

Pilze im Rückspiegel – eine kurze Geschichte der Pilze während der letzten zwei Milliarden Jahre

HANS HALBWACHS

HALBWACHS H (2019) Fungi in the rear mirror – a brief history of fungi during the last two billion years. *Zeitschrift für Mykologie* 85(2): 343-365

Abstract: Fungal evolutionary history goes back for at least two billion years. From flagellate marine Chytridiomycota to terrestrial Asco- and Basidiomycota it took multiple speciation and radiation steps. These steps were mainly triggered by key innovations of morphological and symbiotic nature.

The fossil record documents such evolutionary steps, albeit incompletely due to the scarcity of fossils, be they from geological strata or amber. By molecular methods (“molecular clock”) the fungal pathway through earth’s history can be amended, and ancestral relationships elucidated.

Important fossils are depicted and put into the evolutionary context in this review. It also describes the delicate dependencies on biotic and abiotic environmental circumstances, which sheds some light on the consequences of the present degradation of nature.

Keywords: Basidiomycetes, Ascomycetes, fossils, amber, evolution, symbiosis, Agaricomycotina

Zusammenfassung: Die Evolutionsgeschichte der Pilze reicht mindestens zwei Milliarden Jahre zurück. Es erforderte vielfache Schritte der Artenbildung und –ausbreitung. Diese Schritte wurden hauptsächlich durch Schlüsselinnovationen im Hinblick auf Morphologie und symbiotische Lebensweise ausgelöst.

Fossile Zeugnisse dokumentieren solche Evolutionsschritte, wenn auch unvollständig, weil die Pilzfossilien selten sind, unabhängig davon wo sie her kommen, aus geologischen Schichten oder aus Bernstein. Mittels molekularer Methoden („Molekulare Uhr“) können jedoch Lücken im Weg der Pilze durch die Erdgeschichte teilweise geschlossen und Verwandtschaftsbeziehungen aufgeklärt werden.

In diesem Übersichtsartikel sind wichtige Pilzfossilien abgebildet und ihre evolutionäre Bedeutung wird dargestellt. Gleichzeitig beschreibt der Artikel die empfindlichen Querbeziehungen zum biotischen und abiotischen Umfeld, was Rückschlüsse auf die Konsequenzen der gegenwärtigen Naturzerstörungen ermöglicht.

Stichwörter: Basidiomyceten, Ascomyceten, Fossilien, Bernstein, Evolution, Symbiose, Agaricomycotina

Das Mysterium der pilzlichen Stammesgeschichte

Die schiere Größenordnung heutiger Pilzvielfalt mit vermutlich mehr als 2.2 Millionen Arten ist verblüffend (KIRK et al. 2011). Diese Anzahl deutet darauf hin, dass

Anschriften des Autors: Hans Halbwachs, Danziger Str. 20, 63916 Amorbach,
E-Mail: hans.waxcap@online.de

Pilze wahrscheinlich ein altes Organismenreich darstellen, vielleicht eines der ältesten unter den Eukaryoten (Organismen, die einen klar umgrenzten Zellkern besitzen). Die Magie des Pilzreiches wird besonders bei den Großpilzen anhand der enormen Formen- und Artenvielfalt sichtbar, die allerdings ungleich verteilt ist. Was mag beispielsweise der Grund dafür sein, dass *Marasmius* approx. 500 Arten aufweist, jedoch *Agrocybe* nur 35 (HAWKSWORTH & LÜCKING 2017)?

Abgesehen von der Frage, wie die Pilze entstanden sind, verlangen die beobachteten Diversitätsmuster nach Erklärungen. In anderen Worten, was trieb und treibt die Artenbildung zusammen mit ihren phylogenetischen Mustern an? Dieser Artikel soll einen Überblick zur Entwicklung der Pilze bieten und ein wenig Licht in die etwas dunkleren Winkel pilzlicher Stamesgeschichte werfen.

Wie es (vielleicht) begann

Um es gleich klarzustellen, wann die ersten Pilze entstanden sind, liegt weitgehend im Dunklen. Man ist sich noch nicht einmal sicher, was zuerst auf der evolutionären Bildfläche erschien, Pflanze oder Pilz (HEDGES et al. 2006). Oder womöglich beide in etwa gleichzeitig? Ein visionärer britischer Mykologe, David Moore, geht sogar davon aus, dass LUCA („Last Universal Common Ancestor“) der Urahn alles heutigen Lebens ein Pilz war (MOORE 2013).

Sicher ist wohl, dass sich die ersten Pflanzen und Pilze in den Urmeeren des Präkambriums entwickelten, nämlich Algen und Flagellatenpilze (Chytridiomycota s.l.) (HEDGES et al. 2006). Das bislang älteste Pilzfossil ist wahrscheinlich 2,4 Mrd Jahre alt (älteres Proterozoikum) (BENGTSON et al. 2017). Der erste Landgang der Pilze fand vor etwa einer Milliarde Jahre wahrscheinlich vor dem der Pflanzen statt (HEDGES et al. 2006). Das noch recht lebensfeindliche Habitat (wenig Sauerstoff, starke UV-Strahlung) ließ lediglich eine Ausbreitung von Bio-Krusten zu, die aus heterotrophen Bakterien und Cyanobakterien bestanden (TAYLOR et al. 2014) mit denen die ersten terrestrischen Pilze wahrscheinlich eine flechtenähnliche Lebensgemeinschaft bildeten (YUAN et al. 2005; STRULLU-DERRIEN et al. 2018).

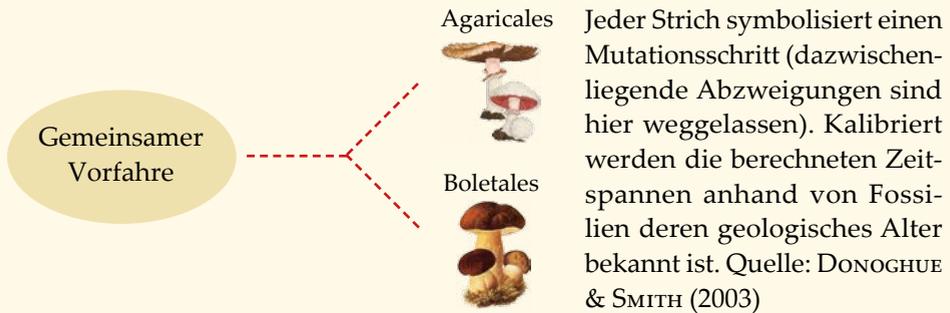
Woher haben die genannten Autoren ihre Daten? Da sind zunächst Fossilien aus Sedimenten und anderen Gesteinen, aber auch und insbesondere aus Bernstein. Dazu werde ich später noch ausführlicher kommen. Die zweite und mittlerweile wichtigste Quelle sind sogenannte molekulare Uhren. Trotz gewisser Unsicherheiten (s. Box 1) ist die Methode bei der Aufklärung des evolutionären Werdegangs der Pilze unverzichtbar.

Je weiter man in die Vergangenheit zurückgeht, um so vager werden die Aussagen, schon weil es kaum Fossilien gibt, mit denen die molekulare Uhr geeicht werden kann. So variiert z.B. der Zeitpunkt der möglichen Trennung zwischen Basidio- und Ascomyceten zwischen ca. 900 (HEDGES et al. 2006) und 650 Mio Jahren (TEDERSOO et al. 2018).

Zurück zum Landgang. Es waren unruhige Zeiten, damals gegen Ende des Ordoviziums (ca. 450 Jahre [Ma]): Häufige Vereisungen, stark schwankende Meeresspiegel,

Box 1 Wie tickt die molekulare Uhr?

Jeder Organismus unterliegt Veränderungen seiner DNA bzw. seiner Proteine. Dazu gehören Sequenzen, die neutral sind. Sie wirken sich nicht auf den Phänotyp aus, unterliegen also keinem Auslesedruck. Wenn die Mutationsrate solcher neutraler DNS-Abschnitte gleich bleibt, kann sie genutzt werden den Zeitpunkt abzuschätzen, wann sich zwei Arten im Laufe der Evolution getrennt haben:



Wenn es nur so einfach wäre! Leider sind die Mutationsraten nicht so konstant wie ursprünglich angenommen (BROMHAM 2016). So zeigt sich z.B. in einer Studie von BEIMFORDE et al. (2014) eine Unsicherheit von mehr als 100 Millionen Jahren bei der Auftrennung zwischen *Helvella* und *Gyromitra* gegen Ende der Kreidezeit. Schlussendlich sollte man sich vergegenwärtigen, dass kladistische Methoden auf statistischen Verfahren basieren, die unvermeidbare Unsicherheiten mit sich bringen (NAGY et al. 2012).

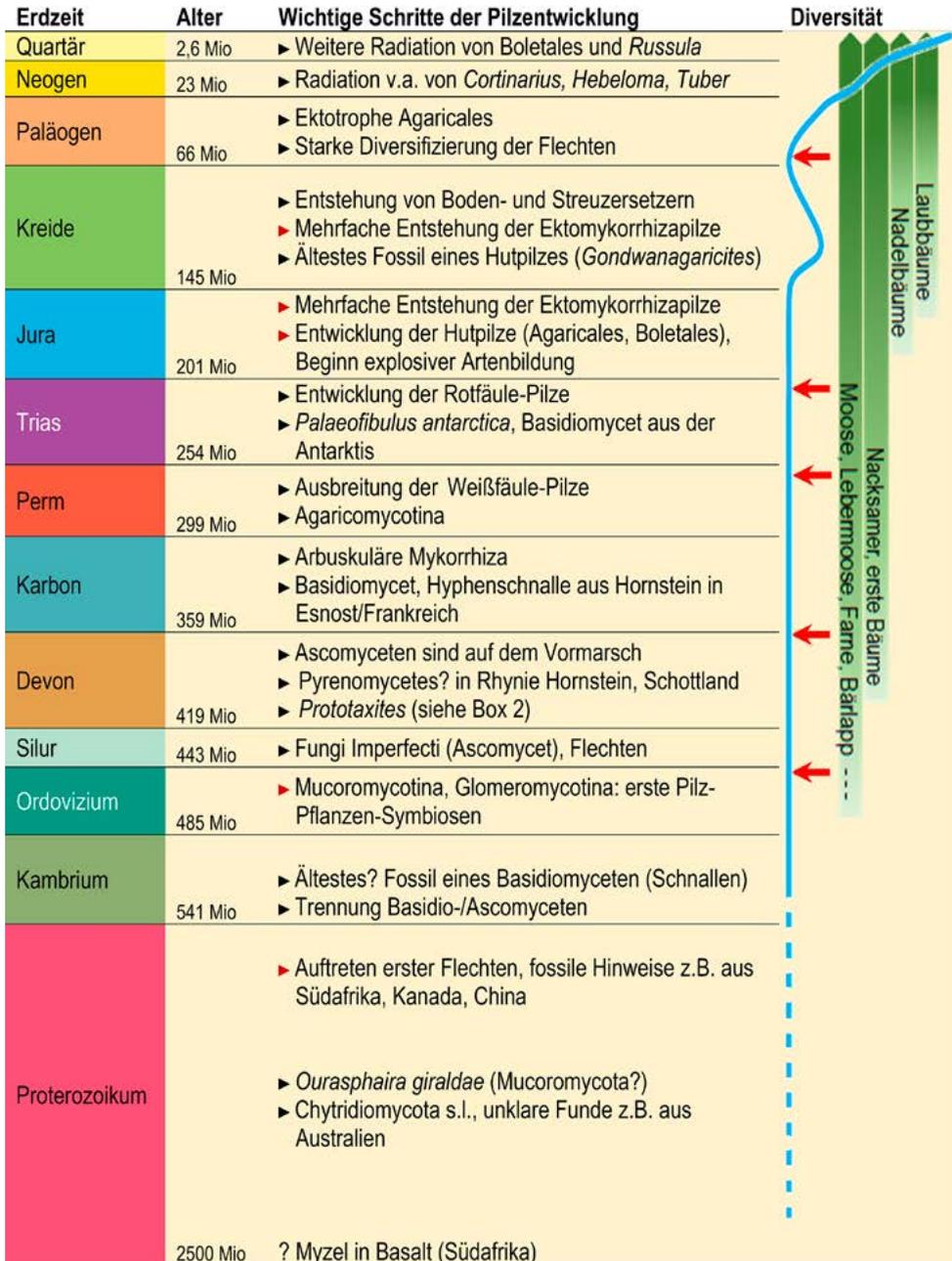
hohe Kohlendioxidkonzentrationen und heftige Vulkanaktivitäten (EDWARDS et al. 2015), paradoxerweise alles Zutaten um Artenbildung (Speziation) durch Selektionsdruck und geografische Isolierung zu beschleunigen (LEVIN 2004; MAYHEW 2006; SCHLUTER 2017).

Der weitere Weg der Pilze ist gepflastert mit Speziationsschüben („Radiationen“), eher ereignisarmen Perioden und z.T. extremen Artensterben (BOENIGK & WODNIOK 2015).

Vielfalt und Auslöschung

Wie bereits angesprochen, verläuft die Erdgeschichte im Wesentlichen turbulent. Vor allem vulkanische und tektonische Kräfte formen das Mosaik von Land- und Meeresflächen, wobei die Periode in der das Leben entstand (Archaikum, 4-2,5 Mrd), z.T. auch wegen der regelmäßigen Asteroideneinschläge, besonders ungemütlich gewesen sein muss (BOENIGK & WODNIOK 2015). Vielleicht auch aufgrund dieser Tatsache ist der Weg zu Lebensformen, aus denen auch die Pilze entstanden (Unikontae > einfachbeigeißelte Protisten: BRESINSKY et al. 2008), nur vage nachzuvollziehen.

Die weitere Entwicklung lässt sich aus Fossilien und der molekularen Uhr ableiten. Dabei ist zu beachten, dass Pilze in der Regel mit Pflanzen in Verbindung stehen, und das wahrscheinlich bereits kurz nach der „Eroberung“ der Landflächen (BOENIGK & WODNIOK 2015). Die wechselvolle Urgeschichte der Pilze ist in Tabelle 1 zusammengefasst.



Die Darstellung in Tabelle 1, einschließlich des Diversitätsschemas (basiert auf den bis dato in Bernstein beschriebenen Taxa: HALBWACHS 2019b), kann die Entwicklung nur blitzlichtartig abbilden, die wesentlichen Ereignisse werden dennoch deutlich. Rote Bullets markieren besonders innovative Entwicklungen, die in aller Regel zu intensiven Radiationen geführt haben. Hervorheben möchte ich die ersten Pilz-Pflanzensymbiosen vor ca. 510 Mio Jahren, weil sie vermutlich zu einer Coevolution und damit zur Beschleunigung der Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen beigetragen haben (THOMPSON 2017; LUTZONI et al. 2018). Auch das Auftreten der Hutpilze vor ca. 180 Mio Jahren löste eine explosive Radiation aus. Das lag wohl daran, dass durch die Anhebung der Sporenproduktion über die Bodenoberfläche die Verbreitung und Vermehrung terrestrischer Pilze erheblich effektiver wurde (VARGA et al. 2019). Die enorme Diversifizierung wird anhand eines Kladogramms deutlich (Abb. 1).

Box 2: Das Devonische Enigma - *Prototaxites*

Fossilien des mehrere Meter hohen raketenförmigen Organismus wurden bereits im 19. Jh. gefunden und zunächst als urtümliche Pflanzen interpretiert, dann als Algen, aufgerollte Lebermoose oder Riesenflechten (MOORE et al. 2011).



Erst seit wenigen Jahren erhärtet sich der Verdacht, dass es sich um einen Ascomyceten handeln könnte, möglicherweise lichenisiert (RESTALLACK & LANDING 2014; HONEGGER et al. 2017).

Weitere Informationen zu *Prototaxites* (und vielem mehr) sind zu finden bei www.david-moore.org.uk

Tabelle 1: Zusammenstellung der Pilzentwicklung im Laufe der Erdgeschichte anhand Fossilien- und molekularer Daten. Die Dynamik der pilzlichen (blau) und pflanzlichen (grün) Artentwicklung wird begleitend in der letzten Spalte schematisch dargestellt. Rote Pfeile markieren Massensterben. Der Farbcode und die Einteilung folgen der International Commission on Stratigraphy (www.stratigraphy.org). Quellen: BERBEE & TAYLOR (2001); WELLMAN (2003); WIKSTRÖM et al. (2003); BINDER & HIBBETT (2006); MATHENY et al. (2006); MILLER et al. (2006); (2008); SOLTIS et al. (2008); BIDARTONDO et al. (2011); KRINGS et al. (2011); RYBERG & MATHENY (2011); BONITO et al. (2013); TAYLOR et al. (2014); BOENIGK & WODNIOK (2015); BENGTSON et al. (2017); SEYFULLAH et al. (2018); STRULLU-DERRIEN et al. (2018); LORON et al. (2019); VARGA et al. (2019).

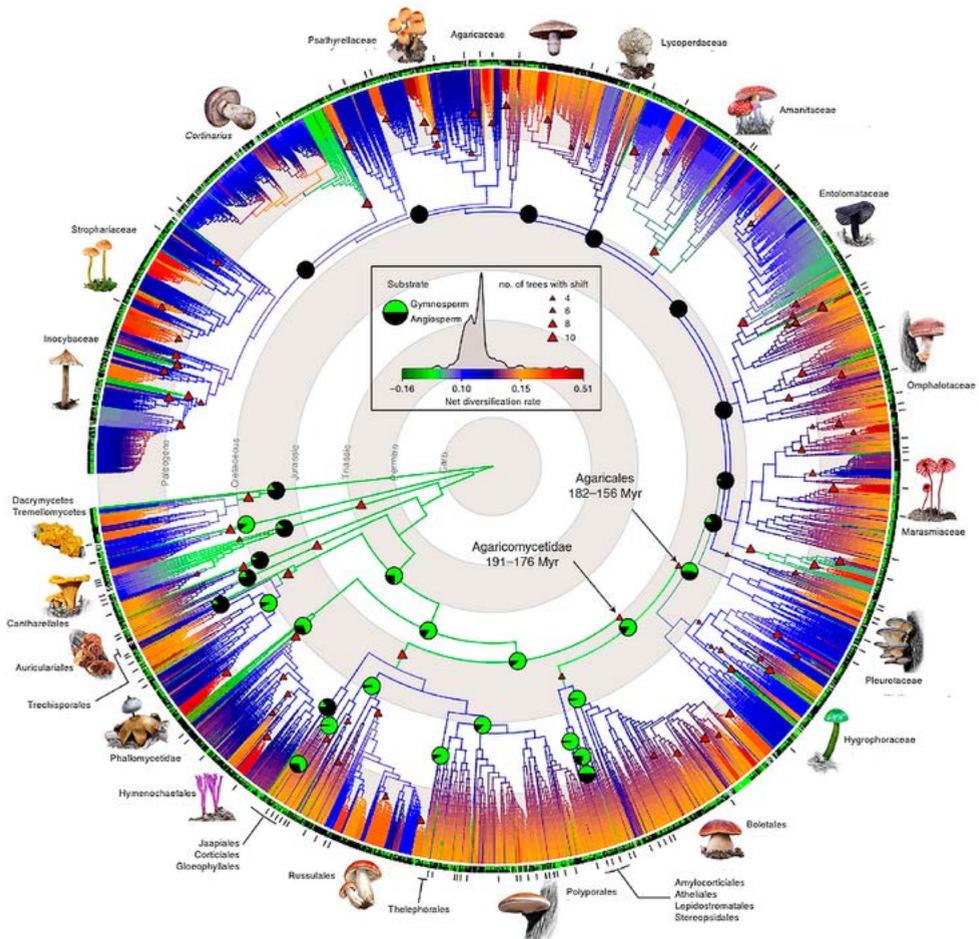


Abb. 1: Kladogramm zur Radiation der Hutpilze (verändert nach Varga et al. 2019) beginnend vor dem Karbon (dargestellt als Wurzel des phylogenetischen Baumes im Zentrum des Kladogramms). Die explosionsartigen Aufspaltungen der Abstammungslinien („Lineages“) innerhalb der Agaricomycotina haben vor allem zu Beginn des Paläogens stattgefunden (vor ca. 60 Mio Jahren). Das Insert in der Mitte zeigt die Diversifikationsraten als Farben (je wärmer, um so höher). Lizenz: Attribution 4.0 International (CC BY 4.0), Link: creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.de

Es ist bemerkenswert, dass die Massensterben auf den ersten Blick keine sichtbaren Spuren in der Radiation der Pilze hinterlassen haben (Tabelle 2).

Tab. 2: Die „Fünf Großen Massensterben“ (BOENIGK et al. 2015)

Erdzeit	Mio J.	Generelle Auswirkungen	Auswirkungen auf Pilze
Ordovizium/ Silur	~444	85% aller Arten starben aus, v.a. marine Taxa	Unbekannt
Devon	~360	75% aller Arten starben aus, v.a. Riffbildner	Evtl. Selektionsdruck zu terrestrischer Lebensweise, da die Sauerstoffkonzentration in den Meeren sank
Perm/ Trias	260-252	96% mariner und 65% terrestrischer Arten verschwanden, wahrschein- lich wegen eines dramati- schen Temperaturanstiegs zwischen 5° und 10°C	Pflanzen waren besonders betroffen. Es entstand ein rasanter Anstieg von Pilzarten wegen der großen Massen an Pflanzenresten (Weiß- und Braunfäule) (STEINER et al. 2003). In der Folgezeit könnten Diversität und Abundanz solcher Pilze durch den Abbau der Substrate wieder eingebrochen sein. BEIMFORDE et al. (2014) wiesen darauf hin, dass die ökologische Diversität in jeder Ascomycota Lineage dafür sorgten, dass zumindest einige Taxa aus jeder Gruppe in der Lage waren solch globale Krisen zu überstehen
Trias/ Jura	~210	Wahrscheinlich durch massi- ven Vulkanismus ausgelöst, ca. 80% aller Arten starben aus	Veränderungen in den vorherrschenden Formen terrestrischer Primärpro- duktivität (PIEŃKOWSKI et al. 2011) könnte die Pilzdiversität beeinträchtigt haben
Kreide/ Paläogen	~66	Wahrscheinlich durch einen gewaltigen Meteoriteneinschlag ausgelöst, ca. 75% aller Organismen starben aus (Dinosaurier!)	Wahrscheinlich nur vorüber- gehende Beeinträchtigung der Pilze (SWEET & BRAMAN 2001)

Allerdings dürfte es so einfach nicht gewesen sein. Inzwischen kann man davon ausgehen, dass die „Großen Fünf“ zu durchgreifenden Veränderungen der Umwelt und der Artenspektren geführt haben, zumindest bei den Pflanzen (MCELWAIN & PUNYASENA 2007). Davon waren auch die Pilze betroffen, die in vielfältiger Weise auf Pflanzen angewiesen sind. Solch vordergründig katastrophale Ereignisse können durch einsetzende genetische Diversifizierung u.a. aufgrund neu entstehender ökologischer Nischen zu Artenexplosionen führen. Vielleicht war die letzte Extinktionsepisode vor rund 60 Mio. Jahren ein solcher Ausgangspunkt. Auffällig ist dabei, dass besonders die Hutpilze einen ausgeprägten Sprung nach vorne gemacht haben, wie bereits in Abb. 1 gezeigt. Es scheint dass v.a. genetisch bedingte morphologische Innovationen, die mit der Verbreitungsfähigkeit eines Pilzes zu tun haben, zu besonders heftiger Artenbildung führt (siehe auch LOMOLINO et al. 2006). Ein weiteres Beispiel könnte die auffällig vielfältige Diversifikation von einigen Ektomykorrhizagruppen sein, die – wie es scheint - als Schlüssel-Innovation ausgeprägte Ornamentierungen der Sporen entwickelt haben (Abb. 2)

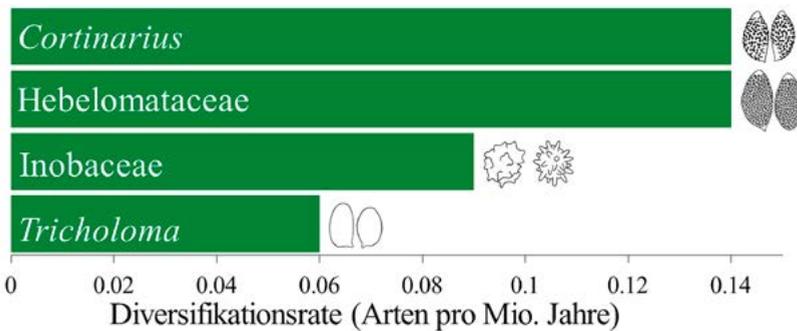


Abb. 2: Die stark ornamentierten Cortinarien, Hebelomataceae und Inocbaecae haben deutlich höhere Diversifikationsraten als z.B. *Tricholoma*. Quellen: RYBERG & MATHENY (2011), Sporenbilder KNUDSEN & VESTERHOLT (2012) mit freundlicher Genehmigung von Henning Knudsen

Sporenornamentierung bei Ektomykorrhizapilzen könnten zu Vorteilen bei der Verbreitung durch Wirbellose führen, wie z.B. Springschwänze, da mit solchen Vektoren die Sporen besser in den Boden gelangen, also in die Nähe von Wirtswurzeln (HALBWACHS & BÄSSLER 2015; HALBWACHS et al. 2015; CALHIM et al. 2018). Ob es tatsächlich einen ursächlichen Zusammenhang gibt, bleibt derzeit Spekulation.

Nun eine weitere Schlüsselinnovation in der Evolution der Pilze: Sex! In seinen ersten Formen waren es lediglich unterschiedliche Kodierungen in ihrer DNS („Mating System“), die im Wesentlichen schädliche Inzucht verhinderte (Box 3).

Welche Schlüsselinnovationen in welcher Kombination zu besonderen Schüben der Artenbildung führten, ist noch weitgehend unbekannt. Es sind ja nicht nur die bereits erwähnten Stammlinien der Ektomykorrhizapilze, die sich besonders explosiv entwickelt haben. Auch andere Großpilze weisen ähnliche Dynamiken auf (Abb. 3).

Box 3: Mating Systems

Pilze, als eukariotische (Zellen mit Kern) Organismen, können sich in der Regel durch den Austausch von Genen (Rekombination) mittels Hyphenverschmelzung (Karyogamie) und nachfolgender Kernteilung vermehren. Dieser Vorgang verwirft die genetischen Anlagen zweier Individuen, so dass daraus Nachwuchs entsteht, der die Eigenschaften der Eltern umkombiniert. Es entsteht eine genetische Vielfalt, die es den Pilzen z.B. besser ermöglicht, sich an ändernde Umweltbedingungen anzupassen. Der Austausch gleicher oder ähnlicher Erbinformation wäre deshalb wenig sinnvoll (FRASER & HEITMAN 2004). Damit dies vermieden wird, sorgen die Mating Systems dafür, dass nur dann Rekombinationen stattfinden, wenn gewisse Genmarkierungen dies erlauben (siehe z.B. MOORE et al. 2011). Vorstufen eines solchen Mechanismus sind bereits bei den Jochpilzen zu finden (DYER 2008), die vermutlich im Präkambrium entstanden (TAYLOR et al. 2014).

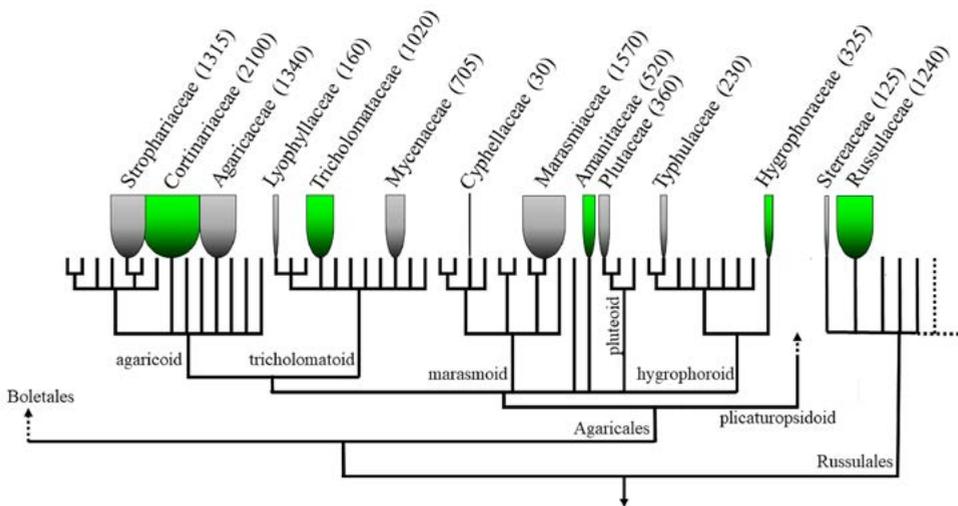


Abb. 3: Diversitätsmuster einiger Lineages der Agaricomycotina (Baum basierend auf MATHENY et al. 2006; MILLER et al. 2006; MATHENY et al. 2007). Die geschätzten Artenzahlen in Klammern nach den Familienbezeichnungen KIRK et al. (2011) entnommen. Grüne Symbole kennzeichnen komplett oder teilweise ektotrophe, graue Symbole die saproben Familien.

So zeigt auch *Marasmius* eine hohe Diversität, trotz unauffälliger Morphologie und saproben Lifestyle.

Mehr Erklärungsansätze für Unterschiede von Artenzahlen beziehen sich z.B. auf ökologische und regionale Faktoren (RABOSKY 2009). Auch einige chromosomale Mechanismen könnten für die erratischen Speziationismuster relevant sein, z.B. Transposons („Springende Gene“, die Evolution beschleunigen können) (BROMHAM

2016). Dies alles weist auf den Bedarf an Forschung hin, z.B. hinsichtlich des Einflusses von morphologischen Merkmalen auf die reproduktive und Ausbreitungs-Fitness von Pilzen, aber auch ihrer Evolvierbarkeit.

Fossile Zeugen

Vieles was wir über die Vergangenheit der Pilze wissen, verdanken wir Fossilien, so selten sie auch aufgrund ihrer vergänglichen Natur erhalten geblieben sind (TAYLOR et al. 2014). Pilzfossilien haben aber oft den Nachteil, dass lediglich in Abdrücken erhalten sind, die nur eine eingeschränkte Interpretation zulassen. Irrtümer sind deshalb vorprogrammiert, auch für erfahrene Paläontologen und Mykologen. Pilzeinschlüsse in Bernstein sind aufgrund ihrer Dreidimensionalität besser einzuordnen. Aber selbst vermeintlich gut erhaltene morphologische Merkmale von Pilzen in Bernstein können auf die falsche Fährte führen. So haben DÖRFELT & STRIEBICH (2000) ein Fossil in Bitterfeld Bernstein als *Palaeocybe striata* beschrieben. Einige Jahre später identifizierten SCHMIDT & DÖRFELT (2007) das Fossil als ein ausgestorbene Mitglied der Matoniaceae, ein Zwergfarn. Aber solche Irrtümer sind eher selten

Box 4: In Bernstein gefangen

Bernstein ist fossilisiertes Harz von verschiedenen Bäumen aus fast allen Zeitaltern seit dem Karbon. Die meisten der etwa 35 Vorkommen weltweit stammen aber aus den Epochen seit der Kreidezeit, also beginnend mit etwa 145 Mio Jahren (KRUMBIEGEL & KRUMBIEGEL 1994). Jüngere (<1 Mio. Jahre), subfossile Bernsteine bezeichnet man als Kopale (PENNEY & PREZIOSI 2010). Einschlüsse von Organismen sind nicht so selten, je nach dem wo die Bernsteine herkommen. In dominikanischem Bernstein sind >75% Insekten, die Pilze sind gerade einmal mit <1% vertreten (POINAR JR & POINAR 1999).



Links baltisches Granulat; Mitte Myanmar mit winzigen Insekten-einschlüssen; Rechts Kopal aus Madagaskar (Sammlung des Autors)

Was ist mit eingeschlossener DNA (Jurassic Park lässt grüßen)? Leider muss man davon ausgehen, dass die DNA in allem was älter als 1 Mio. Jahre ist, zu sehr degradiert ist, um molekulare Analysen zuzulassen (PENNEY & GREEN 2010).

und schmälern weder die Arbeit von Wissenschaftlern, noch den Wert von Pilzfossilien, vor allem wenn es um höhere Pilze in Bernstein geht (POINAR JR 2016) (Box 4). Der Erhaltungsgrad ist meist besser als in mineralischen Sedimenten und Gesteinen, auch wenn es häufig technisch nicht einfach ist, sie optisch zu untersuchen (PENNEY & GREEN 2010).

Angesichts der Tiefenschärfeprobleme beim Aufspüren pilzlicher Mikrofossilien in dreidimensionalen Bernsteinstücken, wurde eine Methode entwickelt, mit Hilfe von Lösungsmitteln Einschlüsse aus Bernstein zu isolieren (HALBWACHS 2019a). Es ist eine relativ einfache und preisgünstige Technik, die tatsächlich z.T. zu beeindruckenden Ergebnissen führt. Einige Details dazu und zu anderen Fossilienformen finden sich in den folgenden Kapiteln.

Ascomycota

Schlauchpilze sind seit dem Kambrium (ca. 530 Mio Jahre, PRIETO & WEDIN 2013) mit gegenwärtig ca. 64000 beschriebenen Arten ein wesentlicher Teil der Pilzflora geworden (KIRK et al. 2011). Eindeutige fossile Zeugen aus der Zeit davor sind recht mager und wenig aussagekräftig. Erst der bereits erwähnte Fund in Rhynie Hornstein (Chert) lieferte einen Nachweis (Abb. 4a). Ein weiteres Beispiel ist ein *Aspergillus* in Dominikanischem Bernstein (Abb. 4b).

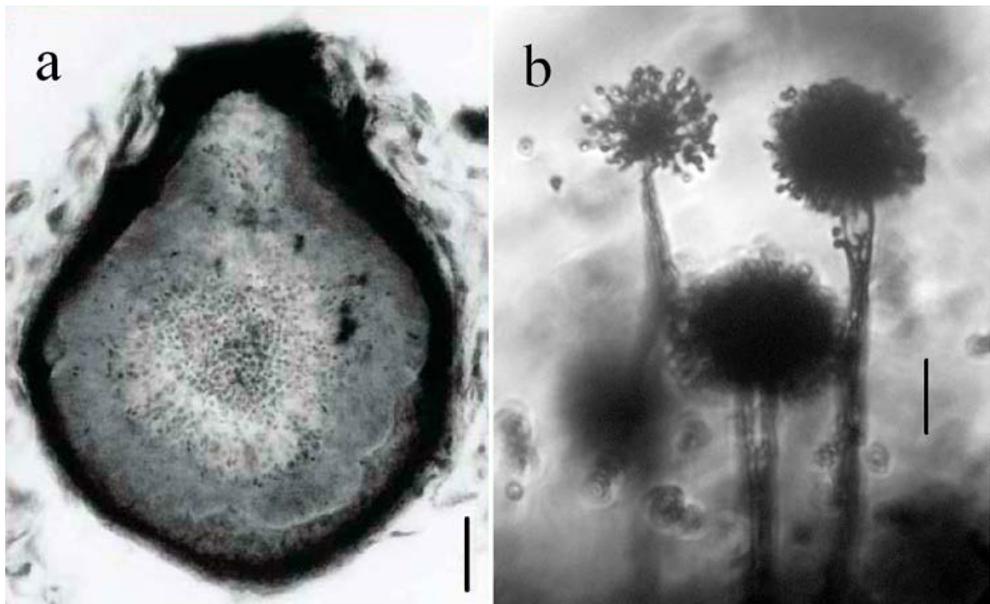


Abb. 4: a - Längsschnitt eines Peritheciums von *Paleopyrenomycetes devonicus* Taylor, Hass, Kerp, Krings et Hanlin aus Rhynie Chert (ca. 400 Mio. Jahre). Quelle: TAYLOR et al. (1999), Springer Lizenz Nr. 4558171315501; Maßstabsbalken 50 μm bCa. - Konidien eines *Aspergillus* (Unterer Miozän, ca. 17,5 Mio. Jahre). Quelle: THOMAS & POINAR JR (1988), freundlicherweise zur Verfügung gestellt von George Poinar; Maßstabsbalken 100 μm

Weitere Beispiele stammen aus den Untersuchungen mittels Lösemittel-Behandlung von Bernstein (Abb. 5).



Abb. 5: a, b – Ascosporen in einem Pflanzenrest (Sumatra, Miozän ~23 Mio. Jahre), 6,5x13 µm bzw. 10x18 µm; c – Konidium (Mexiko, ~16 Mio. Jahre), 13x35 µm; d – Ascosporen cf. *Peziza* sp. (Mexiko, ~16 Mio. Jahre), 10x20,5 µm; alle Fotos vom Autor

Basidiomycota

Etwa 60 Mio. Jahre jünger als die Ascomycota, sind die Basidiomycota (TAYLOR & BERBEE 2006). Bis 2011 sind knapp 32000 Arten beschrieben worden (KIRK et al. 2011). Die Gründe, warum die Basidiomycota artenärmer sind als die Ascomycota, sind offenbar vielfältig. Zum Einen ist die Evolutionsgeschwindigkeit (Speziationsrate) bei den Ascomyceten um etwa 20% höher, wobei die artenreichen Sordariomyceten besonders schnell neue Arten bilden (WANG et al. 2010). Auffällig ist, dass Ascomyceten über ein um durchschnittlich 20% größeres Genom verfügen als Basidiomyceten, ohne dass es klar ist, warum dies so ist (MOHANTA & BAE 2015). Wie auch immer, einige Organismengruppen mit großen Genomen haben eine erhöhte Speziationsrate (z.B. bei einigen Fischen, KRAAIJEVELD 2010), und möglicherweise ist dies bei den Ascomyceten auch der Fall. Letztlich lassen sich aber Speziationsraten nicht durch einen einzelnen Faktor erklären. Die Zusammenhänge und Kausalitäten sind zu komplex und erfordern weitere, intensive Forschung, v.a. auf molekularer Ebene.

Das bis dato älteste Fossil eines Makro-Basidiomyceten stammt aus der Kreidezeit (ca. 115 Mio. Jahre). Es ist ein Lamellenpilz und wurde als *Gondwanagaricites magnificus* beschrieben, der zu den Agaricales gehört (HEADS et al. 2017). Das Fossil zeigt die typische Architektur eines champignonartigen Pilzes (Abb. 6).

Die bislang ältesten Hyphen mit Schnallen eines Weißfäulepilzes wurden aus dem Unteren Kambrium beschrieben (Abb. 7).

Zwei weitere recht spektakuläre Funde sind in Bernstein zu Tage getreten (Abb. 8). Auch aus unseren Untersuchungen über Bernsteinseinschlüsse konnten wir einige Mikrofossilien isolieren, die eindeutig Basidiomyceten zuzuordnen sind (Abb. 9).

Ich bin sicher, dass es noch weitere Funde dieser Art geben wird und damit ggf. Lücken im Fossilbefund geschlossen werden können.



Abb. 6: *Gondwanagaricites magnificus* aus Brasilien, Ceará, Chapada do Araripe; die Lamellen sind als Reste auf der linken, oberen Seite gut zu identifizieren. Quelle: HEADS et al. (2017), Lizenz: Attribution 4.0 International (CC BY 4.0), Link: creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.de



Abb. 7: Hyphen eines ca. 500 Mio. Jahre alten Basidiomyceten mit Schnallen; Quelle: (TIAN et al. 2018), freundlicherweise zur Verfügung gestellt von Ning Tian; Maßstabsbalken 10 μm

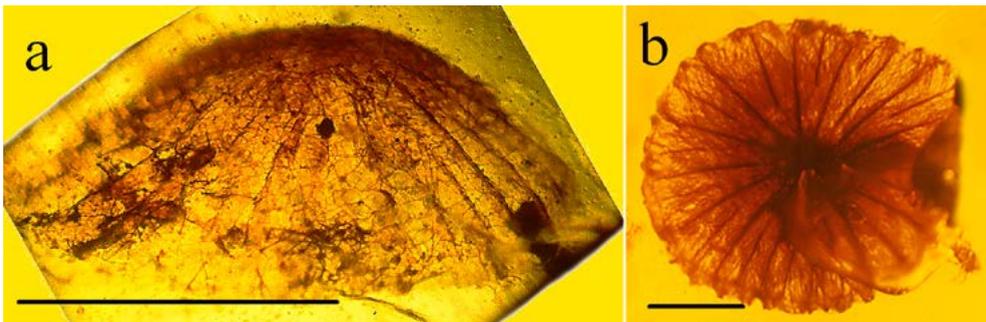


Abb. 8: Basidiomyceten fossilisiert in Bernstein; a - *Palaeoagaracites antiquus* (Myanmar, Obere Kreide ~100 Mio. Jahre); b - *Coprinites dominicana* (Dominikanische Republik, Miozän ~18 Mio. Jahre); Quelle: POINAR JR (2016), die Aufnahmen wurden freundlicherweise von George Poinar zur Verfügung gestellt; Maßstabsbalken 1 mm;

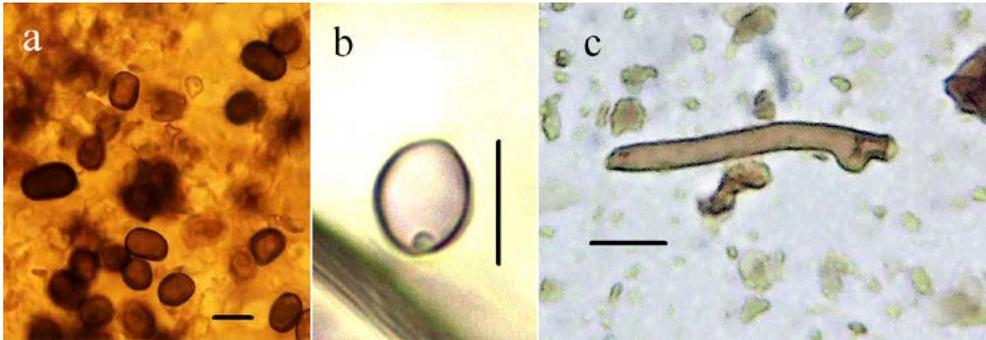


Abb. 9: Mikrofossilien von Basidiomyceten aus Bernstein; a – Basidiosporen cf. *Psathyrella* (Baltikum, Eozän ~36 Mio. Jahre); b – Basidiospore cf. *Coprinus* s.l. (Baltikum, Eozän ~36 Mio. Jahre); c – Hyphe mit Schnalle (Sumatra, Miozän ~23 Mio. Jahre); Maßstabsbalken 10 µm; alle Fotos vom Autor

Parasiten und Symbiosen

Pilzliche Endophyten haben offenbar bereits beim Landgang der Pflanzen eine wichtige Rolle gespielt, wobei der Übergang von Parasiten zu Mutualisten fließend war (KRINGS et al. 2012). Ein Beispiel sind arbuskuläre Hyphenstrukturen aus Schichten des Unteren Perms in Deutschland (Abb. 10).

Assoziationen mit Tieren sind ebenfalls recht alt. Im Burgsvik-Sandstein (Gotland, Schweden, Oberer Silur ~425 Mio. Jahre) wurden Koprolithen (fossile Exkremente) von Bodenarthropoden (Springschwänze, Milben oder Tausendfüßer) gefunden, die große Mengen an Hyphen und Sporen von Ascomyceten enthielten (SHERWOOD-PIKE & GRAY 1985) (Abb. 11)

Hier geht es wahrscheinlich um Pilze als Nahrungsquelle, wobei interessanterweise die meisten in Bernstein gefundenen Mücken Pilzmücken sind (ROSS 2010). Dies weist auf eine reiche Pilzflora in den damaligen feucht-warmen bis tropischen Bernsteinwäldern hin.

Symbiotische Formen (Parasitismus bis hin zu Mutualismus, siehe Box 5) sind in der frühen terrestrischen Erdgeschichte zunächst zusammen mit Pflanzen bekannt und sind möglicherweise eine Voraussetzung gewesen, Land zu besiedeln (SELOSSE & STRULLU-DERRIEN 2015). Dabei nahmen Flechten eine frühe Sonderstellung ein, weil sie extrem anpassungsfähig waren (TAYLOR et al. 2014) und als Urahnen wichtiger Ascomyceten-Gruppen wie *Aspergillus* und *Penicillium* gelten (LUTZONI et al. 2001). Die Assoziation zwischen Pilzen, Cyanobakterien bzw. Algen ist augenscheinlich eine außerordentlich erfolgreiche Symbiose, weil sie etwa 30 mal (!) in der Erdgeschichte unabhängig von einander entstanden ist (LÜCKING & NELSEN 2018). Besonders intensive Radiationen begannen im Paläogen vor ca. 50 Mio. Jahren (KETTUNEN et al. 2017), wie z.B. in Bitterfeld-Bernstein belegt (Abb. 12).

Aber auch parasitische Beziehungen z.B. zwischen Ascomyceten und Pflanzen sorgen für eine beschleunigte Evolution. Es entsteht das sogenannte Syndrom der „Roten

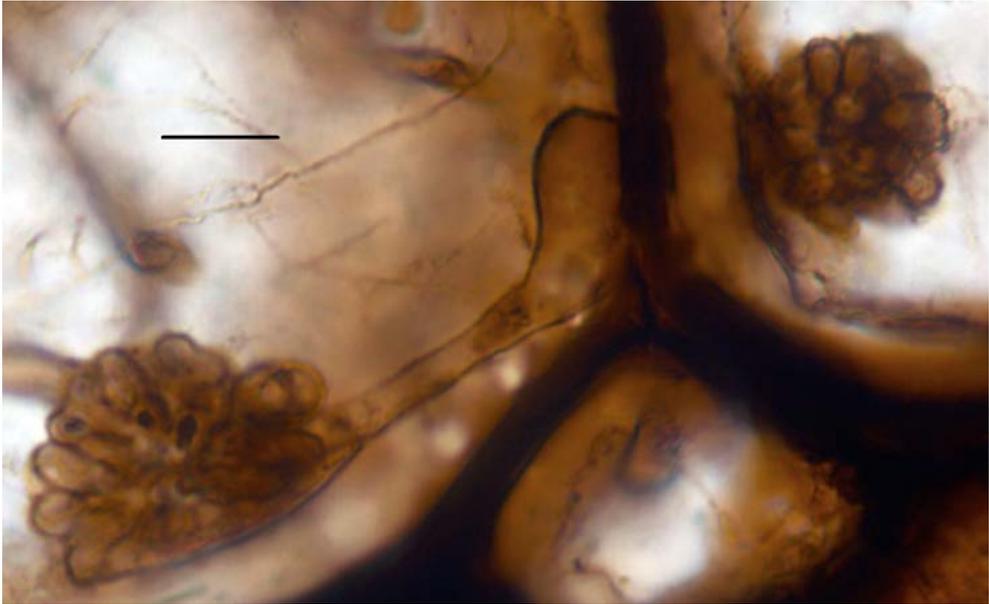


Abb. 10: Arbuskuläre Hyphenstrukturen mit Appressorien an einer *Psaronius*-Wurzel (ein Baumfarn); das Foto wurde freundlicherweise von Michael Krings zur Verfügung gestellt; Maßstabsbalken 10 μm

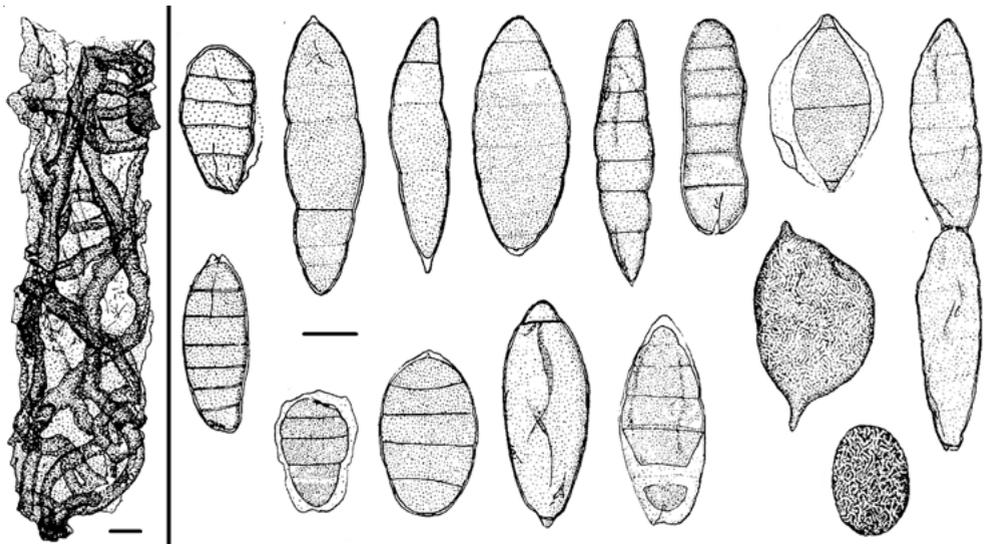


Abb. 11: Pilzfragmente aus Koprolithen (Oberer Silur ~425 Mio. Jahre); links: Fragment mit Hyphen; rechts: diverse Ascosporen; Quelle: SHERWOOD-PIKE & GRAY (1985), Linzennummer 4560231088779 (J. Wiley); Maßstabsbalken 10 μm

Box 5: Symbiose, eine dehnbare Beziehungskiste

Zunächst eine Begriffsklärung: Wann sprechen wir von Symbiose, wann von Mutualismus? Oder ist beides dasselbe? In deutschen als auch englischen Sprachgebrauch geht das munter durcheinander, zumal es Zwischenformen gibt. Sensu LEWIS (1985) geht es um die verschiedenen Lebensbeziehungen (Symbiose) von zwei oder mehreren Organismen:

	+*	-	Spezies 1	*Effekt: - negativ, + positiv
+	Mutualismus		Spezies 2	
-	Parasitismus	Konkurrenz		Vereinfacht nach Bronstein 1994)

Beispiele bei Pilzen:

Konkurrenz	Verdrängung von <i>Xylaria hypoxolon</i> durch <i>Megacollybia platyphylla</i> in Totholz (RAYNER & WEBBER 1984)
Parasitismus	<i>Armillaria</i> sp. an lebenden Bäumen (Jahn 1979)
Mutualismus	Ektomykorrhiza von <i>Gomphidius maculatus</i> mit Lärche

Darüber hinaus gibt weitere Kombinationen, die zeigen, dass Symbiose kein fest umschriebener „Lifestyle“ ist, sondern ein Kontinuum darstellt (BRONSTEIN 1994). Symbiosen sind offenbar Triebmittel der Evolution. Eine der profiliertesten Biologinnen unserer Zeit, Lynne Margulis, ging sogar davon aus, dass Symbiosen allgegenwärtig und für die Entwicklung und Fortbestand des Lebens unverzichtbar waren und sind (MARGULIS 1998).

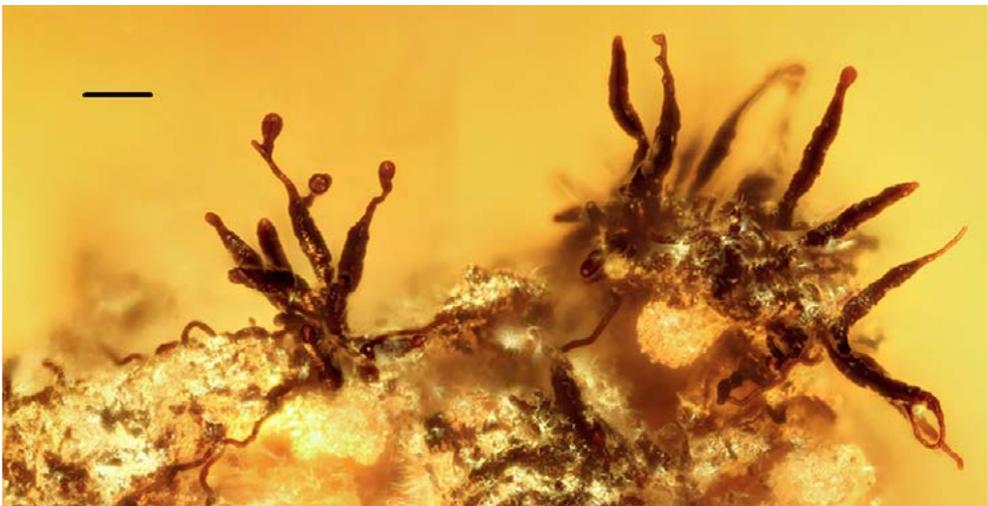


Abb. 12: Konidien einer Flechte aus dem Oligozän (ca. 25 Mio. Jahre) (aff. *Sporidesmium*); Quelle: KETTUNEN et al. (2016), Lizenznummer 4561960273780 (J. Wiley); Maßstabsbalken 50 µm

Königin“, die in Lewis Carrols Parabel „Alice hinter dem Spiegel“ (eine Fortsetzung von „Alice im Wunderland“), die immer schneller rennen musste, um nicht unterzugehen. Parasiten rufen Anpassungsreaktionen des Wirtes hervor, die vom Parasiten seinerseits mit einer Anpassung beantwortet wird, um den Schutz des Wirtes zu durchbrechen. Eine evolutionäre Kettenreaktion setzt ein, die Artenbildung beschleunigt sich (VAN VALEN 1977). Eine weitere bedeutsame Entwicklung war die mehrfache Entstehung von ektotrophen Lebensgemeinschaften zwischen Asco- bzw. Basidiomyceten und Gehölzen, die vor ca. 200 Mio. Jahren einsetzte. Ein beeindruckendes fossiles Beispiel wurde in indischem Bernstein („Cambay amber“) entdeckt (Abb. 13).

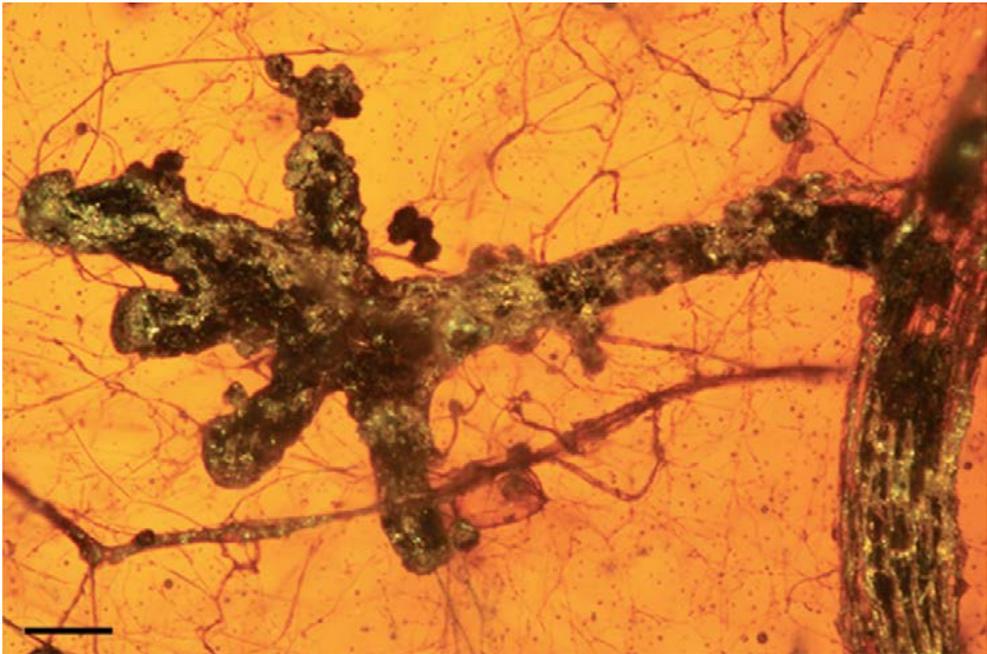


Abb. 13: Feinwurzel eines Flügelfruchtgewächses (Dipterocarpaceae) eingehüllt von einem für einen Ektomykorrhizapilz typischen Hyphenmantel aus dem indischen Unteren Eozän (ca. 52 Mio. Jahre). Es ist ein Ascomycet (*Eomelanomyces cenococcoides* Beimforde, Dörfelt et A.R. Schmidt); Quelle: BEIMFORDE et al. (2011), Lizenznummer 4560630539390 (J. Wiley); Maßstabsbalken 100 µm

Die in der Entwicklung der Pilze mehrfach hervorgebrachte mutualistische Lebensweise (v.a. Mykorrhiza) führt zu neuen ökologischen Chancen und damit zu signifikanten Radiationen (LUTZONI & PAGEL 1997; HOYSTED et al. 2018).

Impulse

Was zeigt uns die unendliche Geschichte der Pilze? Sicher nicht, dass sie gemütlich vor sich hin evolviert sind. Es gibt auffällige Schübe der Artenbildung, die teilweise explosiv ausfielen. Es ist ein Phänomen, das zur Theorie des Punktualismus von ELDREDGE & GOULD (1972) passt, die einen sprunghaften Verlauf der Evolution

postulierten. Wesentliche Impulse, die zu abrupten Radiationen bei den Pilzen geführt haben, bestanden in

- symbiotischen Beziehungen v.a. zu Pflanzen als Endophyten (KRINGS et al. 2012)
- Entstehung der Flechten (LÜCKING & NELSEN 2018)
- Mykorrhizen; sie waren besonders innovativ und erfolgreich im Sinne der Ausformung und Widerstandsfähigkeit von Ökosystemen (VAN DER HEIJDEN et al. 2015)
- Entwicklung der Hutpilze bei den Agaricomycotina, was zu höherer Ausbreitungs- und reproduktiver Fitness führte (VARGA et al. 2019). Diese Auslegung mag zu simplistisch sein, weil diese Radiation eine Vielfalt morphologischer Merkmale und Kombinationen mit sich brachte (ZMITROVICH & WASSER 2011).
- (Teil-) Extinktionen wie gegen Ende der Kreidezeit bei der zwei Drittel aller Organismen ausstarben

Wie geht es weiter? Evolution ist keine gerichtete Kraft, die sich nur aus Schritten von „Verbesserungen“ zusammensetzt. Evolution ist eine Bastlerin (JACOB 1977), was durch Versuch und Irrtum zu Anpassungen und Speziation führt. Welche neuen evolutionären Impulse es bei der weiteren Entwicklung der Pilze geben wird, kann niemand vorraussagen. Nur eines ist klar. Die fortschreitende Zerstörung unserer natürlichen Umwelt lässt zunächst nichts Gutes ahnen, weil die Einschränkungen ökologischer Vielfalt die evolutionären Chancen zumindest beeinträchtigen (siehe z.B. stateoftheworldfungi.org/2018/). Es ist daher Aufgabe, auch in der Mykologie, dagegen alles zu unternehmen, was möglich ist.

Danksagung

Bedanken möchte ich mich bei allen Kollegen, die mir freundlicherweise Bildmaterial überlassen haben:

Geoffrey Kibby (British Mycological Society), Michael Krings (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie), George Poinar (Oregon State University), Ning Tian (Chinese Academy of Science), Geert Schmidt-Stohn (Bienenbüttel) und Gareth Griffith (Aberystwyth/Wales) verdienen besonderen Dank für ihr Kommentare zum Manuskript.

Stellungnahme

Der Autor versichert, dass keine speziellen Genehmigungen für die Durchführung der Arbeit nötig waren. Die Arbeit wurde aus Mitteln des Autors finanziert.

Literatur

BEIMFORDE C, FELDBERG K, NYLINDER S, RIKKINEN J, TUOVILA H, DÖRFELT H, GUBE M, JACKSON DJ, REITNER J, SEYFULLAH LJ (2014) Estimating the Phanerozoic history of the Ascomycota lineages: combining fossil and molecular data. *Molecular phylogenetics and evolution* 78: 386-398.

- BEIMFORDE C, SCHÄFER N, DÖRFELT H, NASCIMBENE PC, SINGH H, HEINRICHS J, REITNER J, RANA RS, SCHMIDT AR (2011) Ectomycorrhizas from a Lower Eocene angiosperm forest. *New Phytologist* **192**(4): 988-996.
- BENGTSON S, RASMUSSEN B, IVARSSON M, MUHLING J, BROMAN C, MARONE F, STAMPANONI M, BEKKER A (2017) Fungus-like mycelial fossils in 2.4-billion-year-old vesicular basalt. *Nature Ecology & Evolution* **1**: Art. no. 0141.
- BERBEE ML, TAYLOR JW (2001) Fungal molecular evolution: gene trees and geologic time. In ESSER K, LEMKE PA: *Systematics and evolution*. Springer: 229-245.
- BIDARTONDO MI, READ DJ, TRAPPE JM, MERCKX V, LIGRONE R, DUCKETT JG (2011) The dawn of symbiosis between plants and fungi. *Biology letters* **7**(4): 574-577.
- BINDER M, HIBBETT DS (2006) Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia* **98**(6): 971-981.
- BOENIGK J, WODNIOK S (2015) *Biodiversität und Erdgeschichte*. Springer Berlin Heidelberg.
- BOENIGK J, WODNIOK S, GLÜCKSMAN E (2015) *Biodiversity and Earth History*. Springer Berlin Heidelberg.
- BONITO G, SMITH ME, NOWAK M, HEALY RA, GUEVARA G, CÁZARES E, KINOSHITA A, NOUHRA ER, DOMÍNGUEZ LS, TEDERSOO L (2013) Historical biogeography and diversification of truffles in the Tuberales and their newly identified southern hemisphere sister lineage. *PLoS One* **8**(1): e52765.
- BRESINSKY A, KÖRNER C, KADEREIT JW, NEUHAUS G, SONNEWALD U (2008) *Lehrbuch der Botanik*, 36. edition. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- BROMHAM L (2016) *An introduction to molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University Press.
- BRONSTEIN JL (1994) Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in ecology & evolution* **9**(6): 214-217.
- CALHIM S, HALME P, PETERSEN JH, LÆSSØE T, BÄSSLER C, HEILMANN-CLAUSEN J (2018) Fungal spore diversity reflects substrate-specific deposition challenges. *Scientific Reports* **8**(1): 5356.
- DONOGHUE PCJ, SMITH MP (2003) *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record*. CRC Press.
- DÖRFELT H, STRIEBICH B (2000) *Palaeocybe striata*, ein neuer fossiler Pilz in Bernstein des Tertiär. *Zeitschrift für Mykologie* **66**: 27-34.
- DYER PS (2008) Evolutionary biology: genomic clues to original sex in fungi. *Current Biology* **18**(5): R207-R209.
- EDWARDS D, CHERNS L, RAVEN JA (2015) Could land-based early photosynthesizing ecosystems have bioengineered the planet in mid-Palaeozoic times? *Palaeontology* **58**(5): 803-837.
- ELDREDGE N, GOULD SJ (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In SCHOPF T: *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper & Company, San Francisco: 82-115.
- FRASER JA, HEITMAN J (2004) Evolution of fungal sex chromosomes. *Molecular microbiology* **51**(2): 299-306.
- HALBWACHS H (2019a) Detecting fungal spores and other micro-fossils in amber and copal by solvent treatment. *Palynology* Submitted.
- HALBWACHS H (2019b) Fungi trapped in amber – a fossil legacy frozen in time. *Mycological Progress Preprint-Doi: 10.13140/RG.2.2.27259.57126*.

- HALBWACHS H, BÄSSLER C (2015) Gone with the wind – a review on basidiospores of lamellate agarics. *Mycosphere* **6**: 78-112.
- HALBWACHS H, BRANDL R, BÄSSLER C (2015) Spore wall traits of ectomycorrhizal and saprotrophic agarics may mirror their distinct lifestyles. *Fungal ecology* **17**: 197–204.
- HAWKSWORTH DL, LÜCKING R (2017) Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiology Spectrum* **5**(4).
- HEADS SW, MILLER AN, CRANE JL, THOMAS MJ, RUFFATTO DM, METHVEN AS, RAUDABAUGH DB, WANG Y (2017) The oldest fossil mushroom. *PLoS one* **12**(6): e0178327.
- HEDGES SB, BATTISTUZZI FU, BLAIR JE (2006) Molecular timescale of evolution in the Proterozoic. In XIAO S, KAUFMAN AJ: *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology*. Springer: 199-229.
- HONEGGER R, EDWARDS D, AXE L, STRULLU-DERRIEN C (2017) Fertile Prototaxites taiti: a basal ascomycete with inoperculate, polysporous asci lacking croziers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **373**(1739): 20170146.
- HOYSTED GA, KOWAL J, JACOB A, RIMINGTON WR, DUCKETT JG, PRESSEL S, ORCHARD S, RYAN MH, FIELD KJ, BIDARTONDO MI (2018) A mycorrhizal revolution. *Current opinion in plant biology* **44**: 1-6.
- JACOB F (1977) Evolution and tinkering. *Science* **196**(4295): 1161-1166.
- JAHN H (1979) *Pilze die an Holz wachsen*. Buchdruckerei und Verlag Busse, Herford.
- KETTUNEN E, SCHMIDT AR, DIEDERICH P, GRABENHORST H, RIKKINEN J (2016) Lichen-associated fungi from Paleogene amber. *New Phytologist* **209**(3): 896-898.
- KETTUNEN E, SCHMIDT AR, DIEDERICH P, GRABENHORST H, RIKKINEN J (2017) Diversity of lichen-associated filamentous fungi preserved in European Paleogene amber. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* **107**(2-3): 311-320.
- KIRK PM, CANNON PF, MINTER DW, STALPERS JA (2011) *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*, 10th edition. Cabi Publishing.
- KNUDSEN H, VESTERHOLT J (2012) *Funga Nordica: Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen.
- KRAAIJEVELD K (2010) Genome size and species diversification. *Evolutionary biology* **37**(4): 227-233.
- KRINGS M, DOTZLER N, GALTIER J, TAYLOR TN (2011) Oldest fossil basidiomycete clamp connections. *Mycoscience* **52**(1): 18-23.
- KRINGS M, TAYLOR TN, DOTZLER N (2012) Fungal Endophytes as a Driving Force in Land Plant Evolution: Evidence from the Fossil Record. In SOUTHWORTH D: *Biocomplexity of Plant-Fungal Interactions*. John Wiley & Sons: 5-27.
- KRUMBIEGEL G, KRUMBIEGEL B (1994) *Bernstein - Fossile Harze aus aller Welt*. Goldschneck Verlag, Weinstadt.
- LEVIN DA (2004) Ecological speciation: the role of disturbance. *Systematic Botany* **29**(2): 225-233.
- LEWIS DH (1985) Symbiosis and mutualism: crisp concepts and soggy semantics. In BOUCHER DH: *The Biology of Mutualism - Ecology and Evolution*. Oxford University Press, USA: 29-39.
- LOMOLINO MV, RIDDLE BR, BROWN JH (2006) *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

- LORON CC, FRANÇOIS C, RAINBIRD RH, TURNER EC, BORENSZTAJN S, JAVAUX EJ (2019) Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. *Nature* DOI 10.1038/s41586-019-1217-0.
- LÜCKING R, NELSEN MP (2018) Ediacarans, protolichens, and lichen-derived *Penicillium*: a critical reassessment of the evolution of lichenization in fungi. In KRINGS M, HARPER CJ, CÚNEO NR, ROTHWELL GW: *Transformative Paleobotany*. Elsevier: 551-590.
- LUTZONI F, NOWAK MD, ALFARO ME, REEB V, MIADLIKOWSKA J, KRUG M, ARNOLD AE, LEWIS LA, SWOFFORD DL, HIBBETT D, HILU K, JAMES TY, QUANDT D, MAGALLÓN S (2018) Contemporaneous radiations of fungi and plants linked to symbiosis. *Nature Communications* **9**(1): 5451.
- LUTZONI F, PAGEL M (1997) Accelerated evolution as a consequence of transitions to mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**(21): 11422-11427.
- LUTZONI F, PAGEL M, REEB V (2001) Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature* **411**(6840): 937.
- MARGULIS L (1998) *Symbiotic planet*. Basic Books, New York.
- MATHENY B, MONCALVO J-M, REDHEAD SA (2007). "Agaricales. Version 09 May 2007. <http://tolweb.org/Agaricales/20551/2007.05.09> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>."
- MATHENY PB, CURTIS JM, HOFSTETTER V, AIME MC, MONCALVO J-M, GE Z-W, YANG Z-L, SLOT JC, AMMIRATI JF, BARONI TJ, BOUGHER NL, HUGHES KW, LODGE DJ, KERRIGAN RW, SEIDL MT, AANEN DK, DENITIS M, DANIELE GM, DESJARDIN DE, KROPP BR, NORVELL LL, PARKER A, VELLINGA EC, VILGALYS R, HIBBETT DS (2006) Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia* **98**(6): 982-995.
- MAYHEW PJ (2006) *Discovering Evolutionary Ecology: Bringing Together Ecology and Evolution*. Oxford University Press Oxford.
- McELWAIN JC, PUNYASENA SW (2007) Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends in Ecology & Evolution* **22**(10): 548-557.
- MILLER SL, LARSSON E, LARSSON K-H, VERBEKEN A, NUYTINCK J (2006) Perspectives in the new Russulales. *Mycologia* **98**(6): 960-970.
- MOHANTA TK, BAE H (2015) The diversity of fungal genome. *Biological procedures online* **17**(1): 8.
- MOORE D (2013) *Fungal Biology in the Origin and Emergence of Life*. Cambridge University Press.
- MOORE D, ROBSON GD, TRINCI APJ (2011) *21st Century Guidebook to Fungi*. Cambridge University Press.
- NAGY LG, PAPP T, VÁGVÖLGYI C (2012) Comparative Methods in Fungal Evolutionary Biology: Theory, Examples and Potential Applications. In MISRA J, TEWARI J, DESHMUKH S: *Systematics and Evolution of Fungi*. 363-397.
- PENNEY D, GREEN DI (2010) Introduction, preparation, study & conservation of amber inclusions. In PENNEY D: *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester: 5-21.
- PENNEY D, PREZIOSI RF (2010) On inclusions in subfossil resins (copal). In PENNEY D: *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester: 299-303.
- PIEŃKOWSKI G, NIEDŹWIEDZKI G, WAKSMUNDZKA M (2011) Sedimentological, palynological and geochemical studies of the terrestrial Triassic–Jurassic boundary in northwestern Poland. *Geological Magazine* **149**(2): 308-332.

- POINAR JR G, POINAR R (1999) *The amber forest: A Reconstruction of a Vanished World*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- POINAR JR GO (2016) Fossil Fleishy Fungi ("Mushrooms") in Amber. *Fungal Genom Biol* **6**(142): 2.
- PRIETO M, WEDIN M (2013) Dating the Diversification of the Major Lineages of Ascomycota (Fungi). *PLOS ONE* **8**(6).
- RABOSKY DL (2009) Ecological limits and diversification rate: alternative paradigms to explain the variation in species richness among clades and regions. *Ecology letters* **12**(8): 735-743.
- RAYNER ADM, WEBBER JF (1984) Interspecific mycelial interactions - an overview. In JENNINGS DH, RAYNER ADM: *The ecology and physiology of the fungal mycelium*. Cambridge University Press: 383-417.
- RETALLACK G, LANDING E (2014) Affinities and architecture of Devonian trunks of *Prototaxites loganii*. *Mycologia* **106**(6): 1143-1158.
- ROSS A (2010) *Amber: The Natural Time Capsule*. Firefly Books.
- RYBERG M, MATHENY PB (2011) Asynchronous origins of ectomycorrhizal clades of Agaricales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**(1735): 2003-2011.
- SCHLUTER D (2017) Speciation and macroevolution. In Losos JB: *The Princeton guide to Evolution*. Princeton University Press: 485-489.
- SCHMIDT AR, DÖRFELT H (2007) Evidence of Cenozoic Matoniaceae from Baltic and Bitterfeld amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* **144**(3-4): 145-156.
- SELOSSE M-A, STRULLU-DERRIEN C (2015) Origins of the terrestrial flora: A symbiosis with fungi? *BIO Web of Conferences*, EDP Sciences: 00009.
- SEYFULLAH LJ, BEIMFORDE C, DAL CORSO J, PERRICHOT V, RIKKINEN J, SCHMIDT AR (2018) Production and preservation of resins—past and present. *Biological Reviews* **93**: 1684-1714.
- SHERWOOD-PIKE MA, GRAY J (1985) Silurian fungal remains: probable records of the class Ascomycetes. *Lethaia* **18**(1): 1-20.
- SOLTIS DE, BELL CD, KIM S, SOLTIS PS (2008) Origin and early evolution of angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1133**(1): 3-25.
- STEINER MB, ESHET Y, RAMPINO MR, SCHWINDT DM (2003) Fungal abundance spike and the Permian–Triassic boundary in the Karoo Supergroup (South Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **194**(4): 405-414.
- STRULLU-DERRIEN C, SELOSSE M-A, KENRICK P, MARTIN FM (2018) The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytologist* **220**(4): 1012-1030.
- SWEET A, BRAMAN D (2001) Cretaceous–Tertiary palynofloral perturbations and extinctions within the Aquilapollenites Phytogeographic Province. *Canadian Journal of Earth Sciences* **38**(2): 249-269.
- TAYLOR JW, BERBEE ML (2006) Dating divergences in the Fungal Tree of Life: review and new analyses. *Mycologia* **98**(6): 838-849.
- TAYLOR T, HASS H, KERP H (1999) The oldest fossil ascomycetes. *Nature* **399**(6737): 648.
- TAYLOR TN, KRINGS M, TAYLOR EL (2014) *Fossil Fungi*. Elsevier Science, London.
- TEDERSOO L, SÁNCHEZ-RAMÍREZ S, KÖLJALG U, BAHRAM M, DÖRING M, SCHIGEL D, MAY T, RYBERG M, ABARENKOV K (2018) High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity* **90**(1): 135-159.

- THOMAS GM, POINAR JR GO (1988) A fossil *Aspergillus* from Eocene Dominican amber. *Journal of Paleontology*: 141-143.
- THOMPSON JN (2017) Coevolution and Speciation. In Losos JB: *The Princeton guide to Evolution*. Princeton University Press: 537-544.
- TIAN N, WANG Y, ZHENG S, ZHU Z (2018) White-rotting fungus with clamp-connections in a coniferous wood from the Lower Cretaceous of Heilongjiang Province, NE China. *Cretaceous Research* DOI 10.1016/j.cretres.2018.11.011.
- VAN DER HEIJDEN MGA, MARTIN FM, SELOSSE M-A, SANDERS IR (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* 205(4): 1406-1423.
- VAN VALEN L (1977) The red queen. *The American Naturalist* 111(980): 809-810.
- VARGA T, KRIZSÁN K, FÖLDI C, DIMA B, SÁNCHEZ-GARCÍA M, SÁNCHEZ-RAMÍREZ S, SZÖLLŐSI GJ, SZARKÁNDI JG, PAPP V, ALBERT L, ANDREOPOULOS W, ANGELINI C, ANTONÍN V, BARRY KW, BOUGHER NL, BUCHANAN P, BUYCK B, BENSE V, CATCHESIDE P, CHOVIATIA M, COOPER J, DÁMON W, DESJARDIN D, FINY P, GEML J, HARIDAS S, HUGHES K, JUSTO A, KARASIŃSKI D, KAUTMANOVA I, KISS B, KOCSUBÉ S, KOTIRANTA H, LABUTTI KM, LECHNER BE, LIIMATAINEN K, LIPZEN A, LUKÁCS Z, MIHALTCEVA S, MORGADO LN, NISKANEN T, NOORDELOS ME, OHM RA, ORTIZ-SANTANA B, OVREBO C, RÁCZ N, RILEY R, SAVCHENKO A, SHIRYAEV A, SOOP K, SPIRIN V, SZEBENYI C, TOMŠOVSKÝ M, TULLOSS RE, UEHLING J, GRIGORIEV IV, VÁGVÖLGYI C, PAPP T, MARTIN FM, MIETTINEN O, HIBBETT DS, NAGY LG (2019) Megaphylogeny resolves global patterns of mushroom evolution. *Nature Ecology & Evolution*.
- WANG H, GUO S, HUANG M, LUMBSCH HT, WEI J (2010) Ascomycota has a faster evolutionary rate and higher species diversity than Basidiomycota. *Science China Life Sciences* 53(10): 1163-1169.
- WELLMAN CH (2003) Dating the origin of land plants. In DONOGHUE PCJ, SMITH MP: *Telling the evolutionary time*. CRC Press, Boca Raton: 119-141.
- WIKSTRÖM N, SAVOLAINEN V, CHASE MW (2003) Angiosperm divergence times: congruence and incongruence between fossils and sequence divergence estimates. In DONOGHUE PCJ, SMITH MP: *Telling the evolutionary time*. CRC Press, Boca Raton: 142-165.
- YUAN X, XIAO S, TAYLOR TN (2005) Lichen-like symbiosis 600 million years ago. *Science* 308(5724): 1017-1020.
- ZMITROVICH IV, WASSER SP (2011) Phylogenetic conundrum of the mushroom-forming fungi (Agaricomycetes). In MISRA J, TEWARI J, DESHMUKH S: *Systematics and Evolution of Fungi*. 206-252.

Hans Halbwachs

Besondere Interessen: Technische Methoden in der Pilzforschung (Pilzphysiologie, Umweltmesstechnik, Labortechniken); Ökologie der Pilze, v. a. Saftlinge und Mykorrhizapilze





Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

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

www.dgfm-ev.de

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

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

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



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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: [85_2019](#)

Autor(en)/Author(s): Halbwachs Hans

Artikel/Article: [Pilze im Rückspiegel – eine kurze Geschichte der Pilze während der letzten zwei Milliarden Jahre 343-365](#)