

## Hydrophobie von Basidiosporen als Merkmal der Gasteromycetation

HEINRICH DÖRFELT & ERIKA RUSKE

**H. DÖRFELT & E. RUSKE (2010):** Hydrophobia of basidiospores as trait of gasteromycetation. Z. Mykol. 76/2: 153-170

**Key words:** gasteromycetation, gasterothecia, hymenothecia, hydrophobia, basidiospores, spore liberation, spore propagation, anemochory, ombro-anemochory

**Zusammenfassung:** Aufgrund morphologischer, anatomischer und molekularbiologischer Studien hat sich herausgestellt, dass die Vertreter der Agaricomycetidae (= Homobasidiomycetidae), die angio- oder cleistocarpe Fruchtkörper (Gasterothecien) bilden, nahezu alle von Verwandtschaftskreisen abgeleitet sind, bei denen gymno- oder hemiangiocarpe Fruchtkörper (Hymenothecien) dominieren. Der phylogenetische Prozess, der zur Entstehung der Sippen mit gastroiden Fruchtkörpern geführt hat, wird als Gasteromycetation bezeichnet. Er hat sich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Agaricomycetidae unabhängig voneinander vollzogen und in vielen Fällen zu morphologisch-anatomisch ähnlichen Fruchtkörpermerkmalen geführt. Zu diesen gehört die Hydrophobie der Sporen bei Gasterothecien mit anemochorer oder ombro-anemochorer Sporenverbreitung.

In der vorliegenden Arbeit wird eine Methode zur Quantifizierung der Hydrophobie von Sporen durch Messung der Randwinkel von Wassertropfen auf festgelegten Sporenteppichen vorgestellt. Außerdem wird die ökologische Bedeutung der Hydrophobie für die Sporenverbreitung angiocarper Basidiomata mit trockenem Sporenpulver diskutiert.

Im Ergebnis zeigt sich, dass die Hydrophobie der Sporen einer Auswahl von Hymenothecien deutlich geringer ist als die einer Auswahl von stäubenden Gasterothecien. Die secotioiden Basidiomata nehmen eine Zwischenstellung ein. Experimentell wird nachgewiesen, dass hydrophobe Sporen beim Durchqueren einer feinen Tröpfchenwolke selektiv an Tröpfchen mit einem Durchmesser von 50 bis 200 µm oftmals oberflächendeckend anhaften. Diese Fähigkeit wird als verbreitungsbiologischer Selektionsvorteil bewertet.

**Summary:** As a consequence of the morphological, anatomical and molecular studies, the taxa of the Agaricomycetidae (= Homobasidiomycetidae) with Gasterothecia (angiocarp or cleistocarp basidiomata) are related to taxa with Hymenothecia (gymnocarp or hemiangiocarp basidiomata). The phylogenetic process, which lead taxa with hymenothecia to taxa with gasterothecia is termed gasteromycetation. This process took place separately in different relationships of the Agaricomycetidae and, in some cases, resulted in similar morphological and anatomic traits of the fruit bodies. One of these characteristic traits is the hydrophobia of spores of the Gasterothecia with anemochoric or ombro-anemochoric propagation of dry spores.

---

**Anschrift der Autoren:** HD Dr. HEINRICH DÖRFELT, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Institut für Mikrobiologie, Mikrobielle Phytopathologie, Neugasse 23, D-07743 Jena; E-mail: Heinrich.Doerfelt@t-online.de; Dr. ERIKA RUSKE, Wilhelm-Stade-Str. 4, D-07749 Jena; E-mail: erika.ruske@t-online.de

In the present paper a new method is introduced to quantify the hydrophobia of spores by contact-angle (peripheral angles of drops) of water in fixed ground of spores. Moreover, the ecological importance of hydrophobia for the propagation of dry spores of angio- or cleistocarp basidiomata is discussed.

The results show, that hydrophobia of spores of some hymenothecia is clearly lower than the hydrophobia in gasterothecia with dry spore dust, while the secotioid basidiomata are somewhere in between. It has been proved experimentally, that hydrophobic spores, crossing a nebulous cloud, are selectively adherent in fine water droplets with a diameter of 50 to 200  $\mu\text{m}$  covering their surface often completely. This is interpreted as a selective advantage which gave rise to a more effective propagation mechanism.

## Einführung

Die Begriffe „Gasteromycetes“ und „Hymenomycetes“ werden seit FRIES (1821) als Namen systematischer Gruppen in verschiedener Umgrenzung geführt. Diese Gruppen können aber aus phylogenetischer Sicht nicht mehr als Taxa behandelt werden. Es sind Gruppen, die lediglich in den morphologischen Merkmalen der Cleisto- und Angiocarpie bzw. der Gymno- und Hemiangiocarpie übereinstimmen, die keine Stellung im phylogenetischen System der Basidiomycetes widerspiegeln.

Aus Gründen der Verständigung ist es jedoch notwendig, Begriffe für Fruchtkörpertypen zu verwenden, deren Merkmale früher für ihre Behandlung als Taxa ausschlaggebend waren. Wir bezeichnen alle cleisto- und angiocarpen Basidiomata als Gasterothecien (Sgl. Gasterothecium, Pl. auch Gasterothecia, vgl. DÖRFELT 1989, WAGENITZ 1996) und stellen sie den Hymenothecien (Sgl. Hymenothecium, Pl. auch Hymenothecia) mit gymno- oder hemiangiocarpen Basidiomata gegenüber. Bei letzterem Begriff beziehen wir uns auf PERSOON (1801), der die „Hymenothecii“ als Ordnung seiner Klasse „Gymnocarpi“ führt.

Molekularbiologische Untersuchungen haben in den vergangenen Jahrzehnten zweifelsfrei ergeben, dass die meisten Vertreter der Agaricomycetidae (= Homobasidiomycetidae) mit angio- oder cleistocarpen Basidiomata („Gasteromycetes“), von unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen abgeleitet sind, bei denen gymno- oder hemiangiocarpe Basidiomata dominieren („Hymenomycetes“), vgl. u.a. VELLINGA 2004, MATHENY et al. 2006). Der phylogenetische Prozess, der von Sippen mit Hymenothecien zu solchen mit Gasterothecien geführt hat, wird als Gasteromycetation bezeichnet (vgl. DÖRFELT 1989, DÖRFELT & JETSCHKE 2001, GUBE 2009, GUBE et al. 2009 in Vorbereitung), obgleich dieser Terminus auch für die Entstehung abweichender angiocarper Basidiomata bei Sippen mit normalerweise hymenothecialen Fruchtkörpern benutzt wurde (vgl. SINGER 1986). Solche Prozesse der spontanen Gasteromycetation sind von denen der phylogenetischen Gasteromycetation zu unterscheiden. Eine neue Übersicht verschiedener phylogenetischer Gasteromycetations-Linien innerhalb des Agaricaceae-Verwandtschaftskreises gibt GUBE (2009).

Die Gasteromycetation auf phylogenetischer Ebene führte einerseits von Hymenothecien zu meist hypogäischen Gasterothecien, deren Sporen in der Regel mit feuchten Autolyseprodukten zoochor verbreitet werden und andererseits zu stäubenden Gasterothecien mit anemochorer oder ombro-anemochorer Sporenverbreitung. Letzteres ist mit Herausbildung eines typischen Merkmalssyndroms verbunden, zu diesem gehören der Autolyseprozess im Bereich steriler Glebastrukturen, die bei Reife meist nahezu runden, oft ornamentierten, dunkel pig-

mentierten, dickwandigen hydrophoben Sporen und häufig auch die Ausbildung von Capillitien oder Paracapillitien.

Ein Merkmal dieses Syndroms ist Gegenstand unserer Studie: die Hydrophobie der Basidiosporen stäubender Gasterothecien. Sie wurde anhand einer Auswahl von Sippen verschiedener Verwandtschaftskreise (Tulostomataceae, Geastraceae, Lycoperdaceae) im Vergleich mit Sporen ausgewählter hymenothecialer Sippen der Agaricales und Polyporales untersucht. Vergleichsweise wurde auch eine Myxomyceten-Fruktifikation einbezogen.

## Material und Methoden

### 1. Theoretische Grundlagen

Zur Erklärung der theoretischen Grundlagen zur Hydrophobie wurde eine Literaturrecherche notwendig, um die physikalischen und biologischen Gegebenheiten in Zusammenhang zu bringen. Die konsultierte Literatur ist im Abschnitt „Ergebnisse“ zitiert und dem Literaturverzeichnis zu entnehmen.

### 2. Untersuchung der Hydrophobie fixierter Sporen

Objektträger werden mit handelsüblichem doppelseitigem Klebeband versehen, auf diesem wird das Sporenpulver aufgetragen, so dass eine festgelegte dichte Sporenschicht vorhanden ist, die wir als „Sporenteppich“ bezeichnen. Diese Schicht wird als Oberfläche eines Festkörpers betrachtet, deren chemische und physikalische Eigenschaften als Maß für die Benetzbarkeit der Sporenoberfläche dienen. Mittels Injektionsspritze werden Wassertropfen von ca. 2–3,5 mm Durchmesser auf die Sporenschicht gebracht und binnen 30–60 Sekunden unter vergleichbaren Bedingungen fotografisch dokumentiert. Die Fotos dienen der Bestimmung der Randwinkel der Wassertropfen, die als Maß der Hydrophobie bewertet werden (vgl. DORFMÜLLER et al. 1998). Zusätzlich wird versucht, die Fotos bezüglich der Adhäsion der Sporen an der Wasseroberfläche auszuwerten. Die untersuchten Organismen und deren Fundorte sind der Tabelle im Abschnitt 2.1 zu entnehmen. Bei der Auswahl der Objekte wurde versucht, möglichst taxonomisch verschiedene Gruppen zu berücksichtigen, die als typische Vertreter für Gruppen mit ähnlichen morphologisch-anatomischen Merkmalen betrachtet werden können.

### 3. Untersuchung zum Sporentransport an Wassertropfen

Für die Untersuchung der Effekte bei der Passage von Wassertropfen durch eine Sporenwolke wurden Objektträger ohne Beschichtung und mit hydrophober Beschichtung (Kunststoffklebeband, Randwinkel ca. 98°) zum Auffangen der Tropfen in einen 20 cm tiefen Glaszylinder gebracht. Über diesen wurde eine feine Sporenwolke von *Geastrum pectinatum* Pers. erzeugt (ähnlich wie in Abb. 13, 14 dargestellt) und aus einer Höhe von ca. 30 cm mit nebelähnlichen Tropfen aus destilliertem Wasser von der Düse einer Handspritze (Einhell Royal, DS 1,5/1) übersprüht. Die auf den Objektträgern aufschwebenden Tropfen wurden an einem Jena-val-Mikroskop im Auflicht mit Planachromat-Objektiven (12,5 und 25 x) untersucht.

### 4. Fotos

Die Fotos der Wassertropfen auf den Sporenteppichen wurden mit einer Canon EOS 350 D und einem 29 mm Pentacon-Retroobjektiv mit Adapter und Zwischenringen (Abbildungs-

maßstab ca. 3,7:1) zwischen März und August 2009 angefertigt. Die Messung des Randwinkels und der Tropfendurchmesser erfolgte mit dem Bildverarbeitungsprogramm „Image Tool Version 2“ vom „Departement of Dental Diagnostic Science“ der Universität des „Texas Health Science Center“, San Antonio, Texas.

Die Aufnahmen zu den Experimenten der Anhaftung der Sporen an Wassertröpfchen beim Passieren der Sporenwolke erfolgten im Auflicht an einem Jenaval-Mikroskop mit der Livebild-Funktion einer Canon EOS 450 D. Die Naturaufnahmen wurden ebenfalls mit Canon-Kameras (EOS 300 D, 350 D oder 450 D) und Normalobjektiven (Canon Zoom Lens EF-S 18-55 mm) und einem externen Blitzgerät Canon Speedlite 220EX angefertigt.

Die Abb. 4-9 und 12 sind ohne Bearbeitung reproduziert. In den Abb. 13 und 14 wurde der Farbton des Hintergrundes mittels des Programms Photoshop-Elements vereinheitlicht. In Abb. 15 wurden 11 Bilder in verschiedener Schärfenebene mittels des Programms CombineZ-m zusammengesetzt. Das Objekt wurde ausgeschnitten und vor einen neutralen Hintergrund gestellt.

## Ergebnisse

### 1. Ergebnisse der Recherchen zu den theoretischen Grundlagen zur Hydrophobie der Sporenoberfläche

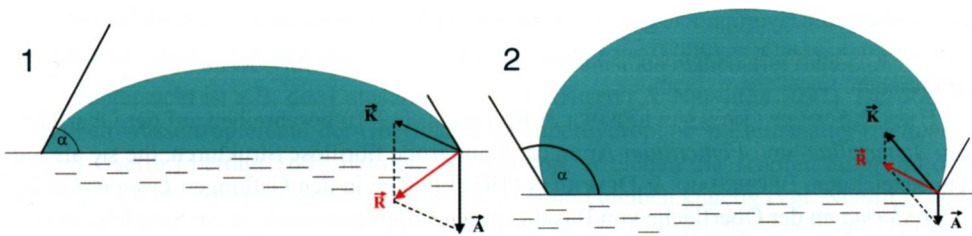
#### 1.1. Benetzbarkeit von Oberflächen im Allgemeinen

Die Benetzbarkeit der Oberfläche eines Festkörpers ist von dessen chemischer Zusammensetzung und von seiner physikalischen Struktur abhängig. Als Maß für die Benetzbarkeit dient der Randwinkel aufgetragener Wassertröpfchen (Abb. 1, 2). Die Form dieser Tröpfchen wird durch die Oberflächenspannung (Grenzflächenspannung zwischen Flüssigkeit und Luft) bestimmt. Ursache für die Oberflächenspannung sind die Wechselwirkungskräfte von Wassermolekülen an der Grenzfläche Wasser/Luft. Die Wassermoleküle an der Oberfläche sind nicht wie im Tropfeninneren allseitig von gleichartigen Molekülen umgeben. Es entsteht eine ins Tropfeninnere wirkende Kohäsionskraft (Anziehungskraft zwischen gleichartigen Molekülen), die zur Krümmung der Oberfläche führt. Die Adhäsionskraft zwischen Wassermolekülen und Luftmolekülen wird dabei wegen ihrer Geringfügigkeit vernachlässigt.

Bei hoher Oberflächenspannung sind die Tropfen nahezu kugelförmig. Liegt der Tropfen auf einer Festkörperoberfläche, bestimmen zusätzliche Adhäsionskräfte, das sind die Anziehungskräfte zwischen Wassermolekülen und Molekülen der Festkörperoberfläche sowie zwischen Festkörpermolekülen und Luftmolekülen die Form des Tropfens. Die Kohäsionskräfte  $\vec{K}$  wirken ins Innere des Wassertropfens, die Adhäsionskräfte  $\vec{A}$  sind ins Innere des Festkörpers gerichtet. Daraus resultiert eine Summenkraft  $\vec{R}$ . Aus dem Verhältnis der Größen von Kohäsions- und Adhäsionskräften können folgende Fälle unterschieden werden:

1.  $\vec{A}$  überwiegt,  $\vec{R}$  wirkt in den Festkörper: der Wassertropfen breitet sich auf der Oberfläche aus (= gute Benetzung der Oberfläche), s. Abb. 1,
2.  $\vec{K}$  überwiegt,  $\vec{R}$  wirkt in die Flüssigkeit – der Wassertropfen zieht sich zusammen (= schlechte Benetzung der Oberfläche), s. Abb. 2.

Ein quantitatives Maß für die Benetzbarkeit ist der Rand- oder Kontaktwinkel  $\alpha$  zwischen Flüssigkeitstropfen und Festkörperoberfläche. Er wird zwischen der Festkörperoberfläche und der Tangente der Flüssigkeitsoberfläche an der Stelle, wo sie die Festkörperoberfläche berührt, gemessen. Je besser die Benetzbarkeit, umso kleiner ist der Randwinkel.



**Abb. 1-2:** 1: Randwinkel eines Wassertropfchens auf einer hydrophilen Festkörperoberfläche;  $\alpha < 90^\circ$ , gute Benetzung der Oberfläche. – 2: Randwinkel eines Wassertropfchens auf einer hydrophoben Festkörperoberfläche;  $\alpha > 90^\circ$ , schlechte Benetzung der Oberfläche. Zeichnungen: E. Ruske.

Der Randwinkel  $\alpha$  kann je nach den Verhältnissen der Kohäsions- und Adhäsionskräfte Werte zwischen 0 und  $180^\circ$  annehmen. Ist  $\alpha < 90^\circ$ , bezeichnet man die Festkörperoberfläche als hydrophil (Abb. 1), bei  $\alpha > 90^\circ$  als hydrophob (Abb. 2). Bei Winkel von  $> 140^\circ$ , werden die Oberflächen als superhydrophob bezeichnet (Abb. 4, 5).

Ausschlaggebend für den Randwinkel sind die chemische Zusammensetzung und die physische Oberflächenstruktur der Festkörper. Allgemein gilt, dass Randwinkel größer als  $120^\circ$  nicht mehr allein durch die Chemie der Oberfläche entstehen (MAHADEVAN 2001, CERMANN 2007). Für die Ausbildung größerer Randwinkel ist zusätzlich eine strukturierte Oberfläche erforderlich.

## 1.2. Zur Chemie der Sporenoberfläche

FISHER et al. (1972) fanden Oberflächenlipide auf den Konidien von *Alternaria tenuis* Nees [= *A. alternata* (Fr.) Keissler], *Botrytis fabae* Sardinia und *Neurospora crassa* Shafer & Dodge und auf Mitosporen von *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Lind. Zum ersten Mal berichten SCHUREN & WESSELS (1990) über den Nachweis eines hydrophoben Proteins bei Hyphen von *Schizophyllum commune* Fr., das sie als Hydrophobin bezeichnen. Später erwies sich, dass es sich um eine Stoffgruppe verschiedener Hydrophobine handelt, die wesentliche Bestandteile der rodlet-Strukturen nicht nur an den Lufthyphen von *Schizophyllum commune*, sondern auch auf der Oberfläche vieler anderer Hyphen und Sporen sind (WÖSTEN et al. 1993, WESSELS 1997). Eine ausführliche Darstellung der Eigenschaften verschiedener Strukturen der Hydrophobine gibt WESSELS (1997).

Über die chemische Beschaffenheit der Oberfläche der Sporen von Gasterothecien sind uns keine Untersuchungen bekannt. Es ist jedoch zu vermuten, dass ihre starke Hydrophobie ebenfalls durch Oberflächenlipide, Hydrophobine und ähnliche Stoffe hervorgerufen wird.

## 1.3. Zum Einfluss der morphologischen Struktur der Oberflächen

Neben der chemischen Struktur hat die Morphologie einer Festkörperoberfläche auf die Benetzbarkeit einen Einfluss. Rauigkeit einer Oberfläche verstärkt sowohl die Hydrophobie als auch die Hydrophilie, die aufgrund der chemischen Zusammensetzung vorhanden ist (WENZEL 1936, CASSIE & BAXTER 1944). Im Falle der Sporen der Gasterothecien bildet der Sporentepich selbst eine raue Oberfläche. Zusammen mit den meist vorhandenen Sporenornamenten der Einzelsporen in Form von Stacheln, Graten oder Warzen liegen doppelt strukturierte Oberflächen

vor, wodurch die Hydrophobie gegenüber einer einfachen Strukturierung noch erhöht sein kann. Das wird u. a. von OLES (2003) zur Erzeugung von technischen selbstreinigenden Oberflächen beschrieben.

HESS & STOCKS (1969) und FISHER & RICHMOND (1970) beschreiben auf der Oberfläche von *Aspergillus*- und *Penicillium*-Arten ca. 5 nm große fibrillöse Strukturen, die sie als rodlets bezeichnen. BRONCHART & DEMOULIN (1971) fanden in den Gattungen *Lycoperdon* und *Scleroderma* an der Oberfläche von Basidiosporen Capillitien sowie in der Subgleba eine ultrastrukturelle fibrillenartige Textur, die den rodlets auf den Konidien von *Aspergillus* und *Penicillium* spp. gleicht. Sie nehmen an, dass diese Struktur für die schlechte Benetzbarkeit der Sporen verantwortlich ist und einen Schutz gegen Austrocknung darstellt. Dies ist jedoch bezüglich der morphologischen Beschaffenheit zu bezweifeln, denn bereits BUSSCHER et al. (1984) stellten fest, dass die für die Hydrophobie wichtigen Randwinkel erst durch Strukturgrößen von über 100 nm beeinflusst werden.

#### 1.4. Ansammlung von hydrophoben Partikeln auf der Oberfläche von Wassertropfen

Theoretisch wurde das Eindringverhalten von Partikeln in einen Wassertropfen schon von SCHUBERT (1969) untersucht. Er stellt in einer Grafik die Adhäsionskraft zwischen Partikel und Tropfen in Abhängigkeit von der Eindringtiefe des Partikels in den Wassertropfen dar. Parameter ist der Randwinkel zwischen Wassertropfen und Partikel (vgl. Abb. 3). Es wird deutlich, dass bei kleinen Randwinkeln der Partikel in den Wassertropfen eindringt, bei großen Randwinkeln dagegen wird er auf der Tropfenoberfläche festgehalten. Die Randwinkel sind von der Hydrophobie der Partikeloberfläche in gleicher Weise abhängig wie von der beschriebenen Hydrophobie einer Festkörperoberfläche. Zu einem analogen Ergebnis kommen KRASOVITSKI & MARMUR (2005). Sie stellen das Eindringen der Partikel in den Tropfen mittels eines Penetrationsindex in Abhängigkeit vom Randwinkel dar. Zusätzlich ist die Form der Partikel von kugelig bis zu lang gestreckten Sphäroiden berücksichtigt. Auch hier ist das Eindringen bei großen Kontaktwinkeln sehr gering, beim Randwinkel 0 dagegen wird der Partikel völlig vom Tropfen eingeschlossen.

Wesentlicher Bestandteil der Beschreibung des „Lotus-Effektes“ (BARTHOLOTT & NEINHUIS 1997) ist die Ansammlung von hydrophoben Partikeln auf der Oberfläche von Wassertropfen, was auch unter der Bezeichnung „liquid marbels“ in die Literatur eingegangen ist (AUSSILLOUS & QUÉRÉ 2001). Ist die Adhäsion loser hydrophober Teilchen an die Wasseroberfläche stärker als die Adhäsion an ihre Unterlage, kommt es zum Anheften an die Wasseroberfläche.

Clusterbildung um Blasen in wässrigen Präparaten bei Sporen stäubender Gasterothecien ist als Effekt dieser Gesetzmäßigkeit eine allgemein bekannte Erscheinung, die in der wissenschaftlichen Allgemeinsprache auch „hydrophobe Aggregation“ genannt wird. Die Zugabe eines Benetzungsmittels, z.B. eines handelsüblichen Spülmittels (Fit, Pril), bewirkt eine deutliche Vereinzelung der Sporen – die Sporen werden aufgrund der verminderten Kohäsionskräfte benetzt.

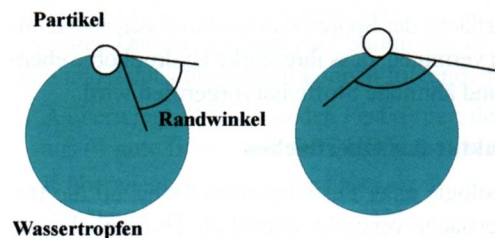


Abb. 3: Randwinkel zwischen einem Wassertropfen und einem anhaftenden einzelnen Partikel; links: Randwinkel  $< 90^\circ$ , rechts  $> 90^\circ$ .

Zeichnung: E. Ruske.

### 1.5. Zur ökologischen Bedeutung der Hydrophobie

Die Benetzbarkeit von Oberflächen hat bei lebenden Organismen mancherlei Bedeutung. Ausführlich untersucht ist z.B. der Lotuseffekt (vgl. BARTHOLOTT & NEINHUIS 1997). Der Randwinkel von Wassertropfen auf der Oberfläche der superhydrophoben Lotusblätter (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) beträgt  $160^\circ$ . bei den *Salvinia* spp. erreichen die Tropfen aufgrund der wachshaltigen Haarstruktur die Oberfläche gar nicht und bleiben kugelig (vgl. NEINHUIS und BARTHOLOTT 1997, vgl. *Salvinia natans* (L.) All., Abb.4). Die Superhydrophobie ist bei diesen Pflanzen nasser Biotope ausschlaggebend dafür, dass die Oberseiten der Blätter trocken bleiben. Abrollende Wassertropfchen sammeln zudem hydrophobe Partikel an ihrer Oberfläche auf, während hydrophile Teilchen in den Tropfen hineingezogen werden. Dies wird auch als „Selbstreinigung“ der Blätter und als Schutz vor parasitischen Keimzellen bewertet.

Bei der Hydrophobie von Pilzsporen liegt die Bedeutung ohne Zweifel bei der Verbreitungs- oder Keimungsbiologie. Alle hydrophoben Pilzsporen von Gasterothecien werden ausschließlich durch den Wind oder durch Sporenausstoß infolge Wasseraufschlag und anschließend durch Wind verbreitet. Gut beschrieben ist dies z.B. bei INGOLD (1965, 1971) und für die Gattung *Geastrum* bei SUNHEDE (1974, 1989). Dies wird meist als Anemochorie (Windverbreitung) oder Ombro-Anemochorie (Regen-Windverbreitung) bezeichnet. KREISEL (1962) verwendet die Begriffe „Euanemochorie“ (echte Windverbreitung) bzw. „Euanemochorie kombiniert mit Boleohydrochorie“ (echte Windverbreitung kombiniert mit Sporenausstoss durch Wassertropfen).

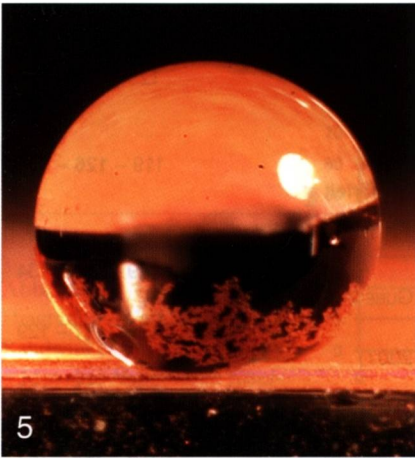


**Abb. 4:** Wassertropfchen auf der Blattoberfläche von *Salvinia natans* am natürlichen Standort (Biosphärenreservat im Gebiet der Mittleren Elbe bei Dessau). Die Wassertropfchen bleiben nahezu kugelig und liegen auf den wachshaltigen Haaren der Blattoberseite. Foto: H. Dörfelt.

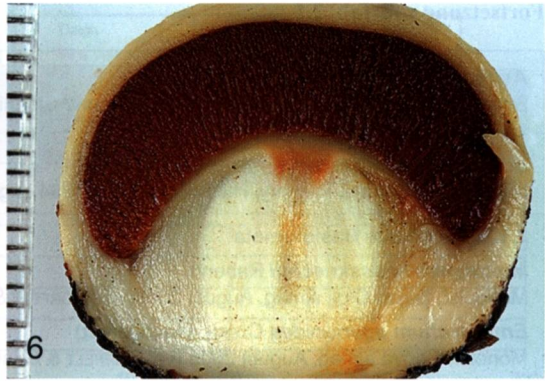
## 2. Ergebnisse der experimentellen Studien zur Hydrophobie

### 2.1. Tabelle der Randwinkel in °; geordnet nach deren Größe mit Angabe des Vertrauensbereiches für den Mittelwert (vgl. Abb. 5, 8, 9, 11)

|                                                                                                                                                                                      |                  |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|
| Klebeband ohne Sporenteppich                                                                                                                                                         | 96 – 97,8 – 99,4 |
| <b>2.1.1. Gasterothecien</b>                                                                                                                                                         |                  |
| [Belege des verwendeten Materials 2.1.1.–2.1.4. befinden sich, soweit keine Herbarien angegeben sind, bei den angegebenen Sammlern oder sind in der zitierten Literatur ausgewiesen] |                  |
| <b><i>Tulostoma brumale</i></b> Pers.: Pers.<br>Deutschland, Thüringen, Trockenrasen bei Jena, 30.11.2008, leg. E. Ruske                                                             | 142 – 146 – 150  |
| <b><i>Lycoperdon pyriforme</i></b> Schaeff.: Pers.<br>Deutschland, Thüringen, Jena, Wöllmisse, 4.10.2008, leg. E. Ruske (vgl. Abb. 5)                                                | 140 – 144 – 148  |
| <b><i>Mycenastrum corium</i></b> (Guersent in DC) Desv. (nachgereift)<br>Mongolei, Mongolischer Altai, August 2005, leg. H. Dörfelt                                                  | 140 – 143 – 146  |
| <b><i>Battaraea phalloides</i></b> Pers.<br>Deutschland, Sachsen-Anhalt, Querfurter Platte, August 2008<br>(vgl. Dörfelt 2009, Abb. 6, 7)                                            | 138 – 142 – 145  |
| <b><i>Battaraea phalloides</i></b> Pers.<br>Mongolei, Bajan-Ölgij ajmag, Mongolischer Altai, August 2005, leg. H. Dörfelt                                                            | 138 – 141 – 144  |
| <b><i>Geastrum rufescens</i></b> Pers.<br>Deutschland, Thüringen, Stadtilm, Singer Berg, 17.8.2008, leg. E. Ruske                                                                    | 137 – 141 – 146  |
| <b><i>Geastrum pectinatum</i></b> Pers.<br>Deutschland, Thüringen, Stadtilm, Singer Berg, 17.8.2008, leg. E. Ruske                                                                   | 137 – 140 – 144  |
| <b><i>Geastrum triplex</i></b> Jungh.<br>Deutschland, Thüringen, Zöllnitz, 15.9.2007, leg. E. Ruske (vgl. Abb. 8)                                                                    | 137 – 140 – 144  |
| <b><i>Geastrum melanocephalum</i></b> (Czern.) Staněk<br>Deutschland, Brandenburg, Schlosspark Buckow, 7.9.1974, leg. E. Paechnatz<br>(Herb. H. Dörfelt, vgl. Abb. 9)                | 138 – 140 – 141  |
| <b><i>Calvatia uteriformis</i></b> (Bull.: Pers.) Jaap<br>Mongolei Bajan-Ölgij ajmag, Mongolischer Altai, August 2005, leg. H. Dörfelt                                               | 138 – 140 – 143  |
| <b><i>Geastrum quadrifidum</i></b> Pers.<br>Deutschland, Thüringer Wald, Rauhügel, 2.8.2008, leg. E. Ruske                                                                           | 135 – 138 – 142  |
| <b><i>Chlamydotus meyenianus</i></b> (Klotzsch) Lloyd<br>USA; Idaho, Owyhee County, 20.10.1973, Beleg NY 00834499                                                                    | 135 – 137 – 139  |
| <b><i>Geastrum corollinum</i></b> (Batsch) Hollós<br>Mongolei, Övörchanggaj ajmag, Orchon-Tal, 25.6.1988, leg. H. Dörfelt                                                            | 132 – 136 – 139  |
| <b><i>Gastrosporium simplex</i></b> Matt<br>Mongolei, Bajan-Ölgij ajmag, Mongolischer Altai, August 2005, leg. H. Dörfelt                                                            | 132 – 134 – 136  |
| <b><i>Mycenastrum corium</i></b> (Guersent in DC) Desv. (ausgereift)<br>Mongolei; Bajan-Ölgij ajmag, Mongolischer Altai, August 2005<br>(vgl. DÖRFELT & TÄGLICH 1990)                | 130 – 133 – 135  |
| <b><i>Geastrum hungaricum</i></b> Hollós<br>Ömnögöv ajmag (Südgobi), Ortsrand von Dalanzadgad, 31.7.1983<br>(vgl. DÖRFELT & BUMZAA 1986)                                             | 129 – 131 – 132  |
| <b><i>Geastrum schmidelii</i></b> Vitt.<br>Österreich, bei Wien, Schönfelder Heide, 12.9.1989, leg. E. Mrazek<br>(Herb. H. Dörfelt)                                                  | 126 – 128 – 130  |



**Abb. 5:** Wassertröpfchen auf dem hydrophoben Sporenteppich von *Lycoperdon pyriforme*; einige nicht angeklebte Sporen befinden sich an der basalen Oberfläche des Tröpfchens (Foto: E. Ruske).

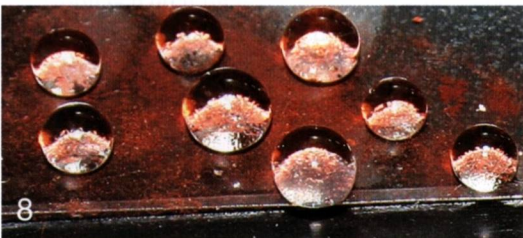


**Abb. 6:** *Battarraea phalloides*; geschlossen fixiertes Gasterothecium im Schnitt, Maßstab 1mm (Foto: H. Dörfelt).

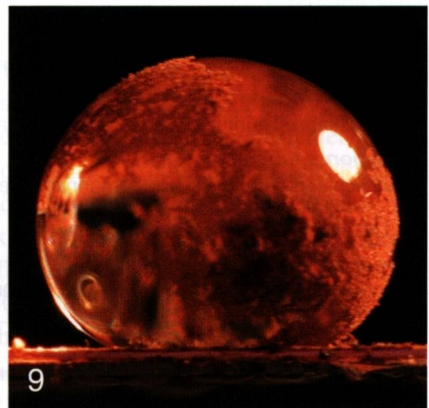


**Abb. 7:** *Battarraea phalloides*, drei voll entfaltete Basidiomata mit freiliegender Gleba (Foto: H. Dörfelt).

**Abb. 8:** Mehrere Wassertröpfchen auf dem Sporenteppich von *Geastrum triplex*; die Randwinkel aller Tröpfchen sind nahezu identisch (Foto: E. Ruske).



8



9

**Abb. 9:** Wassertröpfchen auf dem hydrophoben Sporenteppich von *Geastrum melanocephalum*; die noch reichlich vorhandenen nicht angeklebten Sporen verteilen sich auf der gesamten Oberfläche des Tröpfchens (Foto: E. Ruske).

## Fortsetzung von Tab. 2.1

|                                                                                                                                                                                       |                             |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| <b><i>Astraeus hygrometricus</i></b> (Pers.) Morgan<br>Bulgarien; Pirin-Gebirge, zwischen Sandansk und Sinanica-Gipfel,<br>12.5.1983, leg. W. Wiehle (Herb. H. Dörfelt)               | 125 – 128 – 130             |
| <b><i>Schizostoma laceratum</i></b> (Ehrenb.) Lév.<br>Australien, Northern Territory, Halbwüste, März 1994, leg. H. Dörfelt                                                           | 119 – 126 – 133             |
| <b>2.1.2. secotioide Basidiomata</b>                                                                                                                                                  |                             |
| <b><i>Montagnea haussknechtii</i></b> Rabenh.<br>Mongolei, Bajan-Ölgij ajmag, August 2005 (vgl. DÖRFELT & GUBE 2007)                                                                  | 129 – 131 – 134             |
| <b><i>Entoptychum agaricoides</i></b> CZERN. (nachgereift)<br>Monolei, Chovd ajmag, August 2005 (vgl. DÖRFELT & GUBE 2007)                                                            | 124 – 127 – 129             |
| <b><i>Entoptychum agaricoides</i></b> Czern. (reif)<br>Mongolei, Chovd ajmag, August 2005 (vgl. DÖRFELT & GUBE 2007)                                                                  | 122 – 125 – 127             |
| <b><i>Gyrophragmium dunalii</i></b> (Fr.) Zeller<br>Mongolei, Zavchan ajmag, August 2005 (vgl. DÖRFELT & GUBE 2007)                                                                   | 116 – 120 – 124             |
| <b><i>Gyrophragmium decipiens</i></b> (Peck) Lloyd<br>USA, Californien, 8.10.1939, Beleg REA H. 224, MICH 00008705                                                                    | 117 – 119 – 121             |
| <b>2.1.3 Hymenothecien</b>                                                                                                                                                            |                             |
| <b><i>Agaricus hortensis</i></b> (Cooke) Pilát<br>Deutschland, Sachsen-Anhalt, Querfurter Platte, 20.5.2009, leg. H. Dörfelt                                                          | 101 – 105 – 109             |
| <b><i>Coprinus micaceus</i></b> (Bull.: Fr.) Fr.<br>[= <i>Coprinellus micaceus</i> Bull.: Fr.] Vilgalys & al.]<br>Deutschland, Thüringen, Stadtgebiet Jena, 16.5. 2009, leg. E. Ruske | 95 – 97 – 99                |
| <b><i>Agaricus xanthoderma</i></b> Genev<br>Deutschland, Thüringen, Stadtgebiet Jena, 6.5. 2009, leg. E. Ruske                                                                        | 86 – 89 – 92                |
| <b><i>Polyporus brumalis</i></b> Pers.: Fr.<br>Deutschland, Thüringen, Rothemannsmühle bei Stadtroda, 4.5.2009, leg. H. Dörfelt                                                       | 72 – 76 – 79                |
| <b><i>Lentinus tigrinus</i></b> (Bull. Fr.) Fr.<br>Deutschland, Thüringen, Jena, Pennickental, 30.4. 2009, leg. E. Ruske                                                              | 72 – 76 – 79                |
| <b><i>Hypholoma fasciculare</i></b> (Huds.: Fr.) Kumm.<br>Deutschland, Thüringen, Stadtgebiet Jena, 23.7.2009, leg. E. Ruske (vgl. Abb. 10)                                           | 69 – 73 – 77 <sup>[1]</sup> |
| <b><i>Strobilurus esculentus</i></b> (Wulf.: Fr.) Singer<br>Deutschland, Sachsen-Anhalt, Eisleben, Gartenanlage, April 2009, leg. H. Dörfelt<br>(vgl. Abb. 11)                        | ca. 57 <sup>[1]</sup>       |
| <b><i>Trametes ochracea</i></b> (Pers.) Gilb. & Ryv.<br>Deutschland, Thüringen, Jena, bei Ziegenhain, 18.4.2009, leg. E. Ruske                                                        | ca. 51 <sup>[1]</sup>       |
| <b><i>Trametes hirsuta</i></b> (Wulfen: Fr.) Pilát<br>Deutschland, Thüringen, Jena, bei Ziegenhain, 27.3.2009, leg. E. Ruske                                                          | 45 – 48 – 51                |
| <b><i>Polyporus tuberaster</i></b> (Pers.: Fr.) Fr.<br>Deutschland, Thüringen, Rothemannsmühle bei Stadtroda, 4.5.2009, leg. H. Dörfelt                                               | um 0 <sup>[2]</sup>         |
| <b>2.1.4. Fruktifikation eines Myxomyceten</b>                                                                                                                                        |                             |
| <b><i>Lycogala epidendrum</i></b> (L.) Fr.<br>Deutschland, Thüringen, Rauhügel, 3.10.2007 leg. E. Ruske                                                                               | 148 – 150 – 152             |

## Anmerkungen zur Tabelle:

<sup>[1]</sup> Der Winkel verändert sich vom Anfangswert innerhalb einiger Minuten bis gegen 0° (Tropfen zerfließend, s. Abb. 11)<sup>[2]</sup> Tropfen spreitet sofort nach dem Auftragen

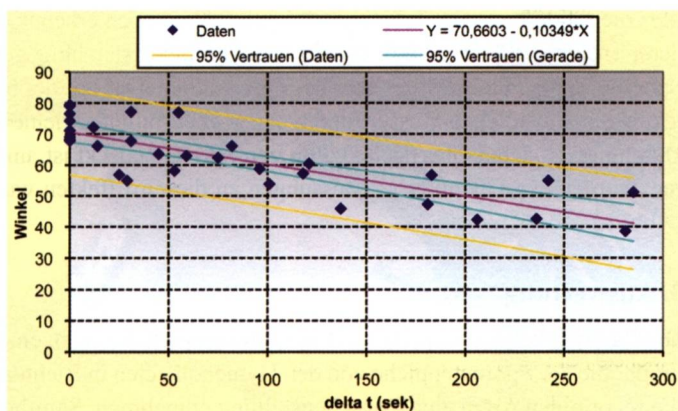
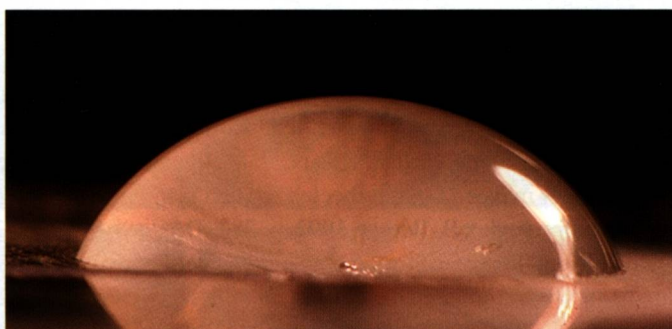
**Abb. 10:**

Diagramm – Veränderung des Randwinkels im Zeitraum von 5 Min. bei *Hypholoma fasciculare*.

**Abb. 11:**

Wassertröpfchen auf dem hydrophilen Sporentteppich von *Strobilurus esculentus*; nicht angeklebte Sporen werden in den Tropfen hineingezogen und verursachen die Trübung; Foto: E. Ruske.

## 2.2. Ergebnisse der Beobachtungen und Experimente zur Sporenhaftung an den Wassertröpfchen

Bei der Auswertung der Randwinkel zwischen Sporentteppich und Wassertröpfchen zeigte sich, dass mit zunehmendem Randwinkel, d.h. mit zunehmender Hydrophobie des Sporentteppichs, die lose aufliegenden, nicht angeklebten Sporen verstärkt an der Tröpfchenoberfläche haften und sich auf dieser verteilen (vgl. Abb. 9). Messbare Ergebnisse hierzu liegen jedoch nicht vor. Im Falle eines hydrophilen Sporentteppichs, werden die lose aufliegenden Sporen vom Tropfen aufgenommen und verursachen die in Abb. 11 dokumentierte Trübung.

Bei den Experimenten zur Anhaftung frei schwebender Sporen an sinkende Wassertröpfchen am Beispiel von *Geastrum pectinatum*, können nur die auf den hydrophoben Oberflächen beklebter Objektträger aufgefangenen Tröpfchen bewertet werden, da auf unbeschichtetem Glas die Tröpfchen breit fließen und auch lose liegende Sporen an den Tropfenrändern anhaften. Am besten geeignet sind Flächen, die zu 30-50% von Tröpfchen bedeckt sind und auf denen eine zarte Bräunung durch aufgeschwebte Sporen zu erkennen ist. Zwischen den aufgefangenen Tröpfchen liegen die Sporen auf der trockenen Oberfläche der Objektträger selten einzeln. Sie sind meist zu kleinen lockeren Sporenbällen bis zu 30 Sporen vereint. Deutlich dichter als auf der trockenen Oberfläche liegen die Sporen auf der Oberfläche von Tröpfchen. Dabei zeigt sich, dass viele der kleinsten Tröpfchen von 50 bis 200 µm Durchmesser an ihrer Oberfläche nahezu vollständig von anhaftenden Sporen bedeckt sind, die zudem noch zu Häufchen geballt sind, so

dass die runde Form der Tröpfchen mitunter kaum noch erkennbar ist. An der Oberfläche größerer Tropfen von 1 bis 2 mm Durchmesser befinden sich hingegen nur vereinzelt Sporen oder Sporengruppen. Sie sind hier aber häufiger zu finden als auf der trockenen Oberfläche der Objektträger. Auf solchen Wassertropfen sitzen aber mitunter kleine Tröpfchen von etwa 100 µm Durchmesser, deren Oberfläche völlig von Sporen bedeckt ist, und dringen nicht in die größeren Tropfen ein. Quantitative Messungen zu diesen Effekten wurden jedoch nicht angestellt (Abb. 12-15).

### 3. Auswertung

Die Randwinkel der Tropfen auf den Sporenteppichen zeigen eindeutig eine zunehmende Hydrophobie der Sporenteppiche von den Hymenothecien in Richtung der Gasterothecien, wobei die secotioiden Arten eine Zwischenstellung einnehmen. Sämtliche Randwinkel sind bei den Sporen der Hymenothecien  $< 100^\circ$ , die meisten  $< 90^\circ$ . Die Sporen können demnach als hydrophil bis schwach hydrophob bezeichnet werden, während die Sporen der Gasterothecien incl. der secotioiden Sippen alle hydrophob bis superhydrophob sind.

Bei einigen der untersuchten Arten ist kein echtes Capillitium vorhanden oder es spielt für den Sporenausstoß keine essentielle Rolle, da kein geschlossener Innenraum und keine präformierte Öffnung vorhanden sind. Die allgemein akzeptierte funktionelle Rolle des Capillitiums der meisten Gasterothecien ist die Formierung der Peridienstruktur für auffallende Regentropfen (vgl. z.B. WEBER 1993, p. 282; DÖRFELT & RUSKE 2008, p. 72 ff) und eine gute Aufwirbelung der Sporen im Inneren des von der Peridie umschlossenen Raumes. Diese Funktion ist für die Verbreitung der Sporen überflüssig, wenn sie bei Reife dem Wind frei exponiert sind. Bei solchen Gasterothecien kann das Capillitium fehlen, rückgebildet oder funktionslos sein, da die Sporen letztlich nur anemochor verbreitet werden. Von den untersuchten Arten gehören hierzu *Astraeus hygrometricus*, *Battarraea phalloides*, *Calvatia uteriformis*, *Chlamydopus meyenianus*, *Gastrosporium simplex*, *Mycenastrum corium* und *Schizostoma lacerata*. Die Hydrophobie bei diesen Arten ist jedoch nahezu ebenso stark ausgeprägt wie bei denen mit funktionstüchtigem Capillitium. Der Mittelwert des Randwinkels beträgt bei ihnen  $136,4^\circ$ , bei denen mit funktionstüchtigem Capillitium  $138,2^\circ$ , die Unterschiede sind nicht signifikant. Dies zeigt, dass eine starke Hydrophobie nicht zwangsläufig mit einem funktionstüchtigen Capillitium verbunden ist.

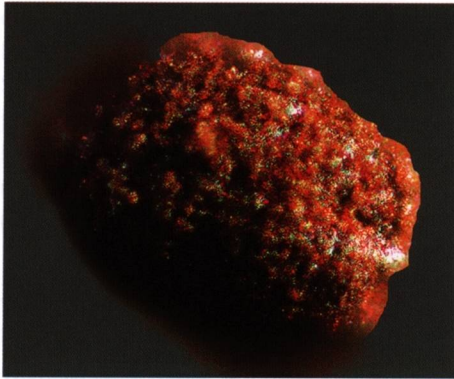
#### Erläuterungen zu Abb. 12-14:

**12:** frisch geöffnetes Exemplar. – **13-14:** das gleiche Exemplar wenige Tage später, die Endoperidie ist trocken, knittert pergamentartig, ist aber hygrometrisch und nimmt nach Aufnahme von Feuchtigkeit in Verbindung mit dem elastischen Capillitium der reifen Gleba ihre ursprüngliche abgerundete Form an, so dass aufschlagende Regentropfen den Ausstoß der hydrophoben Sporen ermöglichen. – **13:** nach Aufschlag eines kräftigen Wassertropfens wird die Endoperidie kurzzeitig eingedellt und die Sporenwolke wird durch das kegelige Peristom verdichtet. Durch die Deformation der Endoperidie verbreitert sich das sulcate Peristom ein wenig. – **14:** Nach dem Abfließen des Wassers nimmt die Endoperidie ihre Normalform wieder an, die ausgestoßene Sporenwolke verbreitet sich, während durch die Reformierung der hygrometrischen Endoperidie ein Sog entsteht, Luft ins Innere gezogen wird, so dass ein Wirbel die Sporen erneut für weitere Ausstöße vorteilhaft exponiert. Die vereinzelt Sporen der Sporenpulverwolke können an feine Wassertröpfchen andocken.



Abb. 12–14: Gasterothecien von *Geastrum pectinatum*, einem Erdstern relativ feuchter Biotope.

Fotos: H. Dörfelt.

**Abb. 15:**

Wassertröpfchen aus einer Sprühdüse (ca. 180/150 µm), das nach dem Durchschweben einer Sporenwolke aus einem *Geastrum-pectinatum*-Gasterothecium (vgl. Abb. 13, 14) an seiner Oberfläche flächendeckend mit Sporen überzogen ist.

Foto: H. Dörfelt.

### Durchschnittliche Mittelwerte der Randwinkel:

|                                   |       |                                  |       |
|-----------------------------------|-------|----------------------------------|-------|
| Gasterothecien 1 <sup>[1]</sup> : | 138,2 | alle Gasterothecien:             | 134,6 |
| Gasterothecien 2 <sup>[2]</sup> : | 136,4 | Hymenothecien 1 <sup>[3]</sup> : | 80,6  |
| secotioide Gasterothecien:        | 124,4 | alle Hymenothecien:              | 67,2  |

<sup>[1]</sup> Gasterothecien 1: mit regulärem, funktionstüchtigem Capillitium und regulärer, präformierter Öffnung (Stoma) der glebaumschließenden Endoperidie (deutlich ombro-anemochor),

<sup>[2]</sup> Gasterothecien 2: ohne regulär präformierte Öffnung der Peridie (im Wesentlichen anemochor),

<sup>[3]</sup> Hymenothecien 1: ohne die Arten, bei denen kein Vertrauensbereich eines Mittelwertes zu bestimmen war.

Welche Rolle die Ornamentation der Einzelsporen für die Hydrophobie hat, lässt sich aus unseren Experimenten nicht eindeutig ableiten. Sie ist aber naheliegend, da die Ornamentierung der Sporen im Schnitt mit größer werdendem Randwinkel zunimmt. Die secotioiden Basiidiomata haben glatte Sporen, desgleichen *Schizostoma lacerata*, während Gasterothecien mit stärker ornamentierten Sporen durchschnittlich größere Randwinkel aufweisen.

Der Effekt der bevorzugten Sporenanhaftung an Wassertröpfchen von 50 bis 200 µm Durchmesser bedarf weiterer quantitativer Untersuchungen. Die Ergebnisse können mathematisch nicht ausgewertet werden (vgl. Diskussion zur Anemochorie).

## Diskussion

### 1. Hydrophobie von Sporen und Capillitien im Kontext mit dem Sporenausstoß

Die Mechanismen des Sporenausstoßes sind bei stäubenden Gasterothecien meist an Hydrophobie von Sporen und Capillitien in Verbindung mit Wasseraufschlag auf die glebaumhüllende Peridie verbunden. Während bei Hymenothecien die Sporen durch aktive Abschleuderung dem Wind exponiert werden, ist dies aus dem Inneren der angiocarpen Fruchtkörper nicht möglich (vgl. INGOLD 1971).

Die Capillitien stäubender Gasterothecien, die wie die Sporen hydrophob sind (vgl. BRONCHART & DEMOULIN 1971), halten die glebaumhüllenden Teile der Peridie formstabil und sorgen für die Aufwirbelung der Sporen. Sie optimieren dadurch bei ombro-anemochorer Sporenverbreitung die Möglichkeit für den Aufprall von Regentropfen (vgl. INGOLD 1971, WEBER

1993, vgl. Abb. 13, 14). Die Hydrophobie der Sporen und der Capillitien verhindert ein Verklumpen der reifen Gleba durch Wasser. Auch bei eindringender Feuchtigkeit bleiben die Capillitien und Sporen im Inneren der Gasterothecien trocken.

Bei einem Übergang von ombro-anemochorer zu anemochorer Sporenverbreitung können Capillitien funktionslos werden, sich zu Paracapillitien rückbilden oder völlig verschwinden, so z.B. innerhalb der Tulostomataceae bei *Schizostoma*, *Battarraea* und *Chlamydopus* oder innerhalb der Gattung *Geastrum* bei *G. melanocephalum*. Die Hydrophobie der Sporen, vor allem ihr Anhaften an Tröpfchen, kann in diesen Fällen auch ohne einen durch Regen verursachten Sporenausstoß vorteilhaft sein. In subtropischen Wüstengebieten, z.B. in der Namib und der Atakama kommen Nebelbildungen in z.T. regenfreien Regionen vor. Arten wie *Chlamydopus meyenianus*, und *Battarraea phalloides* gehören zu den wenigen Großpilzen dieser Gebiete.

Es ist aber auch nicht unwahrscheinlich, dass auch Gasteromycetationsvorgänge völlig ohne die Entwicklung eines funktionstüchtigen Capillitiums zu Gasterothecien mit hydrophoben Sporen und einer anemochoren Sporenverbreitung geführt haben. Andererseits kann das Capillitium auch eine veränderte Funktion, z.B. die Ausstreuung der Sporen in größeren Gruppen übernehmen, z.B. bei *Langermannia gigantea*, deren Peridie verwitternd zerfällt, wonach die durch das Capillitium zusammenhaftende reife Gleba wie ein „Steppenroller“ verweht werden kann. KREISEL (1962) bezeichnet dies als „Geanemochorie“. Hierbei werden die Sporen in der Regel nicht einzeln verweht, sondern fallen in größeren Gruppen zu Boden, was für die Bildung dikaryotischer Mycelien von Vorteil sein dürfte.

KREISEL & AL-FATIMI (2008) bewerten die Ornamentation der Sporen von Gasterothecien generell als „water repelled structure“ im Hinblick auf Sporenausstoß durch Regen, ohne auf die Funktion der Chemie der Sporenoberfläche einzugehen. Da die Ornamentierung nicht nur die Hydrophobie, sondern auch die Hydrophilie verstärken kann, ist diese Hypothese als eine mögliche Tendenz, aber nicht generell zutreffend, zumal glattsporige Sippen, wie *Montagnea hausknechtii*, nach unseren Untersuchungen durchaus stärker hydrophobe Sporen aufweisen können als Sippen mit auffällenden Sporenornamenten, wie *Geastrum schmidelii* oder *Astraeus hygrometricus*. Bei der Sporenfreisetzung durch Fruchtkörperzerstörung durch Sandstürme in Wüsten kommen nach diesen Autoren hauptsächlich glatte Sporen vor. Auch dies ist nicht generell der Fall, weil bei vielen Arten mit ornamentierten Sporen, wie *Mycenastrum corium*, *Calvatia* div. spec. etc. der Regen für den Sporenausstoß ebenfalls keine Rolle spielt. Bewertungen der ökologischen Bedeutung von Merkmalen wie Fruchtkörperzerfall ohne präformierte Öffnung, Sporenausstoß durch Niederschlag, die gruppenweise Verbreitung von Sporen an Tröpfchen oder infolge Zusammenballung mittels der Sporenornamente, die Rolle von Regen, Nebel, Wind, Sporenornamenten und Capillitien sind sehr detailliert zu betrachten und müssen bei den einzelnen Arten oder ökologisch zusammengehörigen Artengruppen gesondert bewertet werden, auch im Hinblick auf genetischen Ballast, der keine ökologische Bedeutung mehr erkennen lässt. Hierfür ermöglichen die stichhaltigen molekularbiologisch erarbeiteten Stammbäume mitunter faszinierende Einblicke. Allzu grobe Verallgemeinerungen können zu Fehlschlüssen führen.

## 2. Die Hydrophobie der Sporen und die Anemochorie

Die Entwicklung von Hymenothecien zu stäubenden Gasterothecien mit trockenem Sporenpulver ist in erster Linie als Anpassungserscheinung an trockenwarme Lebensräume zu ver-

stehen. Die Vorgänge der Bildung und Reifung der Basidiosporen werden durch Hüllen vor Austrocknung geschützt. Wir können jedoch nicht ausschließen, dass sich auch in feuchten, regenreichen Waldbiotopen Gasteromycetationsvorgänge abgespielt haben, die zu Gasterothecien mit trockenen, hydrophoben Sporen und Capillitien geführt haben.

Die Entwicklung von stäubenden Gasterothecien ist in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Agaricomycetidae stets mit Abrundung, Pigmentierung, Wandverdickung, zunehmender Hydrophobie und häufig mit stärkerer Ornamentierung der Basidiosporen verbunden. Dieses Merkmalssyndrom ist stets mit Anemochorie oder Ombro-Anemochorie der trockenen, hydrophoben Sporen verbunden, während die zoochoren Sporen vieler Gasterothecien, z.B. der hypogäischen und phalloiden Formen, in feuchten Autolyseprodukten steriler Glebateile eingebettet bleiben.

Der Selektionsvorteil dieses regelmäßig auftretenden Merkmalskomplexes der Sporen kann nur bei der Sporenverbreitung und – soweit feste Endoperidien vorhanden sind – beim Sporenausstoß aus den geschlossenen Basidiomata liegen, möglicherweise auch bei der Sporenkeimung.

Als Möglichkeit des Selektionsvorteiles der Hydrophobie von Sporen sehen wir jedoch nicht nur die Freisetzbarkeit der Sporen, sondern auch die Verbreitung der Sporen in Sporengruppen an der Oberfläche von kleinen Wassertröpfchen an, die beim Aufprall von Regentropfen entstehen können und sich bei einem Durchmesser von 50  $\mu\text{m}$  der Feinheit von Nebeltröpfchen nähern. Nebeltröpfchen werden in der meteorologischen Literatur mit ca. 1–50  $\mu\text{m}$  Durchmesser angegeben. Solche Tröpfchen können vom Wind verweht werden. Die gruppenweise Verbreitung dürfte wiederum auf die Bildung der dikaryotischen Mycelien dieser Pilze mit verschiedenen Paarungstypen positive Auswirkungen haben. Evtl. ist auch in manchen Fällen für die Keimung der Sporen der Wasservorrat der Tröpfchen von Bedeutung. Die Modifikation der Sporenkeimung an der Grenzfläche zwischen Luft und Wasser, wie sie z. B. bei Basidiosporen von Rostpilzen nachgewiesen ist (BAUER 1986) könnte ebenfalls eine Rolle spielen.

### 3. Secotioide Basidiomata als unvollkommene Gasterothecien

Bei den secotioden Basidiomata kann der Vorgang der Gasteromycetation als unvollkommen angesehen werden, was auch durch die Hydrophobie der Sporen untermauert wird. Die Werte liegen etwa zwischen denen der Gastero- und Hymenothecien. Zudem besitzen diese Pilze glatte und meist breit ellipsoide oder subglobose, also keine runden Sporen wie die meisten stärker abgeleiteten Gasterothecien.

### 4. Myxomyceten

Eine nach ökologischen Gesichtspunkten ähnliche Hydrophobie von Sporen und Capillitien finden wir bei den zu den Protozoen gehörenden Myxomyceten. Die hier vorhandenen Capillitien, z.B. bei den Trichiales, haben nicht die Funktion der Peridienstraffung oder Aufwirbelung der Sporen im Inneren der Sporenbehälter, wie die Capillitien vieler Gasterothecien, sondern dienen der Exponierung der Sporen, z.B. in der Gattung *Arcyria* und wahrscheinlich auch dem Zusammenhalt der Sporen bei Windverbreitung gesamter Capillitien, so dass auch bei diesen Organismen Sporen in Gruppen und nicht völlig vereinzelt durch den Wind verbreitet werden. Es ist auffallend, dass bei dem einzigen Myxomyceten unserer Studie, der größte

Randwinkel vorkam, den wir messen konnten. Myxomyceten sind aufgrund ihrer flagellaten, amöboiden und plasmodialen Entwicklungsstadien im Wesentlichen an relativ feuchte Biotope gebunden und vermögen weniger als die Basidiomyceten in aride Regionen eindringen. Dies zeigt ganz allgemein, dass Hydrophobie von Sporen nicht zwangsläufig mit der Anpassung an aride Klimagebiete in Verbindung stehen muss.

## Danksagung

Für hilfreiche Diskussionen, Literaturhinweise und Korrekturen danken wir Prof. Dr. Agerer (München), Dr. M. Gube (Jena), Dr. H. Heklau (Halle/S.) und Dr. G. Jetschke (Jena).

## Literatur

- AUSSILLOUS, P. & D. QUÉRÉ (2001): Liquid marbles. – *Nature* **411**: 924-927.
- BARTHLOTT, W. & C. NEINHUIS (1997): Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. – *Planta*, **202**: 1-8.
- BAUER, R. (1986): Basidiosporenentwicklung und -keimung bei Heterobasidiomyceten. Teil A, Experimentellontogenetische und karyologische Untersuchungen an keimenden Rostpilzbasidiosporen. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **99**: 67-81.
- BRONCHART, R. & V. DEMOULIN (1971): Ultrastructure de la paroi des basidiospores de *Lycoperdon* et de *Scleroderma* (Gastéromycètes) comparée à celle de quelques autres spores de champignons. – *Protoplasma* **72**: 179-189.
- BUSSCHER, H.J., A. W. J. VAN PELT, P. DE BOER, H. P. DE JONG & J. ARENDS (1984): The effect of surface roughening of polymers on measured contact angles of liquids. – *Colloids Surf.* **9**: 319-331.
- CASSIE, A. B. D. & S. BAXTER (1944): Wettability of porous surfaces – *Transactions of the Faraday Society* **40**, 546-551.
- CERMAN, Z. (2007): – Superhydrophobie und Selbstreinigung; Wirkungsweise, Effizienz und Grenzen der Abwehr von Mikroorganismen. – Dissertation, Universität Bonn.
- DÖRFELT, H. [ed.] (1989): *Lexikon der Mykologie*. – Stuttgart, New York.
- DÖRFELT, H. (2009): *Battarraea* Pers. – In TÄGLICH, U.: *Pilzflora von Sachsen Anhalt*, Jena: 545-546.
- DÖRFELT, H. & D. BUMZAA (1985): Die Gasteromyceten (Bauchpilze) der Mongolischen Volksrepublik. – *Nova Hedwigia* **43**(1-2): 87-111.
- DÖRFELT, H. & M. GUBE (2007): Secotiid Agaricales (Basidiomycetes) from Mongolia. – *Feddes Repertorium* **118**: 103-112.
- DÖRFELT, H. & G. JETSCHKE, G. [eds.] (2001): *Wörterbuch der Mycologie*. – Heidelberg, Berlin.
- DÖRFELT, H. & E. RUSKE (2008): *Die Welt der Pilze* – Jena.
- DÖRFELT, H. & U. TÄGLICH (1990): Pilzfloristische Arbeitsergebnisse aus der Mongolischen Volksrepublik. – *Boletus* **14**: 1-27.
- DORFMÜLLER, T., W. T. HERING, & K. STIERSTEDT (1998): Mechanik, Relativität, Wärme. – In: *Lehrbuch der Experimentalphysik* [Bergmann / Schäfer] Bd. 1. – Berlin, New York.
- FISHER, D. J., P. J. HOLLOWAY & D. V. RICHMOND (1972): Fatty acid and hydrocarbon constituents of the surface and wall lipids of some fungal spores. – *Journal of General Microbiology* **72**: 71-78.
- FISHER, D. J. & D. V. RICHMOND (1970): The electrophoretic properties and some surface components of penicillium conidia. – *Journal of General Microbiology* **64**: 205-214.
- FRIES, E. M. (1821): *Systema mycologicum*, vol 1. – Lundae [Lund].
- GUBE, M. (2009): Ontogeny and phylogeny of gasteroid members of Agaricaceae (Basidiomycetes). – Dissertation, Biologisch-Pharmazeutische Fakultät der Friedrich-Schiller Universität Jena.

- HESS, W. M. & D. L. STOCKS (1969): Surface characteristics of aspergillus conidia. – *Mycologia* **61**: 560-571.
- INGOLD, C. T. (1965): Spore liberation – Oxford.
- INGOLD, C. T. (1971): Fungal spores – their liberation and dispersal. – Oxford.
- KRASOVITSKI, B. & A. MARMUR (2005): Particle adhesion to drops – *The Journal of Adhesion* **81**: 869-880.
- KREISEL, H. (1962): Die Lycoperdaceae der Deutschen Demokratischen Republik / Floristische und taxonomische Revision. – *Feddes Repertorium* **64**(2/3): 89-201.
- KREISEL, H. & M. AL-FATIMI (2008): Further Basidiomycetes from Yemen. – *Feddes Repertorium* **119**(5/6): 463-483.
- MAHADEVAN, L. (2001): Non-stick water. – *Nature* **411**: 895-896.
- MATHENY, P. B., J. M. CURTIS, V. HOFSTETTER, M. C. AIME, J. M. MONCALVO, Z. W. GE, Z. L. YANG, J. C. SLOT, J. F. AMIRATI, T. J. BARONI, N. L. BOUGHER, K. W. HUHES, D. J. LODGE, R. W. KERRIGAN, M. T. SEIDL, D. K. AANEN, M. DE NITIS, G. M. DANIELE, D. E. DESJARDIN, B. K. KROPP, L. L. NORVELL, A. PARKER, E. C. VELLINGA, R. VILGALYS & D. S. HIBBETT (2006): Major clades of Agaricales: a multi-locus phylogenetic overview. – *Mycologia* **98**(6): 982-995.
- NEINHUIS, C. & W. BARTHOLOTT (1997): Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. – *Annals of Botany* **79**: 667-677.
- OLES, M. (2003): Strukturierte Oberflächen mit Lotus-Effekt. – Patentschrift DE10138036A1 vom 20.2. 2003.
- PERSOON, C. H. (1801): Synopsis methodica fungorum. – Gottingae [Göttingen].
- SCHUBERT, H. (1969): Adhesion forces at freely movable liquid surfaces. – Proc. of the Conference on Physics of Adhesion Leverkusen Farbenfabriken Bayer AG 117-119.
- SCHUREN, F. H. & J. G. WESSELS (1990): Two genes specifically expressed in fruiting dikaryons of *Schizophyllum commune*: homologies with a gene not regulated by mating-type genes. – *Gene* **90**(2): 199-205.
- SINGER, R. (1986): The Agaricales in modern taxonomy. – Koenigstein.
- SUNHEDE, S. (1974): Studies in Gasteromycetes. I. Notes on spore liberation spore dispersal in *Geastrum*. – *Svensk Bot. Tidskr.* **68**: 329-343.
- SUNHEDE, S. (1989): Geastraceae (Basidiomycotina). – Synopsis fungorum I. Oslo.
- VELLINGA, E. C. (2004): Genera in the family Agaricaceae: evidence from nrITS and nrLSU sequences. – *Mycol. Res.* **108**(4): 354-377.
- WAGENITZ, G. (1996): Wörterbuch der Botanik. – Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- WEBER, H. (1993): Allgemeine Mykologie. – Jena, Stuttgart.
- WENZEL, R. N. (1936): Resistance of solid surfaces to wetting by water – *Industrial and Engineering Chemistry* **28**: 988-994.
- WESSELS, J. G. H. (1997): Proteins that Change the Nature of the Fungal Surface – In: *Advances in Microbial Physiology* Vol. **38**: 1-42.
- WÖSTEN, H. A. B., O. M. H. DE VRIES & J. G. H. WESSELS (1993): Interfacial self-assembly of a fungal hydrophobin into a hydrophobic rodlet layer. – *Plant Cell* **5**: 1567-1574.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.  
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

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

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

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

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



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

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

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: [76\\_2010](#)

Autor(en)/Author(s): Dörfelt Heinrich, Ruske Erika

Artikel/Article: [Hydrophobie von Basidiosporen als Merkmal der Gasteromycetation 153-170](#)