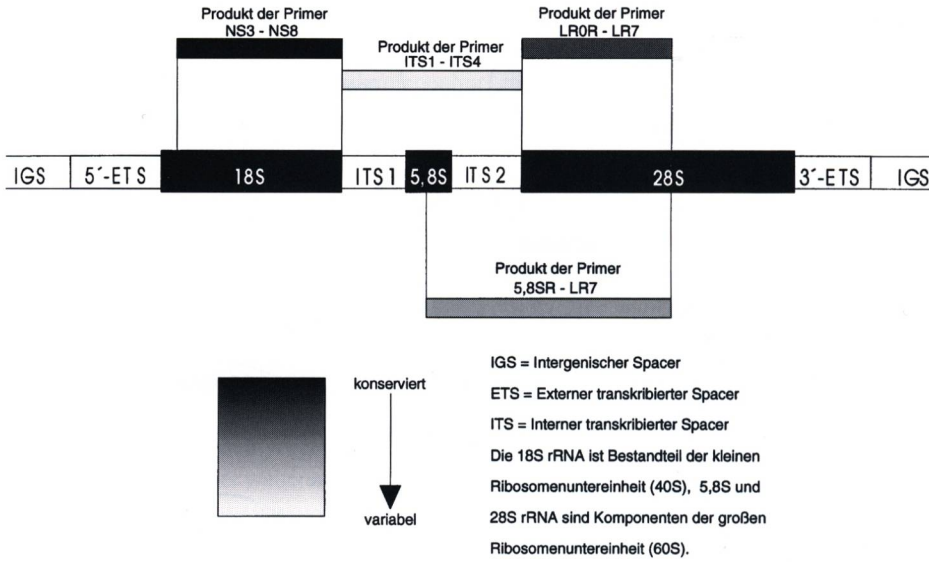

Abb. 4: Bereiche der rRNA-Gene, die zur Verwandtschaftsanalyse herangezogen werden.

nis chemischer Merkmale vorgenommen. SINGERS Zuordnung konnte später durch Untersuchungen zur Pigmentchemie bestätigt werden (BRESINSKY & BACHMANN, 1971; BESL & al. 1986). Sie wird außerdem gestützt durch die sehr extreme Gabelteilung der Lamellen südhemisphärischer *Paxillus*-Arten, die jener bei *Hygrophoropsis* gleichkommt. Als Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Gattungen bleibt dann vor allem die unterschiedliche Sporenstaubfarbe. Die Bewertung der Verwandtschaftsbeziehungen wird - wenn chemische Merkmale nicht berücksichtigt werden sollen - erleichtert durch die Kenntnis der Gattungen in verschiedenen Teilen der Welt, da in Mitteleuropa vielfach nicht die volle Variationsbreite entwickelt ist. Das Aufspüren solcher Zusammenhänge hat nichts mit taxonomischer Philosophie (vgl. KRIEGLSTEINER, 1996) zu tun, sondern gründet sich auf untersuchten und nachvollziehbaren Fakten, die freilich bisweilen (allerdings wohl nicht in diesem und dem folgenden Falle) verschieden interpretiert werden können.

Die nahe Verwandtschaft der agaricoiden *Gomphidiaceae* zu boletoiden Gruppen der *Boletales* (*Suillus* und verwandte Gattungen) wie auch der deutliche Hiatus zu Lamellenpilzen, die nicht den *Boletales* angehören, ist aufgrund mikroskopischer Merkmale, der Velumverhältnisse und der Mykorrhizabeziehungen nicht ernsthaft anzuzweifeln. Diese schon lange angenommenen Verwandtschaftsbeziehungen haben eine glänzende Bestätigung durch die übereinstimmende Pigmentchemie wie neuerdings auch durch die DNA-Analytik erfahren (Abb. 6).

c) Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gruppe der Röhrenpilze und dieser zu Porenpilzen

Nicht jeder Pilz mit Röhrenhymenophor muß zwangsläufig zu den *Boletales* gehören. Diese Kenntnis verdanken wir früheren Autoren, die aufgrund ihrer vergleichenden mikroskopischen Untersuchungen etwa für die Gattung *Boletopsis* die Zugehörigkeit zu den *Thelephoraceae* und damit zu den *Thelephorales* ermitteln konnten. Die eigentümliche Morphologie der Sporen mit ihren Doppelhöckern macht diese Zuordnung sehr plausibel (vgl. auch Abb. 5). Ein anderes Beispiel,

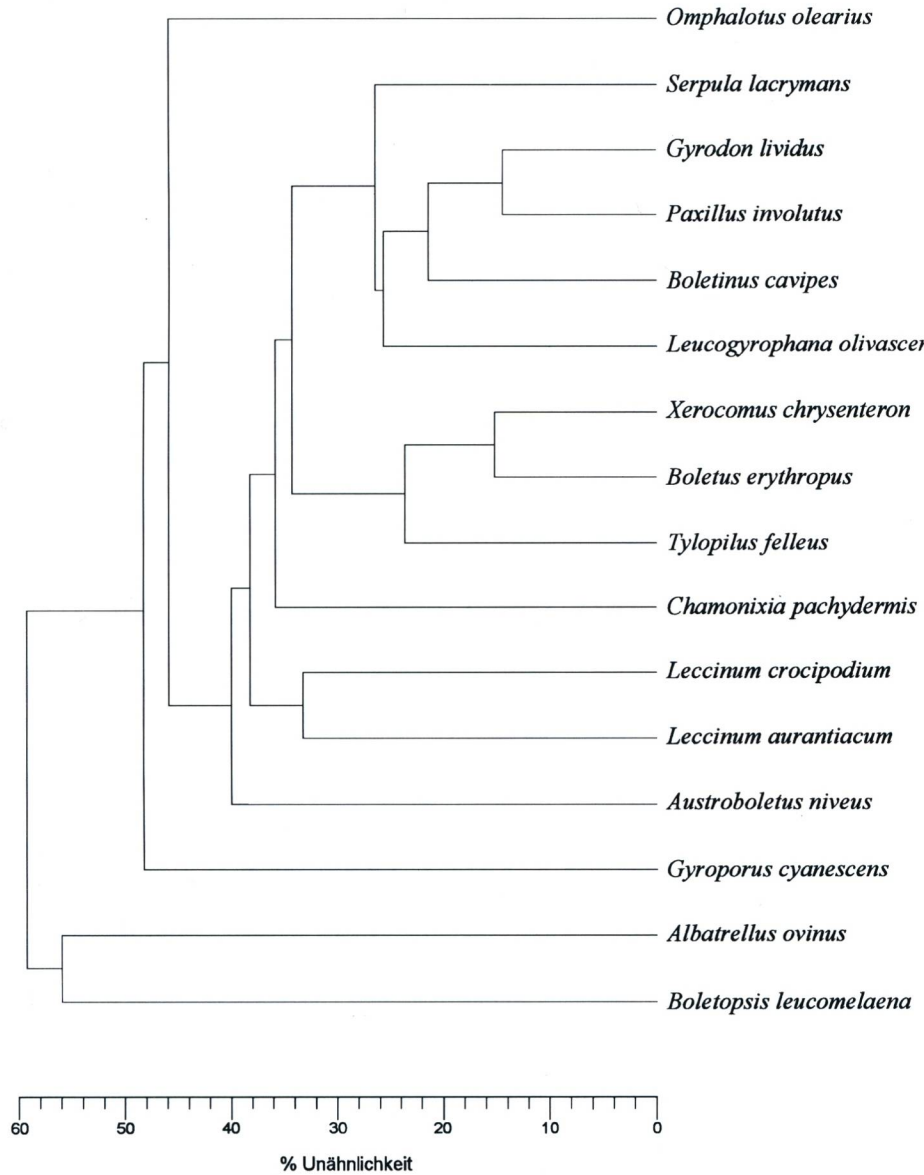

Abb. 5: Auf Restriktionsanalyse beruhendes Dendrogramm der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb ausgewählter Gattungen der *Boletales* und nahestehender Gattungen. Das Dendrogramm zeigt u.a. die Einbindung der *Coniophoraceae* (*Leucogyrophana*, *Serpula*) sowie von *Chamonixia* in die *Boletales*. Die nahe Verwandtschaft von *Paxillus* und *Gyrodon* wird bestätigt.

ist die in das verwandtschaftliche Umfeld der Gattung *Mycena* und damit nicht zu den *Boletales* gehörende tropische Gattung *Filoboletus*. Etwas schwieriger ist die Stellung der Gattung *Albatrellus* zu beurteilen. Sie gleicht in mancherlei Hinsicht mit ihren pileaten Fruchtkörpern und ihren porenförmigen bis wabenartigen Hymenophoren den Röhrenpilzen innerhalb der *Boletales*, mit

denen sie das Vorkommen von Cyclopentandionen teilen, welche z.B. bei der *Boletales*-Gattung *Gyroporus* und z.T. auch bei *Leccinum* zur Blauverfärbung des Fleisches führen (Abb. 3). Im einzelnen noch zu untersuchende verwandtschaftliche Verbindungen der *Albatrellaceae* (wie auch der *Omphalotaceae*) zu den *Boletales* deuten sich jedenfalls auch DNA-analytisch an (Abb. 5).

Die Röhrlings-Gattung *Strobilomyces* erschien den früheren Autoren innerhalb der *Boletales* relativ isoliert zu sein, u.a. aufgrund der eigentümlichen Ornamentation der kugeligen Sporen. SINGER (1986) erkannte zwar eine eigene Familie nicht an, etablierte aber immerhin eine eigene Unterfamilie innerhalb der *Boletaceae*. In jedem Fall wird trotz sehr abweichender Sporen eine Verwandtschaft der heute weithin anerkannten *Strobilomycetaceae* zu den *Boletaceae* innerhalb der *Boletales* angenommen. Auch pigmentchemisch wird die Sonderstellung von *Strobilomyces* innerhalb der *Boletales* angezeigt, da der Stoffwechsel lediglich bis zu den grundständigen Verbindungen (L-Dopa) des Shikimisäure-Syntheseweges, nicht jedoch zu den Pulvinsäurederivaten selber führt (GILL & STEGLICH, 1987; Abb. 3). DNA-analytisch war die Frage der Zugehörigkeit von *Strobilomyces* zu den *Boletales* positiv zu beantworten, wenn man von Frischmaterial (Stamm Sf2) ausging, während als Mycelkultur erhaltenes Material (Stamm 507) zwar L-Dopa bildete, aber im übrigen sehr abweichend war. Es handelt sich hierbei wohl doch nur um eine Kontamination (vgl. hierzu das Dendrogramm in FISCHER, 1995), da nach eigenen Erfahrungen *Strobilomyces* sich nicht kultivieren läßt.

d) Verwandtschaftsbeziehungen zwischen boletoiden und gastroiden Gattungen der Boletales

Innerhalb der *Boletales* gibt es eindeutige, in der Stammesgeschichte mehrfach und unabhängig verlaufene Übergänge zu gastroider Lebensweise. Die alte Formgattung *Gastroboletus* s.l., die in Europa nicht vorkommt, belegt diese Aussage. Sie mußte wegen großer Nähe zu verschiedenen Gattungen der Röhrlinge aufgegliedert werden in kleinere Gattungen wie *Gastroboletus* s.str., *Gastrosuillus* etc. (THIERS, 1989). Auch agaricoide Gattungen der *Boletales* zeigen das Phänomen des Überganges zu gastroiden Fruchtkörperformen (*Gomphidius* zu *Brauniellula*; SMITH & SINGER, 1958) ebenso wie dies innerhalb der *Agaricales* bekannt ist (z.B. *Cortinarius* zu *Thaxterogaster*; *Coprinus* zu *Montagnea* und *Podaxis*; zur DNA-Analytik vgl. HOPPLE & VILGALYS, 1994). Von den typischen Röhrlingen ausgehend vermittelt die morphologische Progressionsreihe *Boletus*, *Gastroboletus* bzw. *Gastrosuillus*, *Truncocolumella* bis hin zu *Rhizopogon* Vorstellungen darüber, wie sich dieser Übergang zu rein gastroiden Gattungen vollzogen haben mag. Die zunehmende Verkürzung des Stieles und die Einbeziehung des Stielrestes als Columella in den gastroiden Fruchtkörper ist in dieser Reihe sehr augenfällig. Da sich diese Entwicklung mehrfach und unabhängig vollzogen hat, werden gastroide *Boletales* an unterschiedliche Bereiche innerhalb der Röhrlinge anzuschließen sein. Aufgrund augenfälliger Übereinstimmungen im Pigmentbestand kommt für die Gattung *Rhizopogon* eine engere Verwandtschaft zu *Suillus* in Betracht (BRESINSKY & STEGLICH, 1989). Die Gattung *Gastrosuillus* weist als morphologisches Übergangsglied gleichsam den Weg dorthin (BAURA & al., 1992). Auch DNA-analytisch wird die Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Suillus* und *Rhizopogon* bestätigt (BRUNS & al., 1989; Abb. 6). Im Detail sind allerdings die DNA-analytischen Signale für eine Verwandtschaft etwas unterschiedlich in dem Sinne, daß sie je nach Wahl des Genomabschnittes bald sehr enge, bald etwas weitere, aber immer noch recht enge Verwandtschaft anzeigen. BRUNS & al. (1989) untersuchten mitochondriale DNAs aus einer Reihe von Gattungen der *Boletales*. Es wurden Restriktionskarten erstellt und die Anordnung von 15 Genorten ermittelt, die nur bei *Suillus* und *Rhizopogon* in ihrer Reihenfolge identisch sind. Zum anderen wurden die Basensequenzen des für

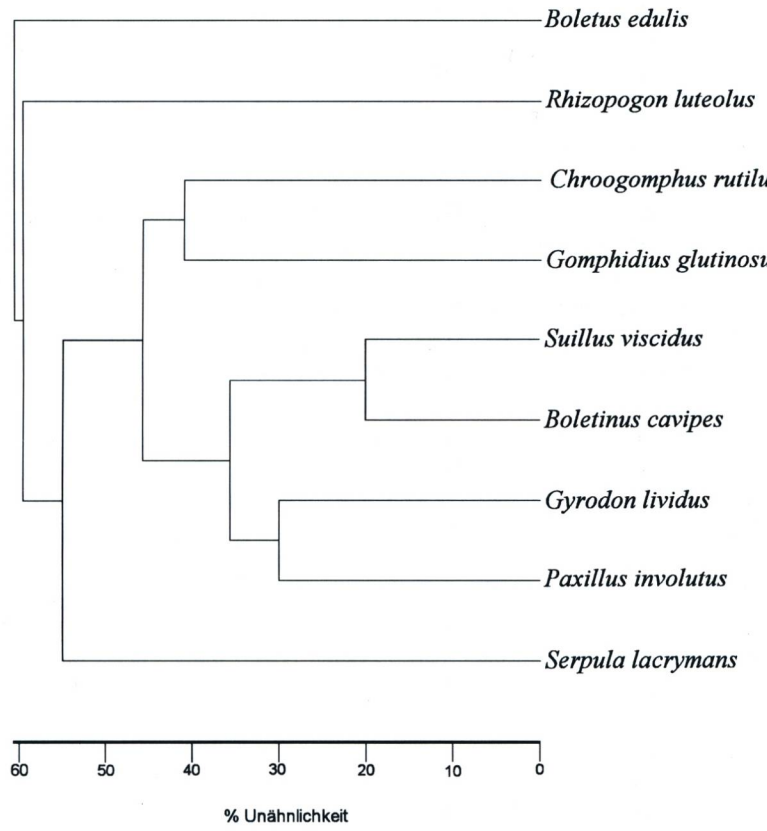

Abb. 6: Auf Restriktionsanalyse (RFLP) beruhendes Dendrogramm der Verwandtschaftsbeziehungen von *Rhizopogon* zu verschiedenen anderen Gattungen der *Boletales*. *Boletus edulis* ist von den Gattungen *Chroogomphus* bis *Serpula* weiter entfernt als *Rhizopogon*. Mit RFLP war es hier allerdings nicht möglich, unterschiedliche verwandtschaftliche Nähe von *Rhizopogon* einerseits zu *Chroogomphus*, *Gomphidius*, *Suillus*, andererseits zu *Gyrodon*, *Paxillus* und *Serpula* nachzuweisen (vgl. hierzu die im Text dargestellten Ergebnisse von BRUNS & al.).

die größere Untereinheit der ribosomalen RNA kodierenden Abschnittes ermittelt und verglichen. Die daraus gewonnenen Dendrogramme zeigen die enge Verwandtschaft zwischen *Suillus* und *Rhizopogon*, die enger ist als die zwischen *Suillus* und anderen Röhrenpilzgattungen, sehr deutlich. Die eigenen Untersuchungen mittels RFLP an einem anderen, kernkodierten, Genabschnitt (5,8S bis Teil von 28S der rDNA einschließlich ITS) bestätigen die Zuordnung von *Rhizopogon* zu *Suillus*, lösen aber mögliche Verwandtschaftsunterschiede zu *Paxillaceae* und *Gomphidiaceae* nicht weiter auf (Abb. 6). Daraus wird erkennbar, daß auch die molekularbiologischen Methoden unterschiedliche Nuancen im Rahmen einer im wesentlichen gleichlautenden Antwort auf Verwandtschaftsfragen geben können.

Bleibt noch auf weitere innerhalb der *Boletales* stehende gastroide Gattungen hinzuweisen. Es sind dies *Chamonixia*, *Gautieria*, *Alpova* und *Melanogaster* (vgl. hierzu BESL & al., 1996), während die *Sclerodermatales* pigmentchemisch (ARNOLD & al., 1996) und DNA-analytisch

gesehen zwar den *Boletales* genähert sind, dabei jedoch auch ihre Eigenständigkeit als eigene Ordnung ähnlich wie die *Thelephorales* und *Scutigerales* zeigen.

e) Klüfte zwischen Boletales und anderen Ordnungen auf der Ebene gleicher Fruchtkörpermorphologien

Die Eigenständigkeit der Ordnung der *Boletales* wird letztlich nur dann plausibel bleiben, wenn die Klüfte zu Vertretern mit ähnlicher Fruchtkörpermorphologie aus anderen Ordnungen als den *Boletales* hinreichend deutlich sind. Die in diese Richtung gehenden kritischen Äußerungen von BAS sind im Grundsatz sicher berechtigt. Dabei wurde allerdings übersehen, daß dieser Nachweis unter Berücksichtigung verschiedener Merkmale für nicht wenige Familien mit ihren Gattungen schon geführt worden ist. Teilweise ist er allerdings in der Tat noch deutlicher abzusichern. Im Falle der *Coniophoraceae* versus aphyllophorale Taxa aus anderen Ordnungen, der *Paxillaceae* (incl. *Hygrophoropsis*) und der *Gomphidiaceae* versus agaricoide Taxa aus anderen Ordnungen sowie selbst der *Rhizopogonaceae* versus gastroide Taxa aus anderen Ordnungen dürfte der Hiatus aufgrund morphologischer, chemischer und DNA-analytischer Daten eindeutig sein. Im Falle der agaricoiden Gattungen *Omphalotus* und *Lampteromyces* ist ebenfalls auf Grund der Datenlage gewiß, daß sie mit den *Tricholomataceae* wenig zu tun haben und daher zu Recht in eine eigene Familie, in die der *Omphalotaceae* (BRESINSKY in KÄMMERER & al., 1985), gestellt wurden. DNA-analytisch gesehen ist die Familie der *Omphalotaceae* den *Boletales* sehr genähert, jedoch nicht unbedingt in ihnen verankert (Abb. 5). Es sind hier also (ähnlich wie für die *Albatrellaceae*) weitere Untersuchungen zur Abklärung der verwandtschaftlichen Stellung notwendig.

f) Phylogenetische Interpretation

Je gesicherter die Kenntnis verwandtschaftlicher Zusammenhänge ist, desto eher können phylogenetische Interpretationen gewagt werden. Hierbei ist festzuhalten, daß Sippenphylogenie im engeren Sinne, also die stammesgeschichtliche Aufeinanderfolge von Taxa im Verlaufe der Erdgeschichte, unserem Forschen weitgehend unzugänglich bleibt, jedenfalls in Fällen wie bei den Pilzen, wo die fossile Evidenz sehr spärlich ist. Wir werden uns hauptsächlich zu beschränken haben auf die Beantwortung der Frage, welche Hauptentwicklungstendenzen für einzelne Strukturen, physiologische Eigenschaften und Anpassungen im Evolutionsverlauf (Merkmalsphylogenie) der untersuchten Verwandtschaftsgruppe wahrscheinlich sind. Besonders aufschlußreich für die Beantwortung solcher Fragen sind Übergänge innerhalb engerer und weiterer Verwandtschaftskreise. Für die *Boletales* läßt sich in vereinfachender Zusammenfassung der phylogenetischen Einzelbewertung von Merkmalen sagen, daß sie sich zunächst auf der Ebene von holzbewohnenden, Braunfäule erregenden, resupinaten Pilzen ohne besondere äußere Gestaltung des glatten Hymeniums entwickelten. Von diesem Evolutionsniveau ausgehend wurden Hymenium und Fruchtkörper fortentwickelt zu mehr und mehr kantig abgehobenen bis zu hutförmigen bzw. gestielt-hutförmigen Fruchtkörpern mit zunehmend faltig, wabenförmig, lamellenartig bis röhrenförmig angelegten Hymenophoren. Auf diesem erreichten Evolutionsniveau geschahen dann auch die Übergänge von der Ernährung durch Holzabbau zu der durch Mykorrhiza-Symbiose, wie dieses heute noch in den unterschiedlichen Substratansprüchen innerhalb der Gattung *Paxillus* s.l. (inkl. *Tapinella*) sichtbar ist. Die jüngste Entwicklungsstufe ist die der gastroiden, in Mykorrhiza-Symbiose lebenden Fruchtkörper (BRESINSKY & WITTMANN-BRESINSKY, 1995).

8. Schlußfolgerungen und taxonomische Konsequenzen

Pilze können einerseits als ein Organisationstypus („Pilzreich"= Fungi im weiteren Sinne) definiert werden, andererseits lassen sie sich stammesgeschichtlich in vier Großgruppen (Subregna) innerhalb des Regnums *Eucaryota* gliedern. Diese Subregna entsprechen den bisherigen Abteilungen 1. *Myxomycota*, 2. *Acrasiomycota*, 3. *Oomycota* (zusätzlich die Algenabteilung *Heterokontophyta*), 4. *Eumycota* (Fungi im engeren Sinne). Die Stellung der *Plasmodiophoromycota* ist noch nicht hinreichend geklärt, sie dürften aber den *Myxomycota* sehr genähert sein und mit diesen zusammen ein Subregnum bilden. Die flimmerbegeißelte Zoosporen besitzenden *Labyrinthulomycetes* und *Hyphochytriomycetes* sind den *Oomycota* zuzuordnen und bilden zusammen mit diesen nach den *Acrasiomycota* ein drittes Subregnum. Das vierte Subregnum *Mycobionta* enthält die meisten Arten. Es entwickelte sich parallel zu den Tieren innerhalb der sich relativ spät entfaltenden Kronengruppe der *Eucaryota*. Alle vier Subregna (innerhalb der *Heterokontobionta* allerdings nur die *Oomycota*) werden als primär heterotroph angesehen. Innerhalb des vierten Subregnums mit der einzigen Abteilung der *Eumycota* werden nach wie vor die Klassen *Chytridiomycetes*, *Zygomycetes* (*Glomales*), *Ascomycetes* und *Basidiomycetes* durch die ermittelten DNA-Dendrogramme gestützt (Abb. 2). Die Ordnungen, bisweilen auch die Familien innerhalb der Höheren Basidiomyceten können Vertreter mit sehr unterschiedlicher Morphologie und Funktion der Fruchtkörper umfassen. Die taxonomische Umgrenzung solcher Ordnungen kann daher nicht nach leicht erkennbaren äußeren Fruchtkörpermerkmalen durchgeführt werden, wie überhaupt Verwandtschaftszusammenhänge auf höherer taxonomischer Ebene nur selten aufgrund durchgehender, einfach zu erfassender Merkmale erkannt werden können. Ihre Darstellung außerhalb der DNA-Analytik wird also einigermaßen kompliziert bleiben. Der Verwandtschaftsforschung tut dieser Sachverhalt keinen Abbruch. Die zu erstellenden natürlichen Systeme werden keine Rücksicht darauf nehmen können, ob die ihnen zugrundeliegenden Merkmale einfach zu erfassen und zu bewerten sind oder nicht. Um solches nachzuvollziehen, muß man sich jedenfalls vom oberflächlichen Eindruck der Fruchtkörperform lösen. Einschränkend ist aber auch anzumerken, daß diese Aussage nur für das taxonomische Niveau von Ordnungen und darüber in voller Konsequenz gilt. Alles was Artabgrenzung und -bestimmung betrifft, und dies muß weitgehend auch für Gattungen gelten, alles was mit überschaubarer Anordnung von Taxa in Mykofloren und ähnlichen Übersichten zu tun hat, mit jenen Feldern also, die auch von den Amateuren erfolgreich beackert werden, sollte in der Tat leicht nachvollziehbar bleiben. Und das bedeutet, daß beispielsweise Blätter-, Röhren- und Nichtblätterpilze auch in Zukunft als gut zu handhabende Morphotypen (Organisationstypen) das bleiben können und bleiben sollten, was sie sind, nämlich Homobasidiomyceten mit Blättern, Röhren oder ohne solche Strukturen des Hymenophors. Bestimmungswerke können und sollten auch weiterhin in dieser Weise umgrenzt werden. Einen Täubling, mit seinen Lamellen auf der Hutunterseite, in der Gruppe der Nichtblätterpilze suchen oder bestimmen zu müssen, macht keinerlei Sinn, auch wenn er systematisch gesehen ein Glied der Ordnung der *Russulales* ist, von denen mehrere Gattungen kein Lamellenhymenophor ausbilden und daher auch keine Blätterpilze sind. Ein abschließendes Wort sei noch zu den deutschen Namen für höherrangige Taxa gesagt. *Agaricales* (ohne *Russulales* und *Boletales*) gehören zwar in der überwiegenden Mehrzahl ihrer Arten dem Morphotypus der Blätterpilze an, jedoch ist es nicht recht sinnvoll (u.a. wegen einzelner Gattungen mit Röhrenhymenophor wie bei *Filoboletus*), ihnen den deutschen Namen Blätterpilze zuzuordnen. Will man Trivialnamen für Ordnungen gebrauchen, dann sollte z.B. von der Ordnung der Täublingsartigen (*Russulales*), der Röhrlingsartigen (*Boletales*) oder der Champignonartigen (*Agaricales*) gesprochen werden.

Taxa:

Regio (Domäne): Eucarya
Tupusgattung: *Saccharomyces*

Regnum (Bereich): Eucaryota

Subregnum (Unterbereich): Myxobionta subregnum nov.
Typusgattung: *Physarum*
Divisio (Abteilung): *Myxomycota*
Divisio (Abteilung). *Plasmodiophoromycota*

Subregnum (Unterbereich): Acrasiobionta subregnum nov.
Typusgattung: *Acrasis*

Subregnum (Unterbereich): Heterokontobionta subregnum nov.
Typusgattung: *Saprolegnia*
Divisio (Abteilung): *Oomycota*
Divisio (Abteilung): *Heterokontophyta* (= *Chromophyta*)

Subregnum (Unterbereich): Mycobionta subregnum nov.
Typusgattung: *Saccharomyces*
Divisio (Abteilung): *Eumycota*

Danksagung:

Mein besonderer Dank für verschiedene Hilfestellungen gilt Dr. M. Fischer, Dipl. Biol. M. Binder sowie Dipl. Biol. M. Jarosch. Für Anregungen sehr dankbar bin ich auch Prof. Dr. W. Steglich, mit dem mich das Interesse an Röhrlingen und ihren Pigmenten verbindet. Ihm gebührt das Verdienst, unsere Kenntnisse über Pilzpigmente entscheidend erweitert und vertieft zu haben. Aus seiner Schule kam nach Regensburg Dr. H. Besl, in dem ich einen guten Ratgeber und treuen Helfer habe. Herrn Prof. Dr. Dr.h.c.mult. O. Kandler verdanke ich Hinweise und Literatur zur globalen Klassifizierung der Organismen.

9. Literatur

ARNOLD, N., STEGLICH, W. & BESL, H. (1996) - Zum Vorkommen von Pulvinsäure-Derivaten in der Gattung Scleroderma. Z. Mykol. **62:** 69-73.

ARPIN, N. & KÜHNER, R. (1977) - Les grandes lignes de la classification des Boletales. Bull. Soc. Linn. Lyon **46:** 83-108, 181-208.

BAS, C. (1988) - Orders and families in agarics and boleti. In: BAS & al.: Flora Agaricina Neerlandica **1:** 40-49. Balkema. Rotterdam, Brookfield.

BAURA, G., SZARO, T. & BRUNS, T. (1992) - Gastrosuillus laricinus is a recent derivative of Suillus grevillei: molecular evidence. Mycologia **84:** 592-597.

BERBEE, M.L. & TAYLOR, W.J. (1993) - Dating the evolutionary radiations of the true fungi. Can. J. Bot. **71:** 1114-1127.

BERRES, M., SZABO, L. & MC LAUGHLIN, D. (1995) - Phylogenetic relationships in auriculariaceous basidiomycetes based on 25S ribosomal DNA sequences. Mycologia **87:** 821-840.

BESL, H., BRESINSKY, A. & KÄMMERER, A. (1986) - Chemosystematik der Coniophoraceae. Z. Mykol. **52:** 277-286.

BESL, H., DORSCH, R. & FISCHER, M. (1996) - Zur verwandtschaftlichen Stellung der Gattung Melanogaster (Melanogastraceae, Basidiomycetes). Z. Mykol. 62/2. Im Druck.

BOWMAN, B., TAYLOR, J., BROWNLEE, A., LEE, J., LU, S.D. & WHITE, T. (1992) - Molecular evolution of the fungi: Relationship of the Basidiomycetes, Ascomycetes, and Chytridiomycetes. Mol. Biol. Evol. 9: 285-296.

BRESINSKY, A. & BACHMANN, R. (1971) - Bildung von Pulvinsäurederivaten durch Hygrophoropsis aurantiaca (Paxillaceae-Boletales) in vitro. Z. Naturforsch. **26b:** 1086-1087.

BRESINSKY, A. & STEGLICH, W. (1989) - Rhizopogon pumilionus als Produzent des Ansachinons Rhizopogon. Z. Mykol. **55:** 169-174.

BRESINSKY, A. & WITTMANN-BRESINSKY, B. (1995) - Ploidy levels and evolution in Boletales. Sydowia, Beihefte **10:** 35-47.

BRESINSKY, A., KREISEL, H. & PRIMAS, A. (1996) - Mykologische Standortkunde. Leitfaden für die ökologische und florenkundliche Charakterisierung von Pilzen in Mitteleuropa. Regensburger Mykologische Schriften **5:** 1-304.

BRUNS, T., FOGEL, R., WHITE, T. & PALMER, J. (1989) - Accelerated evolution of a false-truffle from a mushroom ancestor. Nature **339:** 140-142.

BRUNS, T., WHITE, T. & TAYLOR, J. (1991) - Fungal molecular systematics. Annual Review of Ecology and Systematics **22:** 525-564.

BRUNS, T., VILGALYS, R., BARNS, S., GONZALEZ, D., HIBBETT, D., LAQNGE, D., SIMON, L., STICKEL, S., SZARO, T., WEISBURG, W. & SOGIN, M. (1992) - Evolutionary relationships within the fungi: analyses of nuclear small subunit rRNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution **1:** 231-241.

DE BARY, A. (1853) - Untersuchungen über die Brandpilze und die durch sie verursachten Krankheiten der Pflanze. Berlin.

– (1859) - Die Myzetozoen. Ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Tiere. Leipzig.

– (1881) - Zur Systematik der Thallophyten. Botanische Zeitung **39:** 1-36.

DEMOULIN, V. (1985) - The red algal-higher fungi phylogenetic link: the last ten years. BioSystems **18:** 347-356.

FISCHER, M. (1995) - Zur Systematik der Boletales: Isolierung und Kennzeichnung von DNA aus Fruchtkörpern und Mycelkulturen. Z. Mykol. **61:** 245-260.

GARRIDO, N. (1988) - Agaricales s.l. und ihre Mykorrhizen in den Nothofagus-Wäldern Mittelchiles. Bibl. Mycol. **120:** 1-528.

GÄUMANN, E. (1964) - Die Pilze. 2. Aufl. Birkhäuser. Basel.

GILBERT, E.J. (1931) - Les Bolets. Paris.

GILL, M. & STEGLICH, W. (1987): Pigments of fungi (Macromycetes). Progr. Chem. Org. Nat. Prod. **51:** 1-317.

GINNS, J. (1982) - A monograph of the genus Coniophora (Aphyllophorales, Basidiomycetes). Opera Bot. **61:** 7-61.

GLENN, A., BACON, C., PRICE, R. & HANLIN, R. (1996) - Molecular phylogeny of Acremonium and its taxonomic implications. Mycologia **88:** 369-383.

HAWKSWORTH, D., KIRK, P., SUTTON, B. & PEGLER, D. (1995) - Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 8. Aufl., CAB International. Wallingford.

HEIM, R. (1969) - Champignons d'Europe. 2. Aufl. (1. Aufl. 1957). Boubée. Paris.

HOPPLE, J. & VILGALYS, R. (1994) - Phylogenetic relationships among coprinoid taxa and allies based on data from restriction site mapping of nuclear rDNA. Mycologia **86:** 96-107.

KANDLER, O. (1995) - Neue Vorstellungen zur Entstehung des Lebens und Entfaltung der Lebewesen. Verband Deutscher Biologen. Rundbrief **24:** 42-56.

KÄMMERER, A., BESL, H. & BRESINSKY, A. (1985) - Omphalotaceae fam. nov. und Paxillaceae, ein chemotaxonomischer Vergleich zweier Pilzfamilien der Boletales. Pl. Syst. Evol. **150:** 101-117.

KILLERMANN, S. (1927) - Die mittelalterliche Pilzkenntnis. Z. Pilzk. **11** (alte Folge): 81-87.

KNAPP, E. (1933) - Über Geosiphon pyriforme Fr. Wettst., eine intrazelluläre Pilz-Algen-Symbiose. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **51:** 210-217.

KREISEL, H. (1969) - Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Cramer. Lehre.

KRIEGLSTEINER, G. (1996) - Rezension der Flora Agaricina Neerlandica. Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas **10:** 165-168.

LEE, S. & TAYLOR, J. (1990) - Isolation of DNA from fungal mycelia and single cells. In: INNIS, M., GELFAND, D., SNINSKY, J., & WHITE, T. (eds.): PCR protocols, a guide to methods and applications, 282-287. Academic Press. San Diego.

MALENCON, G. (1938) - Rev. de Myc. 3: zitiert nach GÄUMANN (1964).

MELKONIAN, M. (1996) - Systematics and Evolution of the Algae: Endocytobiosis and evolution of the major algal lineages. Progress in Botany **57:** 281-311.

MOSER, M. (1960) - Die Gattung Phlegmacium (Schleimköpfe). Klinkhardt. Bad Heilbrunn.

– (1978) - Die Röhrlinge und Blätterpilze. Kleine Kryptogamenflora IIb/2. 4. Aufl. Fischer. Stuttgart, New York.

NAGAHAMA, T., SATO, H., SHIMAZU, M. & SUGIYAMA, J. (1995): Phylogenetic divergence of the entomophthoralean fungi: evidence from nuclear 18S ribosomal RNA gene sequences. Mycologia **87:** 203-209.

NEI, M. & LI, W. (1979) - Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. Proc. Natl. Acad. Sci. (USA) **76:** 5269-5273.

PEGLER, D. & YOUNG, T. (1981) - A natural arrangement of the Boletales, with reference to spore morphology. Trans. Br. mycol. Soc. **76:** 103-146.

SCHIMPER, F.W. (1883) - Zitiert nach STRASBURGER, E., Lehrbuch der Botanik, 33. Aufl., bearbeitet von SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A.- Fischer. Stuttgart, Jena, New York.

SCHNEPF, E. (1964) - Zur Feinstruktur von Geosiphon pyriforme.- Ein Versuch zur Deutung cytoplasmatischer Membranen und Kompartimente. Arch. Mikrobiol. **49:** 112-131.

SCHÜSSLER, A., MOLLENHAUER, D., SCHNEPF, E. & KLUGE, M. (1994) - Geosiphon pyriforme, an endosymbiontic association of fungus and Cyanobacteria: the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. Acta Botanica **107:** 36-45.

SINGER, R. (1962) - The Agaricales in modern taxonomy. 2. Aufl. Cramer. Weinheim.

– (1986) - The Agaricales in modern taxonomy. 4. Aufl. Koeltz. Koenigstein.

SMITH, A. & SINGER, R. (1958) - Studies on secotiaceous fungi VIII. A new genus in the Secotiaceae related to Gomphidius. Mycologia **50:** 927-938.

SOGIN, M.L. - (1984) - The origin of Eukaryotes and evolution into major kingdoms. In Bengtson, S. (ed.): Early Life on earth. Nobel Symposium 84. Columbia University Press. New York.

SPATAFORA, J., MITCHELL, T. & VILGALYS, R. (1995) - Analyses of genes coding for small-subunit rRNA sequences in studying phylogenetics of dematiaceous fungal pathogens. J. Clin. Microbiol. **33:** 1322-1326.

TEHLER, A. (1988) - A cladistic outline of the Eumycota. Cladistics **4:** 227-277.

THIERS, H.D. (1989) - Gastroboletus revisited. Mem. New York Bot. Gard. **49:** 355-359.

UNGER, F. (1833) - Die Exantheme der Pflanzen. Zitiert nach K. MÄGDEFRAU (1992), Geschichte der Botanik. Fischer. Stuttgart, Jena, New York.

WETTSTEIN, F. von (1915) - Geosiphon Fr. Wettst., eine neue interessante Siphonee. Österr. Bot. Zeitschr. **65:** 145-156.

WHITTAKER, R.H. (1969) - New concepts of kingdoms of organisms. Science **163:** 150-160.

WILMOTTE, A., VAN DE PEER, Y., GORIS, A., CHAPELLE, S., DE BAERE, R., NELISSEN, B., NEEFS, J.M., HENNEBERT, G.L. & DE WACHTER, R. (1993) - Evolutionary relationships among higher fungi inferred from small ribosomal subunit RNA sequence analysis. System. Appl. Microbiol. **16:** 436-444.

WITTMANN-MEIXNER, B. (1989) - Polyploidie bei Pilzen unter besonderer Berücksichtigung der Boletales. Bibl. Mycol. **131:** 1-163.

WOESE, C.R., KANDLER, O. & WHEELIS, M.L. (1990) - Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. Proc. Natl. Acad. Sci.(USA) **87:** 4576-4579.

Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

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

www.dgfm-ev.de

Über Zobodat werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

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

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

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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 62_1996

Autor(en)/Author(s): Bresinsky Andreas

Artikel/Article: Abstammung, Phylogenie und Verwandtschaft im Pilzreich 147-168