Zeitschr. f. Pilzkunde	39	113 – 120	Oktober 1973

Beziehungen zwischen Haupt- und Nebenfruchtformen bei Ascomyceten

Von E. Müller

Das Auftreten von Vermehrungsformen ohne Änderung der Kern-Phase (= ungeschlechtlich, Nebenfruchtform) neben solchen mit Kernphasenwechsel (= geschlechtlich, Hauptfruchtform) innerhalb des Lebensablaufes ist in der belebten Welt weit verbreitet. Bei den Pilzen sind Organismen mit beiden Möglichkeiten zur Bildung von Sporen besonders häufig, und vor allem innerhalb der Ascomyceten treten zahlreiche verschiedene Typen von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrungsformen auf. Dadurch werden bei dieser Gruppe die Verhältnisse unübersichtlich, und noch heute überblicken wir sie erst in Bruchstücken.

Zwar sind seit den Arbeiten der Gebrüder Tulasne (z. B. 1851), die als erste auf diese Zusammenhänge aufmerksam wurden, Hunderte von Fällen der Zusammengehörigkeit der morphologisch oft stark voneinander abweichenden Haupt- und Nebenfruchtformen aufgeklärt und dem Wissensgut der Mykologen einverleibt worden. Doch immer noch stellen derartige Informationen im Vergleich zur Zahl unabgeklärter Fälle nur Bruchstücke dar, die kaum als repräsentativ für die ganze Gruppe betrachtet werden dürfen. Der systematischen Suche nach solchen Zusammenhängen, verbunden mit umfassenden Kulturversuchen über die Variabilität, muß daher unsere ganze Aufmerksamkeit zugewandt bleiben.

Die bestehenden Informationslücken zwingen uns immer noch, die Ascomyceten in zwei verschiedene Systeme einzuordnen. Je nachdem ein Organismus neben der ungeschlechtlichen auch geschlechtliche Fruktifikation bildet oder nicht, läßt er sich in das heutige Ascomycetensystem einordnen, oder er muß in das für ungeschlechtliche Vermehrungsformen eingeführte System der Fungi imperfecti (Deuteromyceten) gestellt werden. Leider werden auch in ihrem Lebenszyklus längst bekannte Organismen aus praktischen Gründen noch in beiden Systemen angeführt.

Dieser Zustand ist auf die Dauer unbefriedigend, oft auch irreführend und ruft nach Abhilfe. Schon einige Male wurde deshalb versucht, aus den bekannten Fällen von Zusammengehörigkeit zwischen Haupt- und Nebenfruchtformen bestimmte, auch für die noch unbekannten Fälle gültige Regeln herauszulesen. In neuerer Zeit hat sich besonders Tubaki (1958) bemüht, die beiden Systeme einander näher zu bringen. Das Scheitern dieser, wie auch eigener Versuche (Müller, 1971) kann durch den Umstand erklärt werden, daß weder das heutige System der Ascomyceten, noch dasjenige der Deuteromyceten gefestigt sind, und die natürliche Entwicklung dieser Pilze zu spiegeln vermögen. Bis vor kurzem waren die Deuteromyceten nach rein schematischen Gesichtspunkten geordnet, und erst allmählich scheint sich eine die Zusammenhänge in ihrer Entwicklung würdigende Betrachtungsweise anzubahnen; für die Zukunft muß demnach mit einem tiefgreifenden Umbau des Deuteromycetensystems, wie er sich im Bereich der Hyphomyceten abzuzeichnen beginnt, gerechnet werden. Vor dem Abschluß der Revisions-

arbeiten in beiden Systemen kann daher kaum eine mehr als wiederum nur schematische Koordination der beiden Systeme erwartet werden.

Die Koordination der beiden Systeme wird auch durch das Auftreten von mehreren, sowohl morphologisch wie auch in ihrer Entwicklung verschiedenen asexuellen Fruktifikationsformen innerhalb desselben Organismus erschwert.

So müssen wir auch für die meisten heute unterschiedenen Ascomycetenordnungen ein buntes Durcheinander verschiedener Bildungsformen von asexuellen Fruktifikationen feststellen. Die einzigen Ordnungen, welche sich einheitlich verhalten, sind die ektoparasitischen *Meliolales* mit durchwegs fehlenden Konidienformen und die Mehltaupilze *(Erysiphales)* mit Konidienformen, welche nach dem gleichen Bildungstyp entstehen *(Oidium* auct. = *Acrosporium* Nees ex S. F. Gray, *Ovulariopsis* Pat. et Har., *Oidiopsis* Scalia).

Wenn auch im Moment das hochgesteckte Ziel einer Vereinigung oder wenigstens einer weitgehenden Koordination der beiden Systeme nicht erreicht werden kann, zeichnen sich doch für den Bereich von natürlichen Gattungen oder Gattungsgruppen etwas günstigere Verhältnisse ab. So konnte an Hand des Beispieles der älteren Pyrenomycetengattung *Chaetosphaeria* Tul. gezeigt werden (Müller 1971), daß die in neuerer Zeit auf Grund der Morphologie der Hauptfruchtform abgetrennten Gattungen *Melanochaeta* und *Chaetosphaerella* sich auch in den auftretenden Konidienformen deutlich von den typischen *Chaetosphaeria*-Arten unterscheiden. Ähnliche Verhältnisse zeichnen sich auch für die alte Ascomycetengattung *Leptosphaeria* Ces. et de Not. ab. In dieser Gattung wurden früher mehrere hundert Arten mit geschlossenen Fruchtkörpern, bitunicaten Asci und länglichen, oft spindelförmigen, durch Querteilung mehrzelligen Ascosporen eingeteilt. Sich auf Grund bestimmter morphologischer Merkmale abzeichnende Unterabteilungen wurden zunächst als Untergattungen (Müller 1950), später als selbständige Gattungen aufgefaßt (Holm 1957, Eriksson 1967), wobei auch die Gruppen mit langfädigen Ascosporen (*Ophiobolus* Riess) in die Betrachtungen einbezogen wurden. Die Neueinteilung erfolgte ohne Berücksichtigung der asexuellen Fruktifikationsformen. Die Zusammenstellung des Komplexes mit Beispielen von Hauptfruchtform-Nebenfruchtform-Beziehungen (Tabelle 1) zeigt nun aber doch deutliche Beziehungen zwischen der Morphologie der Pilze (die für die Zuteilung zu einer bestimmten Gattung ausschlaggebend war) und den gebildeten Nebenfruchtformen; die Vernetzung bei den morphologischen Eigenschaften, die die Gattungseinteilung oft sehr schwierig macht, erfaßt allerdings auch in wenigen Fällen die Nebenfruchtform. Dazu kommt, daß nicht alle Arten eine Nebenfruchtform bilden, besonders den homothallischen Arten fehlt die Nebenfruchtform oft. Gar keine Nebenfruchtformen wurden aber auch im ganzen Bereich der Gattungen *Nodulosphaeria* Rabenh., *Ophiobolus* Riess und *Entodesmium* Riess (alle im Sinne von Holm 1957) nachgewiesen.

Besonders klar sind die Verhältnisse bei der Gattung *Paraphaeosphaeria* Eriksson, deren Arten sich durch zylindrische, braune, mehrzellige Ascosporen auszeichnen (Eriksson 1967, Hedjaroude 1969). Ihre Arten können Nebenfruchtformen aus der Gattung *Coniothyrium* Corda bilden, wobei in geschlossenen Fruchtkörpern (Pyknidien) einzellige, braune Konidien entstehen. Die Nebenfruchtformen der Gattung *Phaeosphaeria* Miyake, welche eine Reihe von Gramineen-Parasiten umfaßt und sich durch relativ zartwandige Gehäuse und spindeligen, bräunlichen Ascosporen auszeichnet, gehören zur Gattung *Hendersonia* Sacc. (die manchmal allerdings als *Septoria,* oder *Phaeoseptoria* bezeichnet werden). Bei ihr sind die Konidien zylindrisch oder spindelförmig, bräunlich und mehrzellig. Die Arten der Gattung *Leptosphaeria* Ces. et Not. s. str. mit dickwandi-

Tabelle 1. Konidienformen innerhalb der Gattung *Leptosphaeria* Ces. et de Not. und Verwandten.

Pilzart	Makrokonidienform	Mikrokonidienform	Literatur
Leptosphaeria			
acuta		*Phoma (Leptophoma)*	Müller und Tomašević, 1957.
agnita		*Phoma*	Lucas und Webster, 1967.
doliolum		*Phoma*	Lucas und Webster, 1967.
haematites		*Phoma*	Lucas und Webster, 1967
maculans		*Phoma (Plenodomus)*	Brefeld, 1891; Müller und Tomašević, 1957; Lucas und Webster, 1967.
millefolium	*Camarosporium*	*Phoma (Leptophoma)*	Müller und Tomašević, 1957.
ogilviensis	*Camarosporium*	*Phoma (Leptophoma)*	Müller und Tomašević, 1957.
dumentorum	*Hendersonia*	*Phoma*	Webster und Hudson, 1957.
pratensis	*Stagonospora*	*Phoma*	Lucas und Webster, 1967.
polygonati	*Stagonospora*		Müller und Tomašević, 1957.
herpotrichia	*Rhabdospora*		Webster und Hudson, 1957.
macrospora	*Rhabdospora*		Müller, 1953; Lucas und Webster, 1967.
anemones	*Rhabdospora*		Müller, 1950.
Phaeosphaeria			
fuckelii	*Hendersonia (Phaeoseptoria)*		Webster und Hudson, 1957.
microscopica	*Hendersonia (Phaeoseptoria)*		Webster, 1955 a.
nigrans	*Hendersonia*		Hughes, 1949.
nodorum	*Hendersonia*		Müller, 1952; Lucas und Webster, 1967.
tritici	*Hendersonia*		Webster und Hudson, 1957.
typharum	*Hendersonia*		Webster, 1955 b.
Paraphaeosphaeria			
michotii		*Coniothyrium*	Webster, 1955 a.
obtusispora		*Coniothyrium*	Lucas, 1963.
rusci		*Coniothyrium*	Brefeld 1891; Müller und Tomašević, 1957.

gen, parenchymatischen Gehäusen haben zwei Typen von Nebenfruchtformen, wobei beide in Gehäusen auftreten, die ähnlich wie die Fruchtkörper der Hauptfruchtform aussehen. Einmal bilden sie einzellige, rundliche bis ellipsoidische, farblose Mikrokonidien, die der Imperfektengattung *Phoma* Sacc. (manchmal als *Plenodomus* Preuss, *Leptophoma* v. Höhn. bestimmt) zugeordnet werden. Dann bilden sie mehrzellige, farblose bis braune Makrokonidien, wobei neben spindeligen oder zylindrischen Konidien (*Stagonospora* (Sacc.) Sacc.) auch langfädige bis langkeulige (*Rhabdospora* (Dur. et Mont. ex Sacc.) Sacc.) oder rundliche oder breit ellipsoidische (*Camarosporium* Schulzer) auftreten können. Einige Arten bilden sowohl Mikro- wie Makrokonidien (z. B. neben *Phoma* auch *Camarosporium* oder *Stagonospora*), andere nur einen der beiden Typen.

Ein zweiter Problemkreis im Zusammenhang mit dem Auftreten von asexuellen und sexuellen Fruktifikationen innerhalb eines Entwicklungsablaufes ergibt sich aus der Frage nach Gesetzmäßigkeiten für das Auftreten der einen oder der anderen Form. Dabei ist vorauszusetzen, daß die Fähigkeit zur Bildung dieser Vermehrungsformen genetisch bedingt ist.

Bei manchen Pflanzenparasiten hat man allerdings den Eindruck, auch der zeitliche Ablauf der beiden Fruktifikationsformen laufe nach einem vorgezeichneten Muster ab. So bilden manche von ihnen während der parasitischen Phase eine Anzahl von Konidiengenerationen, die eine rasche und oft sehr wirksame Verbreitung garantieren; die Entwicklung der Hauptfruchtform erfolgt dann gegen Ende der Vegetationszeit oder gar erst während des Winters. So bilden zahlreiche Arten von Mehltaupilzen (*Erysiphales*) zunächst einige Generationen von Konidien, um dann vor dem Eintritt ungünstiger Witterungsbedingungen für die betreffende Pilzart (Hitze für *Erysiphe graminis*, Winter für die meisten übrigen Mehltaupilze) zur Bildung der Hauptfruchtform zu schreiten. *Venturia inaequalis* bildet zunächst im Frühsommer auf den Blättern mehrere Generationen der *Spilocea*-Konidienform und, nach einer die heiße Jahreszeit umfassenden Unterbrechung, im Herbst wiederum auf den Blättern und jungen Früchten. Die Entwicklung der Hauptfruchtform erfolgt erst während der Wintermonate in den abgefallenen Blättern, also saprophytisch; im Frühjahr stehen dann rechtzeitig wiederum die Ascosporen für Neuinfektionen zur Verfügung. Kulturversuche mit *Venturia inaequalis* auf Laboratoriumsnährböden zeigen aber ganz andere Generationenfolgen; im Laboratorium scheint die Bildung von Konidien viel schwieriger zu sein; es wird offensichtlich, daß der Ablauf des Entwicklungszyklus durch äußere Faktoren beeinflußt wird.

Wir haben uns in den vergangenen Jahren mit dem Verhalten von *Talaromyces helicus* (Raper et Fennell) Benjam. (= *Penicillium helicum* Raper et Fennell) auseinandergesetzt, vor allem sind wir den Faktoren nachgegangen, die für die Bildung von Haupt- und Nebenfruchtform günstig schienen.* *Talaromyces helicus* ist homothallisch (= monoezisch), und er bildet eine Nebenfruchtform vom Typ *Penicillium* (= Pinselschimmel). Auf Grund zahlreicher unter verschiedensten Bedingungen durchgeführter Kulturversuche ließen sich eine Anzahl für die Fruktifikation wichtiger Außenfaktoren finden; die Beeinflussung kann die eine oder andere Fruktifikationsform begünstigen oder unterdrücken, unter Umständen vollständig verhindern.

---

* Diese Untersuchungen wurden in großzügiger Weise durch den Schweiz. Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung unterstützt.

Tabelle 2

Die Beeinflussung der Fruktifikationen von *Talaromyces helicus* durch Außenfaktoren

Außenfaktor	Asexuelle Fruktifikation mit *Penicillium*-Form	Sexuelle Fruktifikation mit Kleistothecien
Temperatur	günstig bis 37° C	unterdrückt bei Temp. über 32° C
$(NO_3)^-$-Ernährung	Förderung (bei Dunkelheit unterdrückt)	Unterdrückung
$(NO_4)^{2+}$-Ernährung	Förderung (bei Dunkelheit unterdrückt)	Förderung
Licht	Förderung	Unterdrückung
C : N-Verhältnis		
< 10 und > 240	Unterdrückung	Verhinderung
> 10 und < 240	Förderung	Förderung

Aus der Tabelle 2 lassen sich als wichtige äußere Faktoren für die Bildung von Fruktifikationen die Ernährung (Art der Stickstoffquelle, Verhältnis Kohlenstoff- zu Stickstoff-Ernährung), die Inkubationstemperatur, die Lichtverhältnisse ersehen. Daneben wirken sich noch andere Außenbedingungen aus. So spielt auch die Dichte der Sporensuspension beim Beimpfen der Kulturplatten eine Rolle. Ist die Suspension dicht, wird die Entwicklung der Hauptfruchtform gegenüber der Konidienentwicklung benachteiligt; nur bei dichter Sporensuspension ist es aber möglich, reproduzierbare Versuche anzusetzen. Bei den Lichtversuchen konnten wir außer der Intensität der Lichtquelle auch eine Abhängigkeit von der Wellenlänge feststellen. Blaues und grünes Licht unterdrücken – zwar etwas weniger stark als volles Licht – die Bildung der Hauptfruchtform, bei gelbem und vor allem bei rotem Licht wird diese Unterdrückung schwach oder sie bleibt aus.

Versuche mit anderen Ascomyceten, z. B. mit *Talaromyces emersonii* Coony et Emerson, einem termophilen Vertreter dieser Gattung, zeigen in mancher Beziehung abweichende Verhältnisse. So wirken sich bei diesem Vertreter unterschiedliche Temperaturen bedeutend stärker aus, $(NO_3)^-$ -Ernährung ist günstiger als $(NH_4)^{2+}$ -Ernährung für beide Fruktifikationsformen, Licht zeigt überhaupt keinen Einfluß, dagegen kommt höheren Phosphatgaben eine erhebliche Bedeutung zur Unterdrückung der Konidienproduktion zu (Müller 1971). Es dürfte deshalb heute noch nicht möglich sein, irgendwelche Einflüsse äußerer Faktoren allzu stark zu verallgemeinern. Mit dem Einfluß muß zwar stets gerechnet werden, welche Faktoren aber wichtig sind, und in welcher Richtung sie sich auswirken, ist von Fall zu Fall verschieden.

In vielen Fällen sind sich Haupt- und Nebenfruchtform von Ascomyceten recht ähnlich, in anderen unterscheiden sie sich stark. So bildet *Emericella nidulans* (Eidam) Vuillemin an frei im Mycel entstehenden, aufrechten, oben kopfig angeschwollenen Konidienträgern Ketten von einzelligen, kugeligen, dornig skulptierten Konidien von grüner Farbe, daneben in geschlossenen, von einer hyphigen Peridie umgebenen Fruchtkörpern zwar ebenfalls einzellige, aber rote Ascosporen, die von zwei aequatorial verlaufenden, scheibenartigen Ringen umgeben sind. Abgesehen von ihrer Größe, sind die beiden Sporenformen nicht ähnlich.

Daneben können Beispiele von überraschender Übereinstimmung auch bei kompliziert gebauten Ascosporen und Konidien beobachtet werden. So besitzt die auf *Clematis vitalba* L. wachsende *Bromella vitalbae* (Berk. et Br.) Sacc. spindelige, vierzellige, leicht bräunlich gefärbte Ascosporen mit fädigen Anhängseln an ihren Enden; die Konidien sind bei diesem Pilz, obschon sie auf ganz andere Weise entstehen, im Prinzip gleich gebaut, nur gerade die basalen Anhängsel sind etwas kürzer als bei den Ascosporen. Auch die im Mittelmeergebiet vorkommende *Broomella acuta* Shoemaker et Müller auf *Clematis flammula* L. zeigt eine große Übereinstimmung zwischen Ascosporen und Konidien. (vgl. Shoemaker und Müller 1963).

Die gegenwärtig erkennbaren Beziehungen zwischen Haupt- und Nebenfruchtformen von Ascomyceten sind vielschichtig und nicht in Form allgemein gültiger Gesetzmäßigkeiten faßbar. Sie scheinen im Gegenteil, ebenso wie die Morphologie der Fruktifikationen, artspezifisch zu sein. Ob bei vermehrten Informationen über diese Beziehungen später allgemein gültige Regeln erkannt werden können, läßt sich im Moment noch nicht abschätzen.

Literatur

BREFELD, O. (1891) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, **10**, 218–378.

ERIKSSON, O. (1967) – On graminicolous Pyrenomycetes from Fennoscandia, 2. Phragmosporus and scolecosporus species. Arkiv f. Bot. **6**, 381–440.

HEDJAROUDE, G. A. (1969) – Etudes taxonomiques sur les *Phaeosphaeria* Miyake et leurs formes voisines (Ascomycetes). Sydowia **22**, 57–107.

HOLM, L. (1957) – Etudes taxonomiques sur les Pleosporacees. Symb. Bot. Upsal. **14** (3), 1–188.

HUGHES, S. J. (1949) – The perithecia and Pyknidia of *Leptosphaeria nigrans*. Trans. Brit. Mycol. Soc. **32** 63–68.

LUCAS, M. T. (1963) – Culture studies on Portuguese species of *Leptosphaeria*. Trans. Brit. Mycol. Soc. **46**, 361–367.

LUCAS, M. T. and J. WEBSTER (1967) – Conidial states of Brithish species of *Leptosphaeria*. Trans. Brit. Mycol. Soc. **50**, 85–121.

MÜLLER, E. (1950) – Die schweizerischen Arten der Gattung *Leptosphaeria* und ihrer Verwandten, Sydowia **4**, 185–319.

MÜLLER E. (1952) – Pilzliche Erreger der Getreideblattdürre. Phytopath. Z. **19**, 403–416.

MÜLLER, E. (1953) – Kulturversuche mit Ascomyceten I. Sydowia **7**, 325–334.

MÜLLER, E. (1971) – Imperfect-Perfect Connections in Ascomycetes, in B. KENDRICK, Taxonomy of Fungi imperfecti, p. 184–197, Univ. Toronto, Press, Toronto.

MÜLLER, E. und M. TOMAŠEVIĆ (1957) – Kulturversuche mit einigen Arten der Gattung *Leptosphaeria* Ces. et de Not. Phytopath. Z. **29**, 287–294.

SHOEMAKER, R. A. und MÜLLER, E. (1963) – Generic correlations and concepts: *Broomella* and *Pestalotia*, Canad. J. Bot. **41**, 1235–1243.

TUBAKI, K. (1958) – Studies on Japanese hyphomycetes. V. J. Hattori Bot. Lab. **20**, 142–244.

TULASNE, L. R. und C. TULASNE (1851) – Note sur l'appareil reproducteur dans les lichens et les champignons (1ere partie) C. R. Acad. Sc. Paris, **32**, 470–475.

WEBSTER, J. (1955) a – Graminicolous Pyrenomycetes V. Conidial states of *Leptosphaeria michotii, L. microscopica, Pleospora vagans* and the perfect state of *Dinemasporium graminum*. – Trans. Brit. Mycol. Soc. **38**, 347–356.

WEBSTER, J. (1955) b – *Hendersonia typhae*, the conidial state of *Leptosphaeria typharum*, l. c. 405–408.

WEBSTER, J. und H. J. HUDSON (1957) – Graminicolous Pyrenomycetes IV: Conidia of *Ophiobolus herpotrichus, Leptosphaeria luctuosa, L. Fuckelii, L. pontiformis* and *L. eustomoides*. Trans. Brit. Mycol. Soc. **40**, 509–522.

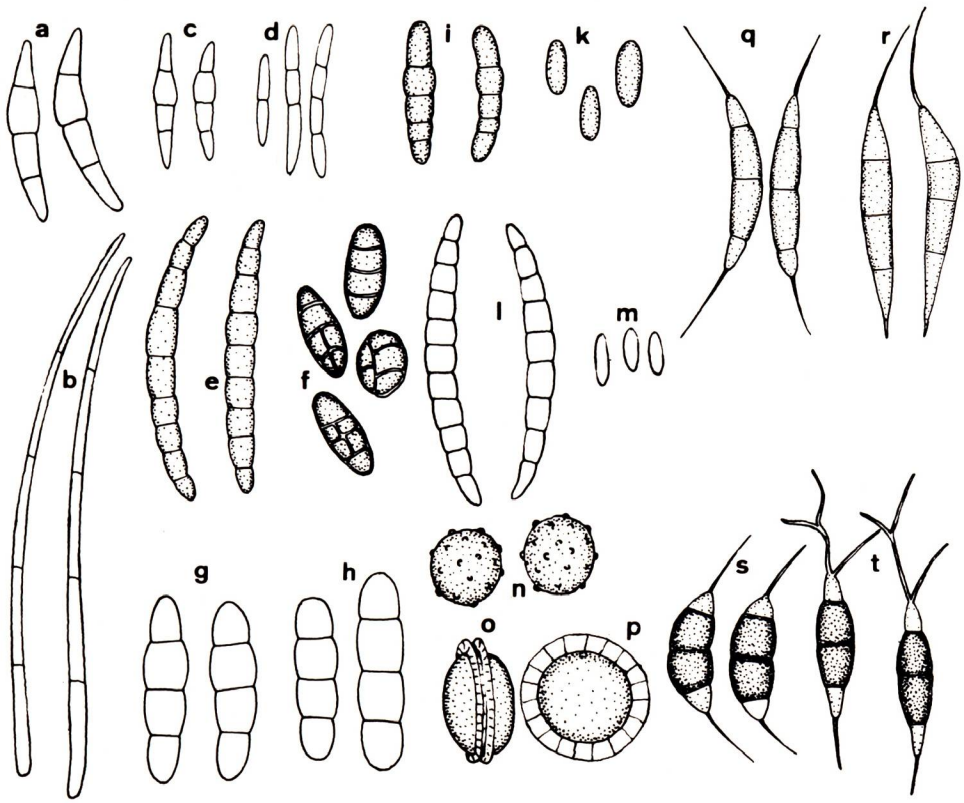

Abbildung: a–b) *Leptosphaeria macrospora,* a) Ascosporen, b) *Rhabdospora*-Konidien, c–d) *Leptosphaeria nodorum,* c) Ascosporen, d) *Hendersonia*-Konidien, e–f) *Leptosphaeria ogilviensis,* e) Ascosporen, f) *Camarosporium*-Konidien, g–h) *Leptosphaeria polygonati,* g) Ascosporen, h) *Stagonospora*-Konidien; i–k) *Paraphaeosphaeria rusci,* i) Ascosporen, k) *Coniothyrium*-Konidien; l–m) *Leptosphaeria acuta,* l) Ascosporen, M) *Phoma*-Konidien; o–p) *Emericella nidulans,* n) *Aspergillus*-Konidien, o) Ascospore von vorn, p) Ascospore von der Seite mit Aufsicht auf einen Aequatorialring; q–r) *Broomella vitalbae,* q) Ascosporen, r) *Pestalotia*-Konidien; s–t) *Broomella acuta,* s) Ascosporen, t) *Pestalotia*-Konidien, Vergr. a–m, q–t) 660x n–p) 2700x.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Pilzkunde

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: 39_1973

Autor(en)/Author(s): Müller Emil

Artikel/Article: Beziehungen zwischen Haupt- und Nebenfruchtformen bei Ascomyceten 113-120