

Fossile Pilze in Bernstein der alpinen Trias

H. DÖRFELT & U. SCHÄFER

Dörfelt, H. & U. Schäfer (1998): Fossil fungi in amber of the alpine Trias. Z. Mykol. 64(2): 141 - 151.

Key words: Fossil fungi, amber, Schlierseerit, Trias, *Palaeodikaryomyces*.

Summary: New fossil fungi from the triassic amber „Schlierseerit“ collected by U.-Ch. Bauer (Schliersee) are presented. These saprophytic organisms lived in a moist terrestrial ecosystem. A new genus *Palaeodikaryomyces* (type *P. baueri*) is described and the systematic position is discussed.

Zusammenfassung: In Bernstein der Trias wurden saprophytische Pilze eines terrestrischen Feuchtbiotopes gefunden. Die neue Gattung *Palaeodikaryomyces* (Typus *P. baueri*) wird beschrieben und ihre systematische Stellung diskutiert.

1. Einleitung

Die von U. Ch. BAUER entdeckten, als „Schlierseerit“ benannten Bernsteinfunde der bayerischen Trias werden bereits seit über 10 Jahren von verschiedenen Wissenschaftlern untersucht und analysiert. Die Erzeugerpflanze des Harzes ist nicht sicher bekannt. Möglicherweise kommen Cycadophyceen in Frage. Teile von *Pterophyllum jaegeri* wurden im dem Sandstein, der kohlige Pflanzenreste und auch die Bernsteinsplittchen enthält, nachgewiesen. Das Alter der Sandsteinschichten beträgt 225–230 Millionen Jahre. Eine Zusammenfassung aller Befunde zum Schlierseerit gibt VÁVRA (1996). Nach einer briefl. Mitteilung von G. Poinar an U.-Ch. Bauer (in litt. 19.04.96) ergab ein neuer Befund, daß der harzliefernde Baum zu den *Araucariaceae* gehört: „... we conclude that the Bavarian amber is from a tree in the *Araucariaceae* or closely related to the *Araucariaceae*.“

Der besondere Wert des triassischen Bernsteins liegt in den reichlich vorhandenen Mikro-Inklusen, von denen ebenfalls bereits eine stattliche Anzahl von Fotos publiziert worden ist. Es handelt sich nach den Autoren um eindeutige Einschlüsse von Ciliaten (*Cyrtolophosidae*, *Paramecidae*, *Nassulidae*), beschalteten Amöben (*Teataceae*, „ähnlich den *Centropyxidae*“), von Bakterien (ähnlich *Crenothrix* und *Spharotilus*), Cyanobakterien der Familie *Scytonemataceae*, sowie von fädigen Organismen, die Eisenbakterien der Gattungen *Leptothrix* und *Clonothrix* ähneln.

Anschrift der Autoren: Dr. H. Dörfelt, Friedrich-Schiller-Universität, Institut für Ernährung und Umwelt, Lehrbereich Landschaftsökologie und Naturschutz, Dornburger Str. 159, D - 07743 Jena.
U. Schäfer, Friedrich-Schiller-Universität, Institut für Ökologie, Bereich Limnologie, Beutenbergstr. 11, D - 07745 Jena.

Weiterhin wurden einige fädige Inkluden zunächst als Pilze (POINAR 1992), später als Grünalgen der Familie *Trentepohliaceae* (POINAR, WAGGONER & BAUER 1993) gedeutet. Andere Einschlüsse wurden als Pilzsporen, ähnlich denen rezenter Sippen der *Moniliales*, angesprochen. Schließlich sind „keimende Sporen oder Pollen“, „Meiosporen“ und ein „Oogonium“ von Algen oder Pilzen dargestellt.

Die organismischen Einschlüssen werden als Bestandteile einer Lebensgemeinschaft angesehen, die möglicherweise in astgabelartigen, feuchten Vertiefungen der harzliefernden Pflanze existiert hat. Die bisher bekannte Vielfalt der Einschlüsse ist den Arbeiten von POINAR (1992), POINAR & WAGGONER (1992), POINAR, WAGGONER & BAUER (1993), BAUER (1993) und POINAR & POINAR (1994) zu entnehmen. Eine neue Arbeit von SCHÖNBORN et al. (1998) ergänzt insbesondere die Protozoenfunde.

Es war zu erwarten, daß die weitere mikroskopische Untersuchung der über 2000 Bernsteinproben von U.-Ch. Bauer zu neuen Erkenntnissen über diese triassische Lebensgemeinschaft führen wird. Ein großer Teil des Materials wurde der Arbeitsgruppe von W. SCHÖNBORN (Friedrich-Schiller-Universität, Institut für Ökologie) zur Untersuchung übergeben, davon wurden in den Jahren 1997 und 1998 ca. 50 Proben intensiv bearbeitet. Einige weitere Aufsammlungen, die nach Voruntersuchungen z.T. fädige Strukturen enthalten, wurden von U.-Ch. Bauer an H. Dörfelt übergeben. Neben Protozoen, Algen, Bakterien konnten jetzt auch einige Moosreste und noch unbeschriebene Pilz-Inkluden nachgewiesen werden.

2. Untersuchungsmethodik

In der Literatur sind über die Untersuchungsmethodik von Mikro-Inkluden in Bernstein nur sehr wenige Angaben zu finden (vgl. PIONAR, WAGGONER & BAUER 1993). Wir suchten deshalb nach eigenen Wegen. In den vom Sammler benutzten, mit Glas abgedeckten Kammern können die Proben mikroskopisch nicht detailliert bearbeitet werden. Der Arbeitsabstand ist für stärkere Vergrößerungen zu groß, die relativ dicken Abdeckgläser ergeben zusätzliche Unschärfen. Wir entfernen aus diesem Grunde die Proben aus den Kammern und bearbeiten sie auf Objektträgern. Die unterschiedliche Dicke des Materials von wenigen Mikrometern bis zu mehreren Millimetern erschweren die mikroskopische Betrachtung. Dünnschliffe kommen für die orientierenden Untersuchungen zunächst nicht in Frage, da die Fülle der Proben – die meisten im Größenbereich von weniger als 1 mm³ – bewältigt werden muß. Außerdem sind viele Inkluden, insbesondere die Pilzhyphen, nur in dreidimensionaler Betrachtung zu verfolgen, so daß durch Anschleifen eine wesentliche Dimension für die Orientierung verloren ginge. Der Versuch mit Dünnschnitten im eingebetteten Material scheiterte an der extremen Sprödigkeit des Schlierseerits. In manchen Fällen hat sich das Zersplittern der Proben bewährt. Es bringt den Vorteil, daß alle Einschlüsse erhalten bleiben, in ihrer räumlichen Lage verfolgt werden können und daß dennoch höhere Vergrößerungen möglich sind.

Die Arbeitsproben werden zuerst in Wasser untersucht, fotografisch festgehalten und nach Lufttrocknung mit einer chemisch neutralen Mischung von Paraffinöl mit Alkylaromaten bedeckt, deren Dichte sich nur wenig von der des Schlierseerit unterscheidet. Bevorzugt wird mit Öl der Dichte 1,525 gearbeitet. Die nächsten 30 bis 60 Minuten nach der Ölzugabe sind für die Beobachtung besonders wichtig. Bestimmte Strukturen treten stärker hervor und lassen sich besser interpretieren. Das Öl dringt langsam in den Bernstein ein. Vor allem in manchen Pilzhyphen, deren Inneres im Rohmaterial abschnittsweise einen anderen Brechungsindex aufweist als der

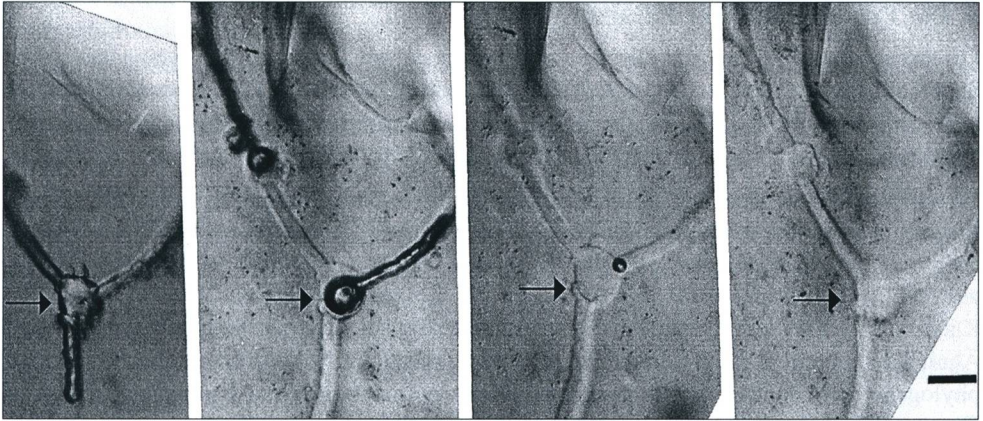


Abb. 1: Lösungsvorgang durch Zugabe eines Ölgemisches in einer nahe der Oberfläche liegenden Pilzhyphe; links in Wasser, Mitte links bis rechts nach Trocknung und Zugabe des Gemisches; der Pfeil zeigt auf die identische Hyphenverzweigung, Aufnahmen nach ca. 15, 30 und 45 Minuten (vgl. Untersuchungsmethodik), Maßstab: 10 μ m.

umgebende Bernstein, geht mit dem Eindringen ein Lösungsprozeß vonstatten. Der Brechungsindex des Hypheninhaltes ändert sich und gleicht sich dem des Bernsteines an. Dadurch werden kurzzeitig die Verhältnisse im Inneren der Hyphen und die Umrisse in Überschneidungsbereichen mancher Strukturen deutlicher (s. Abb. 1). Diese Methode hat den Nachteil, daß der Bernstein angegriffen wird. Aus dem Präparat löst sich Bernsteinsäure heraus, die bald federförmig oder plattig auskristallisiert.

Die Dauerpräparation der Belegorganismen erfolgt durch Einbettung der Splitter in Phytohistol der Firma Roth auf Objektträgern mit Deckgläschen, wobei die Strukturen wie bei der Untersuchung im Wasser zu sehen sind. Die beschriebene Änderung der Strukturierung durch Ölzugabe erfolgt nicht.

Zur Aufbewahrung von Typusbelegexemplaren wurden mit CO_2 -Laser in normale Objektträger Kammern unterschiedlicher Größe geschnitten. Die Belegexemplare werden ohne Einbettungsmittel in eine ihrer Größe entsprechenden Kammer gelegt, mit einem Deckglas abgedeckt und die Deckgläseränder mit Phytohistol versiegelt. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Bernsteinbröckchen festliegen und somit die Typen direkt auf dem Deckglas gekennzeichnet werden können. Der Arbeitsabstand ist gering, so daß auch mit höheren Vergrößerungen mikroskopiert werden kann. Die Objekte können ggf. zu einem späteren Zeitpunkt problemlos entnommen und mit anderen Methoden weiter bearbeitet werden.

Die mikroskopischen Untersuchungen und die fotografische Dokumentation erfolgen an einem Zeiss-Mikroskop „Axioplan“ mit der Mikroskopkamera MC 100 der Firma Carl Zeiss auf 100 ASA Farbnegativfilmen. Als vorteilhaft hat sich die Anwendung von Differential-Interferenzkontrast erwiesen. Eine große Interpretationshilfe ist auch das neu entwickelte Raumbildmikroskop „Axiolab“ der Carl Zeiss GmbH (Jena). Die räumliche Darstellung ist bei diesem Gerät im normalen Durchlicht- Hellfeld bis zu 1000facher Vergrößerung ohne Auflösungsbeschränkung möglich.

3. Die Problematik der Palaeomykologie

Der Palaeomykologie wird ganz allgemein eine untergeordnete Bedeutung für die phylogenetische Systematik zugemessen. In einer bewertenden Abhandlung über fossile Pilze kommt z.B. KREISEL (1983, p. 22) zu dem Schluß, daß die Studien „kaum prinzipiell Neues“ ergeben haben, da Vertreter ausgestorbener Gruppen mit einer einzigen Ausnahme nicht bekannt geworden seien.

Wir sind jedoch der Meinung, daß eine kritische Sichtung der Literatur über fossile Pilze einige Rückschlüsse auf die Phylogenie der Pilze erlaubt, nicht zuletzt, weil in den letzten Jahrzehnten auch zahlreiche neue Arbeiten zur Palaeomykologie verfaßt worden sind. Viele als Pilze gedeutete Fossilien erwiesen sich als Fehldeutungen, z.T. sogar als anorganische Bildungen (vgl. z.B. KIRCHHEIMER 1941). Ein Großteil der Bestimmungen fossiler phytoparasitischer Pilze beruht auf Ähnlichkeiten mit rezenten Befallsbildern ohne mikroskopische Untermauerung. Sie sind für phylogenetische Aussagen nicht brauchbar. Die zusammenfassende kritische Darstellung von TIFFNEY & BAARGHORN (1974) läßt erkennen, daß sich allein durch das Weglassen zweifelhafter Deutungen phylogenetische Linien abzeichnen. Es lassen sich bei weitem nicht alle fossilen Pilze den rezenten systematischen Gruppen zuordnen, am wenigsten die aus dem Palaeozoicum und der Trias. Dementgegen sind die meisten pilzlichen Tertiär- und Quartär-Fossilien, die weit über 50 % der fossilen Pilzfunde ausmachen, verständlicherweise den rezenten Formen ähnlicher. So gehört z.B. *Coprinites dominicana* (POINAR & SINGER 1990) zu den *Agaricales*, die zahlreichen Porlingsfunde aus der tertiären Braunkohle, aber auch der älteste Porlingsfund aus dem Jura (SINGER & ARCHANGELSKY 1958) sind den *Poriales* s.l. zuzuordnen. Gleiches gilt für die sehr vielfältigen mikroskopischen Pilze des baltischen Bernsteines und für eine große Zahl parasitischer Pilze, die im Zusammenhang mit fossilen Pflanzen in der tertiären Braunkohle gefunden wurden. Hiervon geben die vollständigen, z.T. bewertenden Übersichten von MESCHINELLI (1892, 1902), PIA (1927), TIFFNEY & BARGHOORN (1974), PIROZINSKY (1976), KREISEL (1983) oder POINAR (1992) ein eindrucksvolles Bild.

Die von KREISEL (l.c.) erwähnte Ausnahme ist der als *Palaeosclerotium pusillum* von ROTHWELL (1972) beschriebene Pilz aus dem Karbon, der von DENNIS (1976) und SINGER (1977) palaeontologisch interpretiert wurde und von den meisten Autoren der Sekundärliteratur als Bindeglied zwischen Asco- und Basidiomyceten angesehen wird. Von großer Bedeutung für Rückschlüsse auf die Phylogenie der Pilze sind aber weitaus mehr Funde aus dem Palaeozoicum, z.B. die sieben devonischen *Palaeomyces*-Arten und die mehr als zehn nicht benannten Pilzproben aus dem Sandstein von Rhynie (KIDSTON & LANG 1921), die carbonischen *Archagaricon*-Arten (HANCOOK & ATTHEY 1869), das Schnallenmycel *Palaeancistrus martinii* aus dem Karbon (DENNIS 1970) sowie die ebenfalls carbonischen in den Wurzeln von Pteridophyten z.B. von *Amyelon radicans* (*Cordaitae*) nachgewiesenen Hyphen von endophytischen Pilzen (vgl. z.B. OSBORN 1909, HALKET 1930). In Verbindung mit dem von uns neu gefundenen Pilz *Palaeodikaryomyces baueri* aus dem Schlierseerit ergeben sich die in Abschnitt 4.2. dargelegten, hypothetischen Gesichtspunkte zur Phylogenie der Eumycota, die weiter verfolgt werden sollen.

4. Die pilzlichen Inkluden im Schlierseerit

4.1. *Palaeodikaryomyces*

Besonders häufig konnten im Schlierseerit Hyphen-Einschlüsse studiert werden, die bisher in der palaeomykologischen Literatur nicht dargestellt worden sind. Ein Hyphentyp ist in so reichem Maße in vielen verschiedenen Stadien vorhanden, daß es möglich ist, diesen Pilz als eine

ausgestorbenene Sippe zu definieren, die zwischen rezenten *Zygomycetes* und den *Dikaryomycotina* vermittelt (zur Subdivisio *Dikaryomycotina* der Divisio *Eumycota* vgl. DÖRFELT 1998, ined.). Diese Gruppe umfaßt *Asco-* und *Basidiomycetes*, die gemeinsam mit den *Zygomycetes* (incl. *Trichomycetes*) in ihrer Gesamtheit als monophyletische Einheit primär unbegeißelter Pilze (*Eumycota* s.str.) angesehen werden können. Die Hyphen bilden große schlingen- bzw. schnallenartige Strukturen, die wir als die ursprüngliche Form eines dikaryotischen Mycels betrachten. Aufgrund dieses Merkmals wurde der Name *Palaeodikaryomyces* als Gattungsbezeichnung gewählt, zu Ehren des Finders, U.-Ch. Bauer, nennen wir die Art *Palaeodikaryomyces baueri*.

***Palaeodikaryomyces* Dörfelt gen. nov.**

Descriptio: Fungi fossiles, compositi ad hyphas, vesiculos et amplexum, similis *Palaeomyces*, autem cum amplexibus.

Typus species generis: *Palaeodikaryomyces baueri*

***Palaeodikaryomyces baueri* Dörfelt spec. nov.**

Descriptio: Fungus fossilis, hyphae circiter 3,5–4,5 µm diameter, cum vesiculis usque 18 µm diameter, non saeptae, apiculi obtusi; ad connectiones cum amplexibus; ad amplexum cum saeptis et cum cystis, similis oogonis.

Locus typi: Germania, Prov. Bavaria; in succinum (Schlierseerit, Trias); leg.: U.-Ch. Bauer.

Holotypus: Sammlung Bauer, Schönborn, Schäfer; Nr. B/S-2.

Paratypus: Sammlung Bauer, Schönborn, Schäfer; Nr. B/S-3.

Paratypus: JE (Herb. Univ. Jenensis), sine numerus.

Als Typen des Pilzes wurden Einschlüsse gewählt, die Hyphen mit vesiculären Auswüchsen, Hyphenverschmelzungen, Schlingen und Cysten aufweisen. Der Holotypus und ein Paratypus sind, wie oben beschrieben, in luftgefüllten Kammern fixiert, ein zweiter Paratypus ist in Phytohistol eingebettet im Herbarium Haussknecht (JE) hinterlegt.

Die sich wiederholenden Strukturen von *Palaeodikaryomyces baueri* sind folgende:

1. Die Hyphen sind primär coenocytisch oder unregelmäßig septiert,
2. Die Hyphen sind apical meist stumpf conisch zugespitzt, selten abgerundet,
3. An vielen Hyphen entstehen an vesiculäre Anschwellungen Kurzhyphen, welche die Trägerhyphen umschlingen, dabei kommt es zur (unvollkommenen?) Septenbildung,
4. Die umschlingenden Hyphen verschmelzen mit der Trägerhyphen,
5. An den „Schlingen“ können Cysten gebildet werden, oder es wachsen Seitenhyphen aus,
6. Die Cysten besitzen einen sich auflösenden Inhalt, in dem andere Substanzen eingelagert sind (s.o.), mitunter werden die Cysten nahezu oval bis globos, sie sind dann wahrscheinlich mit dem von POINAR, WAGGONER & BAUER (1993, Fig. L) dargestellten „fungal or algal vesicle or oogonium“ identisch. Es kann aber noch nicht mit absoluter Sicherheit davon ausgegangen werden, daß diese Strukturen zu unserer neuen Art gehören,
7. Vereinzelt ist eine deutliche Sprosszellenbildung an den Hyphen zu sehen. Die aussprossenden Teile erreichen die Dicke der Hyphen.

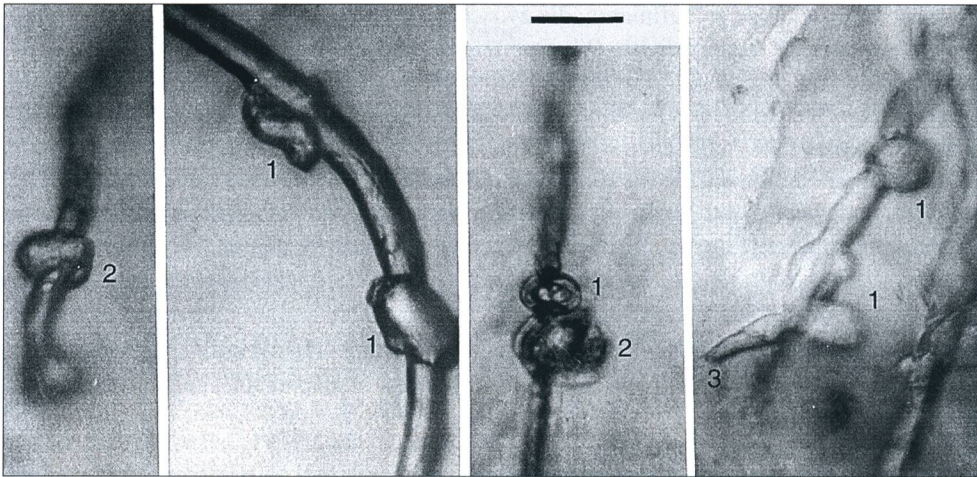


Abb. 2: *Palaeodikaryomyces baueri* - die charakteristischen Hyphenschlingen und daraus hervorgehenden Cysten; 1 - Vesiculae und beginnende Schleifenbildung, 2 - ausgebildete Schleifen, 3 - stumpf zugespitztes Hyphenende; Maßstab: 10 µm.

4.2. Funktionelle Deutung der Strukturen und phylogenetische Zusammenhänge

Die aus dem Devon und Carbon beschriebenen *Palaeomyces*- und *Archagaricon*-Arten (vgl. KIDSTON & LANG 1921; HANCOOK & ATHEY (1896) werden mitunter als Oomyceten betrachtet, da die coenocytischen Hyphen mit den Vesiculae an rezente *Peronosporales* erinnern. Andere Autoren verweisen auf die Ähnlichkeit mit den *Endogonales* der Klasse *Zygomycetes*. Ganz ähnliche Formen sind z. T. auch als Algen beschrieben worden, z.B. stellt SMITH (1896) einige coenocytisch-vesiculäre Fossilien zu den „Convervoidae“, insbesondere erinnert seine Art *Sphairanema miskensis* an die *Palaeomyces*- bzw. *Archagaricon*- Arten, insbesondere *A. bulbosum*. Die von WILLIAMSON (1879, 1880, 1883) beschriebenen *Sporocarpion*- Sippen stehen u.E. ebenfalls in Beziehung zu den *Palaeomyces*-Arten. Es zeichnet sich ab, daß diese vesiculär-coenocytischen Pilze eine ausgestorbene Gruppe darstellen. Wir bezeichnen sie provisorisch als Klasse ***Palaeomycetes***. Diese Pilze lebten saprophytisch oder symbiontisch (im Sinne von DE BARY 1879). Ähnlichkeiten mit manchen rezenten *Zygomycetes* (*Endogonales* oder *Basidiobolus*) sind unverkennbar. Die neu beschriebene Gattung *Palaeodikaryomyces* aus dem Schlierseerit weist in einigen Merkmalen noch Beziehungen zu diesen *Palaeomycetes* auf: die Hyphen sind über weite Strecken septenlos und es kommt zur Anlage vesiculärer Strukturen. Neu ist die Schlingenbildung aus den Vesiculae, die wahrscheinlich nach einer somatogamen Hyphenverschmelzung entstehen. Diesen und ähnliche Pilze fassen wir als Ausgangsformen der Dikaryomycetidae auf.

In dieses Schema der phylogenetischen Entwicklung passen sich die interessanten fossilen Pilzfunde durchaus gut ein, und es ergibt sich die folgende Hypothese, die wir in einer späteren Zusammenstellung ausführlich diskutieren wollen und die selbstverständlich weiterer Untermauerung bedarf. Von den weit über 1000 Funden fossiler Pilze und den mehr als 1000 Abhandlungen zur Problematik der Palaeomykologie zitieren wir nur einige uns besonders wichtig erscheinende Arbeiten.

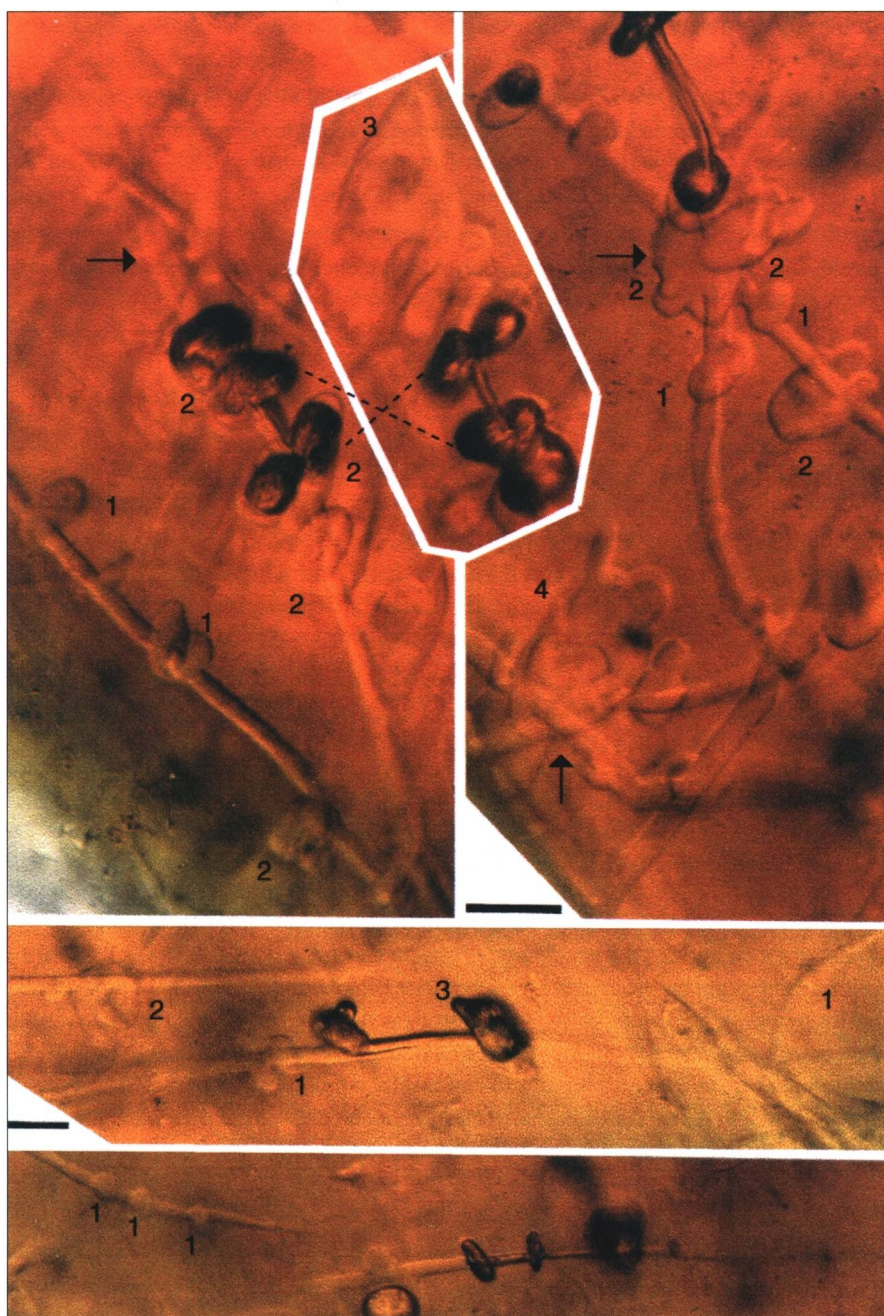


Abb. 3: *Palaeodikaryomyces baueri* - Somatogamie(?), Bildung von Hyphenschlingen und Cysten; 1 - Vesiculae und beginnende Schleifenbildung; 2 - ausgebildete Schleifen; 3 - Cystenbildung; die Pfeile weisen auf somatogame Hyphenverschmelzungen; die eingeblendete Figur (oben Mitte) zeigt die rechte Hyphe noch einmal (umgedreht und in anderer Schärfeebene); Maßstab je 20 µm (Mitte für die oberen 3, links unten für die unteren zwei Fotos).

Präkambrium/Cambrium: ausschließlich Hefen oder dimorphe Pilze im Wasser (PFLUG 1978 u.a.);

Silur (incl. Ordovician)/Devon: neben Hefen und dimorphen Pilzen höchste Entfaltung der coenocytisch-vesiculären *Palaeomycetes* [Entwicklungszyklus haplontisch mit zygotischem Kernphasenwechsel?] (HANCOCK & ATTHEY 1869; WILLIAMSON 1879, 1880, 1883; SMITH 1896; KIDSTON & LANG 1921; TAYLOR et. al. 1995 u.a.);

Karbon: Weiterentwicklung der *Palaeomyceten* zu den *Dikaryomyceten* [Entwicklungszyklus haplo-dikaryontisch], Verdrängung der haplontischen Sippen, die sich zu den rezenten *Zygomycetes* und zu haplontischen (sekundär haplo-diplontischen) Hefen entwickeln (OSBORN 1909, DAVIS & LEISMAN 1962, BATRA, SEGAL & BAXTER 1964, ROTHWELL 1972 u.a.);

- erste *Palaeomyceten*-Fruchtkörper mit Meiosporocysten (DENNIS 1976 u.a.);
- Entwicklung regulärer Schnallen- bzw. Hakenmycelien (DENNIS 1970 u.a.);

Perm/Trias: Differenzierung der *Dikaryomyceten* in Asco- und Basidiomyceten, Weiterentwicklung der haplontischen *Palaeomyceten* zu den *Zygomycetes* (pilzfossilienarme Zeit, vgl. PIROZINSKY 1976; *Palaeodikaryomyces baueri*);

Jura: erste Großpilze der Basidiomycetes (Crustothecien) (Fruchtkörper ohne Primordialstadium), weitere Entfaltung der Asco- und *Basidiomycetes*, Rückgang der Vielfalt der *Palaeomycetes* (SINGER & ARCHANGELSKY 1958 u.a.);

Kreide/Tertiär: weitere Entfaltung der Asco- und Basidiomycetes, Entstehung primordial wachsender Fruchtkörper, Herausbildung der rezenten Pilzklassen (POINAR & SINGER 1990, mehrere hundert Arbeiten zu fossilen Pilzen des Tertiär).

Diese Hypothese ist als Diskussionsbeitrag zu verstehen. Pilze, die sich von begeißelten Einzelern ableiten („*Mastigomycotina*“ = *Chytridiomycota*, *Hyphochytridiomycota* sowie die *Labyrinthulomycetes* und *Oomycetes* der *Heterokontophyta*) sind nicht berücksichtigt, da es sich u.E. um separate Abstammungsgemeinschaften handelt. Auch bei Autoren, die unsere Ansicht hierzu nicht teilen, wird die isolierte Stellung der *Eumycota* s.l. deutlich (vgl. z.B. MAGULIS 1970). Wir sehen somit sproßende Einzeller als die ursprünglichen Formen der *Eumycota* s.l. an, wobei die Fähigkeit zur Sprossung bis hin zu den Vorgängen der Blastoconidien- oder Basidiosporenbildung rezenter Sippen erhalten blieb. Es ist der ursprüngliche Teilungsmodus der primär nicht begeißelten, einzelligen Vertreter der *Eumycota* s.l. *Palaeodikaryomyces* stammt zwar aus der Trias, repräsentiert aber nach unserer Hypothese einen Pilz, bei dem wesentliche Merkmale der ursprünglichen, nicht in Asco- und *Basidiomycetes* gegliederten *Dikaryomycetidae*, die im Devon/Karbon ihren Höhepunkt erreicht haben dürften, erhalten blieben.

4.3. Weitere pilzliche Einschlüsse im Schlierseerit

Ob die folgenden Strukturen zu *Palaeodikaryomyces baueri* gehören ist ungewiß:

- sproßzellenähnliche ovale Zellen oder Hyphenkörper, die mit coenocytischen Hyphen keimen (möglicherweise auskeimende große Blastoconidien von *Palaeodikaryomyces baueri*);
- in Arthrosporen zerfallende Hyphen;
- kopfige Hyphenenden, die an Sporocysten mancher *Zygomyceten* erinnern.

Sehr wahrscheinlich nicht zu *Palaeodikaryomyces baueri* gehören folgende pilzliche Inkluden (vgl. hierzu SCHÖNBORN et al. 1998):

- verzweigte, capillitium-ähnliche, ornamentierte, sekundär sehr englumige Fäden, ähnlich rezenten Capillitiumteilen von Myxomyceten. Diese Hyphen bilden jedoch Sproßzellen, ihnen werden wir eine gesonderte Studie widmen;
- dunkelwandige, verzweigte, an Skeletthyphen erinnernde Hyphenbruchstücke. Septen wurden nicht nachgewiesen. Möglicherweise stehen diese Hyphen zu den folgenden Sporentypen in genetischer Beziehung;
- dunkle, querseptierte und muricate Sporen (Conidien?), die an rezente „Phaeodictyae“ und der „Phaeophragmae“ erinnern (vgl. SCHÖNBORN et al. 1998: muricate Sporen; POINAR, WAGGONER & BAUER 1993, Fig. K: quergeteilte Sporen); beide Typen wurden neuerdings mehrfach nachgewiesen.

4.4. Ökologische Aspekte

Die Fülle von Bakterien, Pilzen, Protozoen, und einzelligen Algen des Schlierseerits deuten auf eine fossile Biocoenose in einem sehr feuchten, wahrscheinlich anmoorigen, rohhumusreichen Biotop hin. In den bisher untersuchten Proben wurde ein einziger Vertreter der *Embryophyta* gefunden. Es handelt sich um eine einschichtige zelluläre Struktur mit warzigen Zellwänden, in deren Inneren kugelige, als Ölkörper gedeutete Strukturen erhalten sind. Nach Mitteilung von R. Grolle, der diesen Organismus bearbeitet, handelt es sich um ein Lebermoos, das den rezenten *Metzgeriales* nahe steht. Die als Algen aus dem Verwandtschaftskreis der *Chaetophorales* gedeuteten Fäden (POINAR, WAGGONER, BAUER 1994) wurden zunächst als Organismen pilzlichen Ursprunges angesehen (POINAR 1992), ihre Zugehörigkeit ist noch unklar. Die erst jetzt entdeckten Sproßzellen (s.o.: capillitium-ähnliche Hyphen) deutet aber auf eine pilzliche Natur des Organismus. Wahrscheinlich gehören die von POINAR, WAGGONER & BAUER (l.c.) abgebildeten Fäden mit englumigem Kanal (Fig. G) ebenfalls hierher. Neben einzelligen Algen (SCHÖNBORN et al. 1998) wurde eine fädige Alge der *Conjugatophyceae* gefunden, die in der Literatur noch nicht dokumentiert ist. Auf alle Fälle überwiegen aber die Arten heterotropher Mikroben: Protozoen, Pilze und Bakterien. Ein reichliches Angebot an organischen Resten pflanzlichen Ursprunges steht außer Zweifel. Die Dichte der Protozoen (SCHÖNBORN et al. 1998) deutet auf ein reichliches Angebot an Nahrungspartikeln, wahrscheinlich einzelligen Bakterien, die wiederum relativ eutrophe Verhältnisse in oberflächlichem Bodenwasser vermuten lassen. Eine epiphytische Biocoenose, wie sie in verschiedenen Arbeiten von POINAR vermutet wird, scheint uns weniger wahrscheinlich als eine terrestrische.

Für unsere Betrachtung ist wichtig, daß es auch unter den ausgestorbenen Pilzen terrestrische Saprophyten gegeben hat, da in jüngster Zeit oft angenommen wird, daß ausschließlich parasitische oder symbiontische Formen am Anfang der Entfaltung der *Eumycota* standen.

Wir stimmen völlig mit der Meinung überein, daß die Synthese von genetisch verschiedenen Organismen Ausgangspunkt neuer Lebensformen und systematischer Differenzierung durch Coevolution sein kann. Dies wird durch die rezenten lichenisierten Pilze und die zahlreichen obligaten Formen der Mykotrophie ebenso deutlich, wie durch die ursprünglich endosymbiontischen Plastiden der Pflanzen oder die Mitochondrien aller *Eukaryota*. Hingegen sind wir nicht der Meinung, daß sich alle saprophytischen Pilze von Parasiten oder Symbionten ableiten. *Palaeodikaryomyces baueri* und die anderen saprophytischen Pilze im Schlierseerit beweisen, daß es wohl zu allen Zeiten Saprophyten unter den *Eumycota* gab. Die Spezialisierung zu fakultativ und obligat parasitischen oder symbiontischen Pilzen ist ein permanenter Vorgang in allen Zeit-

räumen bis zur Gegenwart, während eine Rückentwicklung zu saprophytischer Lebensweise wenigstens bei obligaten Parasiten oder Symbionten die Ausnahme bleibt.

Danksagung:

Unser besonderer Dank gilt Herrn U.-Ch. BAUER, der als Erster den Wert der Bernsteinbröckchen erkannte und nicht nur in mühevoller Kleinarbeit für die Sammlung und Sicherung der Bernsteinproben sorgte, sondern auch die darauf aufbauenden wissenschaftlichen Studien anregte und begleitete. Ohne seinen selbstlosen Einsatz wären all die neuen Einblicke in die Mikrowelt der Trias nicht möglich gewesen.

Weiterhin danken wir der Fa. CARL ZEISS GmbH (Jena) für die Leihgabe des Axiolab, dem Chemischen Labor CARL ZEISS (Oberkochen) für die Spezialöle und der Firma CARL ROTH GmbH (Karlsruhe) für das Spezial-Einbettungsmittel Phytohistol. Die Vertreter dieser Firmen unterstützten unsere Arbeiten auch durch ihre speziellen Hinweise zu den methodischen Möglichkeiten der mikroskopischen Studien. Dem Team des Technischen Institutes der Friedrich-Schiller-Universität danken wir für die Anfertigung der lasergefrästen Objektträgerkammern.

Literatur:

- BATRA, L. R., SEGAL, R. H., BAXTER, R. W. (1964): A new Middle Pennsylvanian fossil fungus. - Amer. Journ. Bot. **51**: 991-995.
- BARY, A. DE (1879): Die Erscheinungen der Symbiose. - Straßburg.
- BAUER, U.-Ch. (1993): Zeitlose Formen in Bernstein. - Spektrum der Wissenschaften **1993**: 24-25, 29.
- DAVIS, B. & G. A. LEISMAN (1962): Further observations on *Sporocarpion* and allied genera. - Bulletin of the Torrey Botanical Club. **89**: 97-109.
- DENNIS, R. L. (1970): A middle Pennsylvanian Basidiomycete mycelium with clamp connections. - Mycologia (USA) **62**: 1970 578-584.
- (1976): *Palaeosclerotium*, a Pennsylvanian age fungus combining features of modern *Ascomycetes* and *Basidiomycetes*. - Science **192**: 578-584.
- DÖRFELT, H. (ed.) (1998): Wörterbuch der Mycologie. [in Arbeit]. Fischer-Verlag Jena.
- HALKET, A. C. (1930): The rootlets of 'Amyelon radicans', Will.; their anatomy, their apices and their endophytic fungus. - Annals of Botany **44**: 865-905.
- HANCOCK, A. & T. ATHEY (1869): On some curious fossil fungi from the black shale of the Northumberland coal-field. - The Annals and Magazine of Natural History, 4. ser. **4**, No. 22. London.
- KIDSTON, R. & W. H. LANG (1921): On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part V. The *Thallophyta* occurring in the Peat Bed. - Tran. Roy Soc. Edinburgh **52**: 855-902, Plats 1-10.
- KIRCHHEIMER, F. (1941): Über Reste von Zunderschwämmen aus der Braunkohlezeit. - Zeitschr. Pilzk. NF **20**: 85-91, Tafeln 17-19.
- KREISEL, H. (1983): Fossile Pilze. In: Michael, E., Hennig, B., Kreisel, H.: Handbuch für Pilzfreunde, Bd. 5, (ed. 2) 21-25.
- MARGULIS, L. (1970): Origin of eucaryotic cells. - New Haven, London.
- MESCHINELLI, A. (1892): Fungi fossiles. In Saccardo, P. A.: Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol X. Supplementum universale, Pars II. Patavii, 741-808.
- (1902): Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum iconographia. - Vicetiae.
- OSBORN, T. G. B. (1909): The lateral roots of *Amyelon radicans*, Will., and their mycorrhiza [!]. - Annales of Botany (London) **23**: 601-611, Pl. XLVI-XLVII.
- PFLUG, H. D. (1978): Yeast-like microfossils detected in oldest sediments of the earth. - Naturwissenschaften **65**: 611-615.

- PIA, J. (1927): 1. Abteilung: Thallophyta. In: Hirmer, M., Handbuch der Paläobotanik. - München, Berlin, S. 31-146.
- PIROZYNSKI, K. A. (1976): Fossil fungi. - Annual Reviews Inc. **14**: (No. 3641) 237-246.
- POINAR, G. O. (jr.) (1992): Life in Amber. - Standfort, California 1992.
- POINAR, G. O. (jr.) & B. J. WAGGONER (1992): New microbe fossils in amber and their use in paleoecology and phylogeny. - PaleoBios **14**, Berkeley, Heft 6 (= 1992 California Paleontology Conference Abstracts), p. 6.
- POINAR, G. O. & R. POINAR (1994): The quest for life in amber. - Addison-Wesley Publishing Company (Helix books), Reading, Massachusetts; Menlo Park, California; New York and other.
- POINAR, G. O. (JR.) & R. SINGER (1990): Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republik. - Science **248**: 1099-1101.
- POINAR, O. P. (JR.), B. M. WAGGONER & U.-CH. BAUER (1994): Terrestrial soft-bodied protists and other microorganisms in triassic amber. - Science **259**: 222-224.
- ROTHWELL, G. W. (1972): *Palaeosclerotium pusillum* gen. et sp. nov., a fossil eumycete from the Pennsylvanian of Illinois. - Canadian Journal of Botany **50**: 2353-2356.
- SCHÖNBORN, W. et al. (1998): A fossilized microcenosis in triassic amber. - Journal of Eucaryotic Microbiology (in print).
- SINGER, R. & S. ARCHANGELSKY (1958): A petrified Basidiomycete from Patagonia. - Amer. Journ. Bot. **45** 194-198.
- SMITH, J. (1896): On the discovery of fossil microscopic plants in the fossil amber of the Ayrshire Coal-Field. - Transactions of the Geological Society of Glasgow. **10**: 318-321, plate 7.
- TAYLOR, T. N., W. REMY, H. HAAS, & H. KERP (1995): Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. - Mycologia **87**: 560-573.
- TIFFNEY, B. H. & E. S. BARGHOORN (1974): The fossil record of the fungi. - Occasional Papers Farlow Herbarium **7**: 1-42.
- VÁVRA, N. (1995): Fossile Harze aus dem alpinen Mesozoikum. In: GANZELEWSKI, M., SLOTTA, R. [eds.] (1996): Bernstein / Tränen der Götter. Bochum (585 S.), S. 351-356.
- WILLIAMSON, W. C. (1879): On the organization of fossil plants of the coal measures, part IX. - Philosophical Transactions of the Royal Society, London **169** part 2 (1878): 319-364, plates 19-25.
- (1880): On the organization of fossil plants of the coal measures, part X. - Philosophical Transactions of the Royal Society, London **171** part 2: 493-539, plates 14-21.
- (1883): On the organization of fossil plants of the coal measures, part XII. - Philosophical Transactions of the Royal Society, London **174** part 2: 459-475, plates 27-34.

Eingegangen am 2. Juli 1998



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. Freigegebiger 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: 1998

Band/Volume: [64_1998](#)

Autor(en)/Author(s): Dörfelt Heinrich, Schäfer U.

Artikel/Article: [Fossile Pilze in Bernstein der alpinen Trias 141-151](#)