

Beziehungen zwischen Sporenvolumen und Kernzahl bei einigen Höheren Pilzen

von

G. G r o ß und J. A. S c h m i t t

Zusammenfassung

In Fortsetzung früherer Untersuchungen über Sporenvolumen bei Hymenogasterarten werden Sporenvolumina weiterer Gastromyceten (*Rhizopogon*, *Scleroderma*, *Phallales*) und Ascomyceten (*Tuberales*) sowie einige Basidiomyceten verschiedener Gruppen statistisch erfaßt. Eine früher entwickelte Methode zur Berechnung und statistischen Erfassung der Sporenvolumina wurde verbessert und durch eine Fehlerrechnung abgesichert. Die – an bewährte cytologische Verfahren angelehnte – Arbeitshypothese, wonach Sporenvolumenmaxima der Sporenvolumenverteilungen in der Regel Sporen verschiedener Kernzahl zuzuordnen sind, wird bei einem Teil der untersuchten Arten durch cytologische Beobachtungen erhärtet. Der konstante Anteil des Sporenvolumens pro Kern wird als kernspezifisches Volumen bezeichnet.

Für die Sporen der untersuchten Arten wurde gefunden, daß die primäre Verteilung der Kerne an die Sporen in Ascus oder Basidie von entscheidender Bedeutung für das Volumen der reifen Spore ist; so zeigen z. B. Sporen mit primär doppeltem Kernsatz das doppelte Endvolumen der normalen Spore. Die Untersuchungen ergeben weiter, daß solche primär polykaryotischen Sporen relativ häufig vorkommen; sie sind funktional als Memnosporen im Sinne G r e g o r y s aufzufassen.

An einigen Beispielen wird gezeigt, daß es sich bei morphologisch sehr ähnlichen Sippen, die sich im wesentlichen durch die Sporengröße unterscheiden, oft um polykaryotische Sippen handelt; die Sippe mit den kleinsten Sporen muß dabei als die phylogenetisch ursprünglichste angesehen werden.

1. Einleitung

Bei der taxonomischen Bewertung von Merkmalen höherer Pilze besitzt die Sporengröße seit alters erhebliches Gewicht. Sie wird oft zum entscheidenden Kriterium zur Unterscheidung sonst kaum trennbarer Sippen. Auf unseren speziellen Interessengebieten sind es z. B. Taxa der Gattungen *Hymenogaster*, *Rhizopogon* und *Scleroderma*; kennzeichnend für Fruchtkörper dieser Pilzgruppen ist das häufige Auftreten sich überlappender oder intermediärer Sporenmaße, so daß oft ein Fund nicht eindeutig einer bestimmten Sippe zugeordnet werden kann. Die Sporengröße scheint also nicht immer ein konstantes Merkmal zu sein.

Eine erste Erklärung der Ursachen, die zu unterschiedlichen Sporengrößen führen können, wurde kürzlich von einem von uns aufgrund der Sporenmorphologie bei einigen *Hymenogaster*-Sippen gegeben: Die Großsporen des Formenkreises um *H. olivaceus* Vitt. erwiesen sich als Zwillingsbildung aus zwei normalen Sporen (G r o ß 1969). Mit dieser Beobachtung konnten jedoch weitere variable Sporengrößen bei anderen Hymenogasterarten nicht gedeutet werden, besonders dann nicht, wenn diese Sporen normal geformt waren.

In Fortführung dieser Untersuchungen an *Hymenogaster*-Spezies wurde dann ein entscheidender methodischer Schritt in Richtung einer biologisch-physiologischen – und nicht, wie bisher, einer ausschließlich biometrischen – Betrachtungsweise insofern getan (G r o ß 1972), daß die Spore nicht mehr als „Fläche“, sondern als Körper betrachtet und die Sporenabmessungen lediglich als abgeleitete Größen eines bestimmten Sporenvolumens angesehen wurden. Die statistische Erfassung der Sporenvolumen erwies recht einfach die Existenz mehrerer Gaußscher Kollektive von Sporenvolumen im gleichen Fruchtkörper; bei parallelaufenden cytologischen Untersuchungen stellte sich schnell heraus, daß Sporen mit größerem Volumen auch höhere Kernzahlen aufwiesen. Diese Kollektive in den Statistiken, die von Sporen verschiedener Kernzahl herrühren, wurden zunächst als eine Zufallsverteilung der Kerne in die Sterigmen interpretiert.

Parallel zur Fortsetzung dieser Sporenvolumenerfassung bei weiteren Hypogäengattungen durch Gr. hatte der andere von uns (Schm.) – anfänglich mit den gleichen Methoden – die Untersuchung von Sporenvolumina bei epigäischen höheren Pilzen (*Gastromycetales*, *Agaricales*) aufgenommen und dabei sowohl die statistische Methode und die Genauigkeit der Messung sehr kleiner Sporen verbessert als auch die Deutung der Befunde über die biostatistischen Effekte hinaus auf physiologische Phänomene ausgedehnt; die Sporenvolumenermittlung wurde von uns dabei stets mit cytologischen Beobachtungen verbunden.

Es zeigte sich, daß außer der Bildung sogenannter Zwillings-, Drillings- und Vierlings-sporen – Sporen mit primär mehrfachem Kernbesatz – in den Sporen eine Folge von Mitosen oder mitoseähnlichen Teilungsvorgängen ablaufen kann, wobei erst die Kombination beider Phänomene zu der verwirrenden Mischung von Sporengrößen in ein und demselben Fruchtkörper führt. Im Nachtrag zu G r o ß (1972) deuteten wir schon an, daß wir eine Nichtauflösung von Membranen bei der Kernteilung als Ursache der Entstehung von Großsporen vermuten. Im folgenden wird über die Untersuchung dieser Erscheinungen berichtet.

2. Untersuchungsmethoden

2.1 Untersuchungsmaterial

Zu unseren Untersuchungen standen zum überwiegenden Teil eigene Aufsammlungen aus dem Saarland zur Verfügung. Bis auf wenige Ausnahmen wurden normale Exsikkate, seltener frische Funde, bearbeitet, welche unter den angegebenen Nummern in den Herbarien G. G r o ß (GG-Nr.) und J. A. S c h m i t t (JAS-Nr.), aber alle auch in der Botanischen Staatssammlung München hinterlegt sind. Wir hatten ferner zahlreiche außersaarländische Funde zur Hand, die unserer Arbeit sehr förderlich waren. Für das großzügige Überlassen von Frischmaterial bzw. Exsikkaten danken wir herzlich Frau Dr. H. D a m a n n/Lüneburg und Frau R. K a u t t/Tübingen sowie den Herren

Dr. H. Haas/Schnait, W. Höncke/Neunkirchen, O. Imhof/Basel, C. Schwärzel/Riehen, J. Stangl/Augsburg, H. Steinmann/Altbach und Dr. G. A. de Vries/Baarn. Herrn Dr. V. Demoulin/Liège schulden wir besonderen Dank für die Überprüfung der Bestimmung unserer Sclerodermaexemplare und einige wertvolle Hinweise zum Manuskript. —

An eigenen Funden und zahlreichen Diskussionen war unser gemeinsamer Freund, Herr H. Derbsch/Völklingen, beteiligt. Ihm wie auch den Herren Professoren Dr. M. Moser/Innsbruck und Dr. A. Bresinsky/München danken wir für ihr freundliches Interesse an unserer Arbeit, Prof. Dr. Moser insbesondere auch für terminologische Anregungen.

2.2 Anfärben der Kerne

Die cytologischen Untersuchungen wurden fast ausschließlich an normalen Exsikkaten durchgeführt, wobei als Kern-Anfärbereagenz in erster Linie Karminessigsäure nach dem Verfahren von Kühner diente. Unsere Arbeitsweise wurde bereits beschrieben (Groß 1972) und hat sich ausnahmslos bei allen von uns bearbeiteten Arten bewährt; auch bei schwierig aufzuspannenden Präparaten bringt diese Methode stets befriedigende Ergebnisse.

Bei der Anfärbung mit Feulgens Reagenz nach Oster in unserer vereinfachten Handhabung (Groß 1972) zur gelegentlichen Kontrolle anderer Färbungsergebnisse erzielten wir selten brauchbare Resultate, weil die Schnitte mangelhaft aufgespannt waren.

Bequem und schnell gelingt die Kernanfärbung mit Methylgrün-Pyronin-Lösung nach Pappenheim (bezogen von Fa. KEPEK, Siegburg): Exsikkatschnitte 30 min in dest. Wasser quellen lassen, dann in einige Tropfen Reagenz übertragen, nach 30 min unter fließendem Wasser spülen, in Wasser beobachten (von uns etwas vereinfachtes Verfahren nach Brachet, entnommen aus Jensen 1962). Bei Ascomyceten wie *Hydnoria* und *Geoporella* waren die Färbeergebnisse gut und harmonierten mit denen des Karminessigsäureverfahrens.

Schließlich benutzten wir auch Giemsa-Lösung nach dem Verfahren von Kühner (Kühner 1949, Kühner & Romagnesi 1953). Bei Basidiomyceten (*Hymenogaster*, *Rhizopogon*) fielen die Anfärbeergebnisse quantitativ hervorragend aus und zeigten etwa das gleiche Bild wie beim Karminessigsäureverfahren; die Ascomyceten-sporen wurden mangelhaft aufgespannt. Das Anfärben pulvriger Präparate (*Scleroderma*) ist dagegen recht schwierig.

Im allgemeinen erzielt man bei den Ascomyceten relativ häufig einwandfreie Anfärbungen; da diese Arten auch voluminöse Kerne — manchmal bis über 10 μm Durchmesser — besitzen, sind Beobachtungen an Ascomyceten ziemlich zuverlässig interpretierbar. Die Erfolgsquote der Kernfärbung bei Basidiomyceten ist meist schlechter; zudem kann der Kerndurchmesser bei *Hymenogaster* und *Rhizopogon* auf 0,2–0,5 μm abnehmen und damit an die Grenze der lichtoptischen Beobachtungsmöglichkeiten rücken. Es kommt hinzu, daß die Sporen unserer Arten oft undurchsichtige Sporenwände besitzen oder skulpturiert sind.

Von kompetenter Seite wurden wir inzwischen freundlicherweise darauf hingewiesen, daß die von uns angewandten, auch heute noch oft benutzten Methoden den derzeitigen Ansprüchen sogar hinsichtlich der Kernzählung nicht mehr voll genügen und daß unsere ersten Deutungen so cytologisch nicht zu verifizieren seien. Wir äußern uns

daher zur Cytologie bei der Interpretation unserer Beobachtungen nur zurückhaltend, stützen uns also in erster Linie auf die Ergebnisse der Sporenvolumenstatistiken.

2.3 Spore und Sporenmessung

Normalerweise hat es sich als zweckmäßig erwiesen, die Sporen „wie üblich“ – d. h. wie in der systematischen Spezialliteratur angegeben – zu messen. Dabei haben wir die Sporen allerdings oft sowohl mit (Brutto-Sporenmaße) als auch ohne Skulptur (Netto-Sporenmaße) erfaßt.

Wir haben hier insbesondere Sporen untersucht, die geometrisch exakt definierte Sporenkörper besitzen, bei denen also die aus den Sporenmaßen errechneten Volumina identisch mit den tatsächlichen Sporenvolumina sind: z. B. bei *Tuber*-, *Scleroderma*- und *Phallales*-Arten. Für weiterführende Untersuchungen wurden auch Sporen benutzt, die zwar rotationssymmetrisch um die lange Sporennachse sind, jedoch nicht mehr das Volumen eines Rotationsellipsoids besitzen, z. B. *Hymenogaster*- oder *Russula*-Sporen. Zur Volumenerrechnung können solche Sporen trotzdem als Rotationsellipsoide um die lange Sporennachse angesehen werden (G r o ß 1972), was spätere mathematische Überlegungen in Verbindung mit Sporenformstatistiken bestätigten (Schm.): Da – wenigstens reife – Sporen in der Regel eine statistisch halbwegs konstant vom Rechenmodell Rotationsellipsoid abweichende Form besitzen, ist das reale Sporenvolumen vom errechneten, relativen Volumen immer durch einen einigermaßen konstanten Faktor unterschieden, d. h., daß Interpretationen, die auf dem relativen Sporenvolumen beruhen, ohne weiteres auf das schwierig zu erhaltende reale Volumen übertragen werden können.

Setzt man in die Volumenformel für Rotationsellipsoide die Brutto- bzw. Nettosporenlänge (L bzw. l) und -breite (B bzw. b) ein, so ergeben sich folgende Formeln zur Sporenvolumenberechnung:

$$V_B = V_{\text{Brutto}} = 0,523 \cdot B^2 \cdot L \approx 0,5 \cdot B^2 \cdot L \quad \dots \mu\text{m}^3$$

$$V_N = V_{\text{Netto}} = 0,523 \cdot b^2 \cdot l \approx 0,5 \cdot b^2 \cdot l \quad \dots \mu\text{m}^3$$

Aus den Rechenformeln für die Sporenvolumina geht hervor, daß die Breite (oder der Durchmesser) B bzw. b der Spore im Quadrat in die Rechnung eingeht, d. h., die Breite ist die gewichtigste Größe zur Errechnung des Sporenvolumens und muß möglichst genau bestimmt werden. – Über der scheinbaren Kompliziertheit der Volumenermittlung sollte man jedoch immer im Auge haben, daß man durch das Volumen als rechnerische Größe in Wirklichkeit nichts anderes als das einfachste und natürlichste Sporenmerkmal, nämlich d a s G e w i c h t – oder anders ausgedrückt: den Inhalt oder die Masse – der Spore bestimmt. Nur die Unmöglichkeit des Wiegens der Einzelspore zwingt uns zu der umständlicheren Prozedur der Volumenermittlung.

Die Untersuchungen wurden mit einem Hertel & Reuß-Mikroskop (Gr.) bei 800–1600facher Vergrößerung und mit einem Leitz- bzw. Zeiss-Mikroskop (Schm.) bei 500–1250facher Vergrößerung durchgeführt. Die Eichung der Mikroskope wurde mit dem gleichen Objektmikrometer nochmals überprüft. Aus der Ablesegenauigkeit am Okularmikrometer sind die Längenmessungen unter Ölimmersion mit einem maximalen Fehler von $\pm 0,2 \mu\text{m}$ behaftet.

Es sei noch ein Verfahren zur genaueren Längenmessung angegeben, das sich bei unseren Untersuchungen besonders kleiner, im Präparat beweglicher Sporen hervor-

ragend bewährt hat. Die Sporen müssen ja frei schwimmen, um die genaue Länge und Breite erfassen zu können:

Bei ca. 500facher Vergrößerung wurde das Objektmikrometer photographiert, anschließend bei gleicher Mikroskopeinstellung die Sporenpräparate. Die Aufnahme des Maßstabs wurde nun so vom Negativ herausvergrößert, daß auf dem Abzug eine Vergrößerung von genau 1:2000 vorlag. Bei unveränderter Einstellung des Vergrößerungsapparates wurden alle Sporenaufnahmen auf extrahartes Papier kopiert. Auf den trockenen Papierabzügen können die Sporenabmessungen sehr genau und bequem mit einem Maßstab abgenommen werden. Der Meßfehler fällt so unter $0,1 \mu\text{m}$.

Zur Technik der Mikrophotographie: Mikroskop Zeiss-Standard GFL mit Aufsetzkamera zur Mikrophotographie, Zeiss-Objekt-Mikrometer; Film Ilford FP 4 (22 DIN). Über den Planfixspiegel wurde ein Elektronenblitz (Leitzahl 22 bei 18 DIN) mit voller Lichtstärke aus 10 cm Abstand als Lichtquelle benutzt, wobei die Kondensorblende teilweise geschlossen und der Kondensor um $1/2$ Drehung nach unten verschoben wurde (Testfilm zur richtigen Belichtung benutzen). Durch die sehr kurze Belichtungszeit von ca. $1/2000$ sec werden auch sich bewegende Sporen scharf abgebildet.

Vorausgeschickt seien noch einige Kriterien für die Realität der beschriebenen Sporenvolumenphänomene, da die Volumensprünge der Sporenvolumenverteilungen bei kleinen Sporen der Meßfehlergröße – in Volumeneinheiten ausgedrückt – nahe kommen können. Auch ist die Klassengröße nicht über eine bestimmte Volumendifferenz erweiterbar, da sonst die Effekte verwischt werden und reale Extrema der Verteilungskurven verschwinden können. Wir stützen unsere Statistiken außer auf die parallellaufenden cytologischen und sporenmorphologischen Beobachtungen auch auf folgende Kriterien:

1. Bestimmte Sporengrößen in „Tälern“ der Statistik sind auch bei stundenlangem Suchen in Fruchtkörpern verschiedener Herkunft nicht oder nur unterrepräsentiert aufzufinden.
2. Mehrere statistische Aufnahmen haben wir unabhängig voneinander und ohne Kenntnis der Ergebnisse des andern durchgeführt; die Übereinstimmung der Ergebnisse war gut (vgl. z. B. Fig. 11).
3. Systematische Meßfehler als Ursachen der Extrema in den Sporenvolumenstatistiken scheiden ebenfalls aus, da mit drei verschiedenen Mikroskopen, verschiedenen Vergrößerungen und auch bei der Auswertung von Mikrophotographien immer die gleichen charakteristischen Maxima und Minima in den Statistiken auftraten.
4. Unsere statistischen Maxima stimmen mit Literaturangaben bevorzugt auftretender Sporengrößen, z. B. bei *Scleroderma*, bis auf $1/10 \mu\text{m}$ überein.

Die schon früher (Groß 1972) ausgesprochene Empfehlung, lieber von mehreren Funden 50(–100) Sporen auszumessen als von einem Fruchtkörper mehrere hundert, sei hier nochmals nachdrücklich wiederholt: Andere Fruchtkörper besitzen häufig betontere Maxima oder Minima, die dann im Ganzen eine eindeutige Interpretation erlauben. Zu unseren Statistiken wurde, wenn möglich, das Nettosporenvolumen – das Sporenvolumen ohne Skulptur – aus noch zu diskutierenden Gründen herangezogen. Bei einigen Arten mit starker Skulpturierung der Sporen wurden sowohl die Sporenvolumenstatistiken der Netto- (ohne Skulptur) als auch der Brutto-Sporenmaße (mit Skulptur) ausgewertet. Als „Nebenprodukte“ fielen an: Statistik der Skulpturausdehnung, der Sporenformdaten (Länge:Breite) usw.; aus Raumgründen und wegen einiger

bei einer ersten Auswertung auftretender Probleme wollen wir diese Ergebnisse einer späteren Arbeit vorbehalten (S c h m i t t & G r o ß, demnächst).

Zur statistischen Erfassung von Größen ist eine genügend hohe Zahl von Einzelwerten notwendig; unsere Statistiken basieren auf 50, 100 oder mehr Einzelmessungen. Für die Erstellung der Wertetabellen, die der graphischen Darstellung der Sporenvolumenverteilungen zugrunde liegen, gab bereits einer von uns eine einfache Methode an (G r o ß 1972). Auf diese Methode wird hier nicht mehr eingegangen; es sollte lediglich die Wahl der Volumenklassen nach den im folgenden Abschnitt erläuterten Kriterien erfolgen. Als Faustregel ist brauchbar: Die Größe der Volumenklasse soll etwa zwischen 1/10 bis 1/20 des mittleren Sporenvolumens liegen.

In vielen Fällen hat es sich jedoch als zweckmäßig erwiesen, die folgende genauere, statistisch aussagekräftigere, leider auch zeitraubendere Volumenerfassung anzuwenden. — Fast jeder Pilzfreund kennt eine der überall — mit Vorliebe auf sauren Böden — verbreiteten Arten der Gattung *Scleroderma*. Da in dieser Gattung das uns interessierende Phänomen zuverlässig und sehr deutlich auftritt, soll am Beispiel von *Scleroderma areolatum* das angewandte statistische Verfahren ausführlich erläutert werden.

Von einem reifen Fruchtkörper wurden 100 Sporen nach dem oben beschriebenen mikrophotographischen Verfahren ausgemessen (Beobachtung in 3prozentiger KOH); die ermittelten Sporenmaße sind in der Tabelle 1 dargestellt; die Bruttosporenmaße sind die extremen Ausdehnungen der Sporen in beiden Achsenrichtungen. — Als wichtigste Größe der Sporen wurde das Nettosporenvolumen V_N genau errechnet, als Vergleich dazu auch das Bruttosporenvolumen V_B .

Nettomaße u. -volumen

Bruttomaße u. -volumen

(I)			(II)			(I)				(II)				
l	b	V_N	l	b	V_N	L	B	V_B	L	B	V_B	L	B	V_B
10,0	9,5	472	9,6	9,3	435	12,7	12,4	1021	11,9	12,0	891			
10,5	10,2	572	9,7	9,4	448	14,0	14,0	1440	12,4	12,4	1000			
8,5	8,3	307	10,0	9,3	453	11,0	11,5	730	12,6	12,0	950			
11,0	10,1	589	9,5	9,3	431	14,1	13,5	1340	12,0	11,4	815			
6,7	6,7	158	8,5	8,0	284	9,0	9,0	382	10,7	11,4	684			
9,5	9,2	421	8,7	8,4	322	12,6	12,0	950	10,7	11,4	684			
10,0	10,0	524	7,7	7,5	227	12,2	12,7	990	10,3	9,9	529			
10,6	10,0	556	8,0	7,7	248	14,2	14,2	1500	10,6	10,7	630			
11,0	10,4	624	9,4	9,0	400	13,7	13,7	1348	12,0	11,0	760			
8,8	8,6	340	9,0	8,5	340	12,1	11,0	765	12,2	11,4	829			
11,5	10,3	639	8,0	7,8	255	14,5	13,0	1282	11,0	10,9	686			
9,0	9,0	382	9,9	9,6	478	12,5	12,5	1022	12,0	12,1	913			
9,2	8,2	323	9,7	9,4	449	13,1	11,7	938	11,6	11,8	830			
9,6	9,3	434	9,1	8,0	305	13,1	13,0	1159	11,5	10,5	663			
9,1	8,3	328	10,5	9,5	496	11,7	11,3	781	12,5	12,4	1006			
10,0	10,0	524	10,6	10,0	555	13,5	13,2	1227	14,1	12,5	1150			
9,5	9,4	438	9,2	8,5	347	12,7	12,7	1073	12,0	10,6	708			
10,5	10,5	608	9,1	8,2	320	13,5	13,2	1230	11,7	11,2	767			
10,5	9,4	486	9,3	8,5	352	14,7	12,5	1200	12,4	12,0	936			
9,0	8,3	325	8,8	8,6	340	12,7	12,0	956	12,0	12,2	921			

Nettomaße u. -volumen			Bruttomaße u. -volumen								
(I)			(II)			(I)			(II)		
l	b	V _N	l	b	V _N	L	B	V _B	L	B	V _B
10,9	10,4	618	9,2	9,1	399	14,5	13,3	1342	12,3	11,7	884
9,7	9,3	439	9,4	9,3	440	13,2	12,4	1064	12,7	12,2	990
8,0	8,0	268	10,0	9,5	473	11,5	10,6	674	13,4	13,4	1266
10,7	10,0	559	9,1	8,5	345	14,5	13,4	1360	12,0	11,7	861
10,3	10,0	539	10,7	9,9	550	13,3	13,3	1234	11,9	11,1	767
8,4	8,0	281	9,5	8,7	377	11,0	10,2	598	12,0	11,4	816
8,8	8,3	317	10,5	10,4	593	11,7	11,0	742	14,4	13,9	1455
9,5	9,3	430	9,1	8,0	305	12,5	12,4	1008	12,0	12,4	934
9,5	8,3	342	10,4	10,0	545	12,7	11,4	864	12,9	13,0	1130
10,3	10,3	572	10,4	10,1	557	13,6	13,6	1320	13,1	13,3	1192
9,7	9,5	458	9,5	9,5	450	13,0	12,8	1112	12,9	12,7	1090
10,5	10,5	608	9,5	9,1	411	14,0	13,0	1219	11,6	12,0	844
10,6	10,2	578	8,7	7,6	262	14,2	13,2	1297	11,6	11,0	732
10,4	10,1	557	9,0	9,0	382	13,4	13,4	1266	11,6	12,4	874
10,0	9,5	473	11,8	10,1	630	13,4	13,3	1240	14,0	13,6	1352
9,3	8,1	320	10,4	9,7	513	11,3	11,0	715	13,4	13,1	1200
9,5	9,0	403	9,0	8,9	374	12,5	12,5	1022	11,9	11,5	825
10,7	9,7	527	9,1	9,0	384	14,0	13,0	1240	11,7	11,4	795
10,1	9,0	429	9,9	9,6	476	13,7	11,7	980	12,7	12,7	1073
11,0	10,6	648	9,7	9,4	448	13,6	13,2	1240	12,9	12,0	974
11,0	10,7	662	9,4	9,0	398	14,3	14,2	1508	11,7	11,5	810
10,0	10,0	524	9,2	8,5	348	12,7	13,0	1100	11,5	11,9	824
10,4	10,0	546	9,1	9,1	396	14,2	13,0	1258	11,9	11,9	884
10,2	10,0	533	10,4	10,0	544	13,1	13,2	1182	13,3	12,5	1087
9,0	8,5	340	11,1	10,6	651	12,2	11,4	830	14,0	13,8	1392
8,8	8,5	333	10,0	10,0	524	12,0	12,0	906	12,6	12,6	1046
11,3	10,0	592	9,0	8,8	364	14,2	12,7	1200	12,5	11,5	865
9,8	9,5	463	9,0	8,7	356	13,0	12,0	980	11,3	11,0	714
10,2	10,1	542	8,7	8,0	291	13,9	13,9	1407	11,3	11,0	716
10,1	10,1	540	9,9	9,6	477	13,5	13,0	1195	12,5	12,5	1022

Tabelle 1: Sporenmaße und Sporenvolumen von *Scleroderma areolatum* (JAS 1227) in μm bzw. μm^3

Die kleinste Spore hatte den Nettodurchmesser $6,7 \mu\text{m}$ entsprechend einem Volumen von $158 \mu\text{m}^3$, während die größte Spore die Abmessungen $11,0/10,7 \mu\text{m}$ entsprechend $662 \mu\text{m}^3$ Volumen besaß. Bei einem maximalen linearen Meßfehler von $\pm 0,1 \mu\text{m}$ errechnen sich die maximalen Volumenfehler für die Nettosporenvolumen folgendermaßen:

	Kleinste Spore	Größte Spore
Sporenmaße	6,7/6,7 $\mu\text{m} = 158 \mu\text{m}^3$	11,0/10,7 $\mu\text{m} = 662 \mu\text{m}^3$
Max. negative Abweichung	6,6/6,6 $\mu\text{m} = 151 \mu\text{m}^3$	10,9/10,6 $\mu\text{m} = 643 \mu\text{m}^3$
Max. positive Abweichung	6,8/6,8 $\mu\text{m} = 165 \mu\text{m}^3$	11,1/10,8 $\mu\text{m} = 678 \mu\text{m}^3$
Doppelter max. Volumenfehler	14 μm^3	35 μm^3

d. h., der maximale Volumenfehler bewegt sich zwischen ± 7 und $\pm 18 \mu\text{m}^3$.

Zur Erstellung der Statistik müssen die errechneten Sporenvolumen in Volumenklassen zusammengefaßt werden; die sich ergebenden prozentualen Anteile werden in der Graphik als Ordinate über der Volumenklasse als Abszisse eingetragen. Es hat sich gezeigt, daß die Wahl der Klassengröße entscheidend für die Aussagekraft der sich ergebenden Statistik ist: Wird sie zu groß gewählt, so verschwindet die Feinstruktur; wird sie zu klein gewählt, so treten irrealer Maxima auf. Aus theoretischen Überlegungen haben wir die Volumenklasse so gewählt, daß sie gerade etwas größer als der doppelte, maximale Volumenfehler ist. Wir haben dann die Gewähr, daß innerhalb der entsprechenden Volumenklasse zu der Klassenabszisse gehörende Sporenvolumina erfaßt sind. Um eine integrierte Form der Sporenvolumenverteilung mit guter Kompensation der Fehlerstufen zu erhalten, wählt man die Schritte, in denen sich die Volumenklassen folgen, kleiner als diese, d. h., man überlappt die einzelnen Volumenklassen, ohne ihre Größe zu verändern.

Es hat sich als zweckmäßig erwiesen, ca. 50 Volumenschritte im gesamten überstrichenen Sporenvolumenbereich zu haben, damit die Feinstruktur der statistischen Verteilung deutlich hervortritt. In unserem Fall sind das 50 Schritte im Bereich von 158 bis 662 entsprechend etwa $500 \mu\text{m}^3$, d. h. $10\text{-}\mu\text{m}^3$ -Schritte. Da die Volumenklasse größer als der doppelte maximale Volumenfehler von $35 \mu\text{m}^3$ sein soll, wurde sie zu $40 \mu\text{m}^3$ angesetzt. Auf jede dieser Volumenklassen entfallen also vier Volumenschritte zu $10 \mu\text{m}^3$ oder anders ausgedrückt: Jedes Sporenvolumen kommt viermal in vier aufeinanderfolgenden Volumenklassen vor. Tabelle 2 zeigt die statistische Verteilung der Sporenvolumina, welche in Fig. 1 graphisch dargestellt ist.

Volumenklasse von bis	zugehörige Abszisse	Anzahl von Sporen
180 – 219	200	1
190 – 229	210	1
200 – 239	220	1
210 – 249	230	2
220 – 259	240	3
230 – 269	250	4
240 – 279	260	4
250 – 289	270	5
260 – 299	280	5
270 – 309	290	6
280 – 319	300	7

Volumenklasse von bis	zugehörige Abszisse	Anzahl von Sporen
290 – 329	310	11
300 – 339	320	11
310 – 349	330	16
320 – 359	340	17
330 – 369	350	12
340 – 379	360	13
350 – 389	370	8
360 – 399	380	9
370 – 409	390	10
380 – 419	400	9
390 – 429	410	8
400 – 439	420	11
410 – 449	430	13
420 – 459	440	15
430 – 469	450	14
440 – 479	460	14
450 – 489	470	11
460 – 499	480	9
470 – 509	490	8
480 – 519	500	3
490 – 529	510	7
500 – 539	520	8
510 – 549	530	13
520 – 559	540	18
530 – 569	550	13
540 – 579	560	14
550 – 589	570	10
560 – 599	580	6
570 – 609	590	8
580 – 619	600	6
590 – 629	610	6
600 – 639	620	6
610 – 649	630	5
620 – 659	640	5
630 – 669	650	5
640 – 679	660	3
650 – 689	670	2
660 – 699	680	1
670 – 709	690	0

Table 2: Statistische Verteilung der Netto-Sporenvolumen (in μm^3) bei *Scleroderma areolatum* (JAS 1227).

Wir benutzten die bewährte (Esser & Kuenen 1965, p. 325 f.) und cytologisch plausible Arbeitshypothese: „Das Volumen der Spore ist – statistisch gesehen – direkt proportional zur Kernzahl“ und führten die Zuordnung der Sporenvolumenkollektive zur entsprechenden Kernzahl pro Spore folgendermaßen durch: Aufeinanderfolgenden Maxima werden mit zunehmendem Volumen jeweils um 1 größere Kernzahlen zugeordnet. Die aus mehreren Punkten entstehende Gerade wird bis zum Volumen 0 verlängert; dann werden vom Nullpunkt aus in dem gewählten 1-Kern-Ordinatenschritt die Kernzahlen in linearer Folge eingetragen, vgl. Fig. 1.

Diese unsere ursprüngliche Interpretation, daß die Volumensprünge allein auf Kernteilungen zurückzuführen seien, ist bezüglich der Ascomyceten seitens unserer mykologischen Gesprächspartner eigentlich ohne grundsätzlichen Widerspruch aufgenommen worden, sind doch seit langem bei zahlreichen Ascomycetengattungen vielkernige Sporen bekannt (vgl. z. B. Nardi 1930, Berthet 1965, Bresinsky, Glaser und Stangl 1972). Anders bei den Basidiomyceten: Hier erschienen die Kernzahlen oft unglaublich hoch; auch wir mußten gelegentlich Endomitosen in Polykernen unterstellen, wenn wir die Mehrzahl unserer Kernzählungen in den Sporen in Übereinstimmung mit der Statistik bringen wollten. Wir denken aber hier an den Hinweis von Rogers (1973): „Many polyploid fungi are likely to be ancient, with genomes so well-balanced as to behave as typical diploids at meiosis.“ (l. c., p. 159); wir sind frappiert von der Tatsache, daß unsere Statistiken ein völlig identisches Bild für Asco- und Basidiomyceten ergeben. Wir möchten daher den Proportionalitätsfaktor der Sporenvolumenmaxima, den wir bei den Ascomyceten der – aktuellen oder vorübergehenden oder ehemaligen*) – Kernzahl der Sporen zuordnen konnten, auch bei den Basidiomyceten beibehalten. Die Volumenquantität für den Proportionalitätsfaktor $n = 1$ wollen wir – arbeitshypothetisch – als kernspezifisches Volumen der Spore bezeichnen.

Ähnliche Überlegungen wie bei den Nettosporenvolumen wurden zur Statistik der Bruttosporenvolumen angestellt, vgl. Tab. 3.

* Da wir hierin oft mißverstanden werden, sei erläutert:

1. Auch bei Ascomyceten-Sporen ist n oft größer als die Zahl der beobachtbaren Kerne; n ist für uns gleich der Anzahl der Kerne, die während der Sporenentwicklung insgesamt an der Produktion des Sporenvolumens beteiligt waren. Sie sind in den jungen Sporen meist zu sehen, scheinen dann aber zum Teil zu degenerieren.

2. Die Skala der hier beschriebenen Phänomene der doppelten, drei-, vierfachen Kernzahlen der Sporen reicht von sicherlich eher als pathologisch einzustufenden, z. B. kälteinduzierten, bis hin zu möglicherweise ss. str. polyploiden Sporenzuständen. Wir gebrauchen dafür im allgemeinen den Begriff „primär polykaryotisch“; er schließt zwei Fälle ein:

a) Die Erzeugung von Sporen mit mehrfachem primärem Kernsatz ist von einer Reduktion der normalen Sporenzahl von Basidie oder Ascus begleitet (vgl. z. B. Groß 1972; Fig. 12 u. 13).

b) Basidie oder Ascus besitzen von vorneherein einen um den Faktor 2, 3, 4 usw. größeren Kernsatz und geben an die normale Sporenzahl eine um diesen ganzzahligen Faktor größere Kernzahl ab, die sog. „Startkernzahl“ der jeweiligen Spore.

Volumenklasse von bis	zugehörige Abszisse	Anzahl von Sporen
320 – 380	350	0
340 – 400	370	1
360 – 420	390	1
380 – 440	410	1
400 – 460	430	0
420 – 480	450	0
440 – 500	470	0
460 – 520	490	0
480 – 540	510	1
500 – 560	530	1
520 – 580	550	1
540 – 600	570	1
560 – 620	590	1
580 – 640	610	2
600 – 660	630	1
620 – 680	650	3
640 – 700	670	5
660 – 720	690	9
680 – 740	710	9
700 – 760	730	7
720 – 780	750	7
740 – 800	770	7
760 – 820	790	9
780 – 840	810	10
800 – 860	830	9
820 – 880	850	10
840 – 900	870	8
860 – 920	890	9
880 – 940	910	9
900 – 960	930	9
920 – 980	950	8
940 – 1000	970	8
960 – 1020	990	8
980 – 1040	1010	11
1000 – 1060	1030	8
1020 – 1080	1050	8
1040 – 1100	1070	6
1060 – 1120	1090	7
1080 – 1140	1110	5
1100 – 1160	1130	5
1120 – 1180	1150	3
1140 – 1200	1170	5
1160 – 1220	1190	7
1180 – 1240	1210	9
1200 – 1260	1230	10
1220 – 1280	1250	9
1240 – 1300	1270	9

Volumenklasse von bis	zugehörige Abszisse	Anzahl von Sporen
1260 – 1320	1290	5
1280 – 1340	1310	3
1300 – 1360	1330	5
1320 – 1380	1350	6
1340 – 1400	1370	6
1360 – 1420	1390	3
1380 – 1440	1410	2
1400 – 1460	1430	3
1420 – 1480	1450	2
1440 – 1500	1470	2
1460 – 1520	1490	2
1480 – 1540	1510	2
1500 – 1560	1530	2
1520 – 1580	1550	0

Tabelle 3: Statistische Verteilung der Brutto-Sporenvolumen (in μm^3) bei *Scleroderma areolatum* (JAS 1227)

Der Arbeitsaufwand für die Erstellung aussagekräftiger Sporenvolumenstatistiken nach der früher beschriebenen (Groß 1972) und der hier dargelegten Methode ist praktisch der gleiche: Um mit der ursprünglichen, einfachen Methode zu gesicherten Aussagen zu kommen, ist es vorteilhaft, mehrere Volumenstatistiken zur Sicherung der Maxima aufzunehmen, d. h. mehr Sporen von verschiedenen Fruchtkörpern zu messen, während bei der hier beschriebenen Methode mit wenigen Aufnahmen zwar der Rechenaufwand höher, jedoch die Aussagekraft schon einer Statistik gewichtiger ist.

Die Erstellung anderer Graphen, z. B. im Wahrscheinlichkeitsnetz o. ä., hat zur Entwicklung unserer Betrachtungen und zur Beweisführung befruchtend beigetragen; jedoch bringt sie im Rahmen der hier dargelegten Methode keine weiteren Vorteile. – Auf der Basis der voran dargestellten Methode wurde die Mehrzahl der Sporenvolumenstatistiken erstellt. Im folgenden sind nur die Graphen der Sporenvolumenstatistiken gezeigt; die zugehörigen Tabellen sind aus Raumgründen nicht mit aufgenommen.

3 Untersuchungsergebnisse

Ideale Verhältnisse für die im folgenden dargelegten Untersuchungen finden wir bei Ascomyceten, da dort die Sporenzahl im Ascus gut beobachtbar, die Sporen selbst geometrisch leicht faßbare Körper sind, und außerdem die Anfärbung und Meßbarkeit der Kerne leichter ist als bei allen anderen Gruppen.

Für die Interpretation der Ergebnisse ist es zweckmäßig, von Sippen auszugehen, die eine möglichst große Zahl von Sporen pro Ascus besitzen, da hier normalerweise die kleinste Zahl von Sporenvolumenkollektiven in den Statistiken erscheint. Aus diesem Grund beginnen wir mit 8sporigen hypogäischen Ascomyceten und gehen nach der Besprechung der 4sporigen *Tuberales* auf *Gastromycetales* und andere Gruppen über.

3.3 8sporige *Tuberales*

a) *Hydnotria tulasnei* Bk. & Br. wurde schon früher ausführlich cytologisch untersucht (Němec 1929). — Der in Fig. 2 e dargestellte Ascus enthält 7 reife Sporen, von denen 6 etwa 30 μm Durchmesser entsprechend einem Volumen von ca. 13 000 μm^3 , die siebte Spore dagegen 36 μm entsprechend einem Volumen von ca. 23 000 μm^3 messen (einschließlich Skulptur). Diese, durch einen Pfeil gekennzeichnete Spore besitzt also fast das doppelte Volumen der Normalsporen und muß sicherlich als Zwillingsspore, als Spore mit der doppelten „Startkernzahl“, angesehen werden.

Stützen wir unsere Interpretation zunächst auf Němec: Er gibt für die normale Spore 4 Kerne an; bei ihm sind das aber immer hyaline, junge, nicht oder nur schwach skulpturierte Sporen. Wenn die Kernzahl bei zunehmender Reife gleichbliebe, so sollte unsere 13 000 μm^3 -Spore 4 Kerne, der Zwilling von 23 000 μm^3 entsprechend 8 Kerne haben. — Nun ist das errechnete Volumen der skulpturierten Spore sicherlich etwas ungenau, weil „leere“ Volumen innerhalb der Skulptur miterfaßt werden und die Messung mit kleinen Fehlern aufgrund der ungleichen Skulpturausdehnungen behaftet ist. Wir haben deshalb bei zwar schon schwach skulpturierten, aber immer noch hyalinen Sporen den Durchmesser ohne Skulptur gemessen und die Nettovolumenstatistik erstellt, siehe Fig. 2 c. Nach Němec nehmen wir zunächst für die kleinsten Sporen die Kernzahl 4 an; die in der Fig. 2 e dargestellte, reife Zwillingsspore (Pfeil!) mißt ohne Skulptur etwa 24 μm entsprechend einem Nettovolumen von 7000 μm^3 . Unterstellt man eine lineare Abhängigkeit von Kernzahl und Sporenvolumen, so ergibt sich die eingezeichnete Gerade: Die Übereinstimmung unserer Volumen-Kern-Hypothese mit den von Němec gegebenen cytologischen Daten ist sicherlich nicht zufällig.

Von 25 scheinbar einkernigen Sporen wurden sowohl der Netto-Sporendurchmesser als auch der Durchmesser des scheinbaren einen Kernes angemessen; in Fig. 2 a ist das Volumen innerhalb der Kernhülle über dem Volumen innerhalb der äußersten Sporenmembran aufgetragen; eine Sporenmembran ist — bei unseren Methoden — erst ab etwa 17 μm sichtbar. Berücksichtigt man, daß die kleinsten, in mehrkernigen Sporen beobachteten Kerne — übereinstimmend mit Němec — Durchmesser von 4,5–5,2 μm entsprechend etwa 70 μm^3 Volumen besitzen, so ergibt sich aus dem Volumen „eines“ Kernes von 200–300 μm^3 eine potentielle Kernzahl von 4. Wertet man die errechneten 25 Nettosporenvolumen statistisch aus, so liegt das 4-Kern-Maximum des entsprechenden Sporenvolumens genau an der zu erwartenden Stelle, vgl. Fig. 2 b–c.

b) *Hydnobolites cerebriformis* Tul. ist eine umstrittene Spezies. Die meisten Hypogäenkenner fassen den ganzen Formenkreis als nur eine Art auf, so z. B. vor kurzem noch Schwarzel (2/1971). Andere unterscheiden bis zu drei Arten, und zwar primär nach der Sporengröße, so Soehner (1959). Wir haben von drei Fruchtkörpern unterschiedlicher Herkunft und Reife die Netto-Sporenvolumen statistisch aufgenommen (Fig. 3 a–d), wobei in der Summenstatistik (aus drei Einzelstatistiken) die einzelnen Maxima noch deutlicher hervortreten. Korreliert man die Lage der Maxima der Sporenvolumenkollektive mit einer linearen Kernverteilung (entsprechend der Ordinatenenteilung), so ergeben sich für unsere Exemplare Kernzahlen von (3–)4–6 (–10).

Soehner gibt für die von ihm unterschiedenen makroskopisch kaum divergierenden Arten folgende Sporengrößen an: *H. hessei* Soehn. 16–20 μm , *H. cerebriformis* Tul. 22–24 μm und *H. fallax* Hesse ca. 30 μm . Nach unserer Auffassung handelt es sich dabei um 2–3- bzw. 4–6- bzw. 10–11kernige Sporen cytologischer Formen ein und

derselben Spezies, deren Sporen gelegentlich mit der halben, gelegentlich auch mit der doppelten Kernzahl ausgestattet sind; das kernspezifische Volumen beträgt $1280 \mu\text{m}^3$.

c) Einige weitere Vertreter der 8sporigen *Tuberales* haben wir nur in ein oder zwei Präparaten untersucht mit folgendem Ergebnis:

Geoporella suevica Soehn. (GG 203): $n = 3-4(-6)$ bei Sporen von $25,8-28,4 (-32,1) \mu\text{m}$; kernspez. Vol. = $2900 \mu\text{m}^3$ einschl. Skulptur.

Genea verrucosa Vitt. (GG 70): $n = 4-6$ bei Sporen von $28-32 \mu\text{m}$ ohne Skulptur; kernspez. Vol. = $3200 \mu\text{m}^3$.

Balsamia vulgaris Vitt. (GG 414): $n = (2-)-3-4$ bei Sporen von $(18,4/11,4-)-20,5/13,2-22,7/14 \mu\text{m}$; kernspez. Vol. = $600 \mu\text{m}^3$.

Geopora cooperi Harkness f. *cooperi* (GG 448) (bisher *G. schackii* Hennings benannt, vgl. Burdall 1968): $n = (3-)-4$ bei Sporen von $(20/12,5-)-22/13,5 \mu\text{m}$; kernspez. Vol. = $500 \mu\text{m}^3$.

Stephensia bombycina (Vitt.) Tul. (GG 189): $n = 2(-3)$ bei Sporen von $21,5 (-24,5) \mu\text{m}$; kernspez. Vol. = $2500 \mu\text{m}^3$.

3.2 4sporige *Tuberales*

a) *Tuber aestivum* Vitt. zählt zu den 4sporigen Arten, obwohl sie auch 5–6 Sporen pro Ascus besitzen kann. Dangeard wies aber schon 1894 darauf hin, daß bei *Tuber melanosporum* Vitt. von ursprünglich 8 Ascuskernen in der Regel 4 degenerieren und so die Viersporigkeit entsteht; nach unseren Beobachtungen verhält sich *T. aestivum* genau so. Gelegentlich bilden sich als Rückfall eben noch 5 oder 6 Sporen aus anstatt der 8 Sporen, die in der Phylogenese wahrscheinlich vorangingen. Diese Deutung wird durch Fig. 4 a bestätigt: In 5–6sporigen Ascis findet man die gleichen Sporenvolumen – also auch die gleichen Kernzahlen – wie in den 4sporigen Ascis.

Schussnig (1921) gibt 4 Kerne für die junge, unskulpturierte oder wenigstens noch hyaline Spore im 4sporigen Ascus an, ebenso auch Greis (1939); wir glauben, in Sporen aus 4sporigen Ascis bis zu 8, aus 2sporigen Ascis bis zu 12, aus 1sporigen Ascis bis zu 16 Kerne gesehen zu haben. In Fig. 4 b ist für die 4–6sporigen Ascis der aus der Statistik vermutete Zusammenhang zwischen Kernzahl und Sporenvolumen dargestellt.

In den 3sporigen Ascis (Fig. 4 c) sind die Volumen- und Kernverhältnisse ähnlich wie in den 4sporigen Ascis; erst im 2sporigen Ascus kann man einen merklichen Sprung über das normale Sporenvolumen konstatieren; dann deutlicher noch in den 1sporigen Ascis, wo wir Sporen bis zu $20\ 800 \mu\text{m}^3$ gemessen haben.

Bei den einzelnen Fruchtkörpern trifft man innerhalb eines Präparates auf eine verwirrende Fülle von Sporenvolumen, vgl. Fig. 4 d; Sommerfunde weisen in der Regel viele 4sporige Ascis mit durchschnittlich kleinen Sporen, Winterfunde zunehmend 2–1sporige Ascis mit größeren Sporen auf. In Fig. 4 e sind die Verhältnisse für 250 Sporen dargestellt: Man findet 4–6 Kerne in den Normalsporen, um 12 Kerne bei Sporenzwillingen, um 18 Kerne bei Drillingen und etwa 24 Kerne bei der größten Spore, einem Vierling von $36/34 \mu\text{m}$. – Fig. 4 f zeigt den ungefähren prozentualen Anteil der Zwillinge (2), Drillinge (3) und Vierlinge (4) an der Gesamtsporenzahl. – Das kernspezifische Volumen beträgt um $800 \mu\text{m}^3$.

Seit alters ist das Verhältnis zwischen *T. aestivum* und *T. mesentericum* Vitt. umstritten; in jüngster Zeit noch hielt Hawker (1954) beide Taxa für synonym, Knapp (1950–52) aber trennte sie, und zwar in erster Linie nach der Sporengröße: Er gibt für *T. mesentericum* in 4sporigen Ascis Sporenmaße von 32–33/25 μm an (l. c., p. 77): Das sind exakt die Zwillingssporen unserer *T. aestivum*-Stücke. *T. mesentericum* – in der Knappschen Auffassung – besitzt also den doppelten Kernbesatz von *T. aestivum* ss. str.; das Taxon muß als eine primär polykaryotische Sippe des *T. aestivum* Vitt. aufgefaßt werden. Ob diese polykaryotische Sippe als eine bloße forma, als eine varietas, subspecies oder auch species einzustufen ist, kann natürlich allein aus einer Sporenvolumenuntersuchung nicht beurteilt werden. Wir werden später – bei der Erwähnung weiterer polykaryotischer *Tuber*-Taxa – kurz auf diese Frage zurückkommen.

b) *Tuber puberulum* Bk. & Br. weist immer nur maximal 4 Sporen pro Ascus auf; Fig. 5 a zeigt die Sporenvolumenstatistik, nach der Sporenzahl pro Ascus geordnet. Man erkennt deutlich, wie die Sporenvolumen mit abnehmender Sporenzahl pro Ascus anwachsen, eine den Trüffelkennern seit je vertraute Erscheinung.

In Fig. 5 b sieht man, daß in günstigen Zeiten die Normalsporen in 4sporigen Ascis, in ungünstigen Zeiten die Zwillingssporen vor allem in 2sporigen Ascis dominieren. Nach der Volumenstatistik für 250 Sporen (Fig. 5 c) kann man ziemlich einfach auf die Kernzahl schließen: In den normalen Sporen finden sich (1–2)3–4(–6) Kerne; in der größten Spore unserer Präparate – 54 μm Durchmesser ohne Skulptur – wären es etwa 36 Kerne.

T. puberulum wurde unseres Wissens noch nicht cytologisch untersucht; wir haben deshalb junge, hyaline, unskulpturierte Sporen in Karminessigsäure und Methylgrün-Pyronin beobachtet und in Fig. 5 e die vorgefundene Kernzahl mit dem Volumen innerhalb der ersten, „primären“ Sporenmembran der jeweiligen Spore korreliert. Diese primäre Sporenmembran färbt sich auch noch in der reifen, skulpturierten Spore unmittelbar unter der skulpturierten Sporenmembran deutlich rot in Methylgrün-Pyronin; man kann so das Volumen innerhalb der primären Sporenmembran auch dann noch feststellen, wenn diese von weiteren Schichten und der Skulptur überdeckt ist. Das Volumen, das von dieser Membran umschlossen wird, kann so als eine „Kupplung“ zwischen Kernzahl und Sporenvolumen benutzt werden, da die Kerne in den reifen Sporen nicht mehr beobachtbar sind.

Nach unserer Arbeitshypothese besitzt das mittlere Zwillingssporenkollektiv 9 Kerne (Fig. 5 c); geht man in Fig. 5 e von 9 Kernen senkrecht nach oben auf die Grenzlinien der Kernzahlfunktion, dann nach links über das kuppelnde Sporenmembranvolumen auf die Grenzlinien der Sporenvolumenfunktion, dann senkrecht nach unten, so landet man bei einem Sporenvolumen von etwa 20 000 μm^3 für 9 Kerne. Dies Verhältnis – entsprechend einem kernspezifischen Volumen von 2 200 μm^3 – bestätigt unsere statistischen Ergebnisse sehr zufriedenstellend.

c) *Tuber rapaeodorum* Tul. wurde noch von Knapp (1950–52) ss. lato aufgefaßt, seitdem aber – im wesentlichen nach der Peridienstruktur – in wenigstens drei Arten zerlegt. Von unseren Exemplaren gehören die meisten zu *T. rapaeodorum* ss. str., zahlreiche zu *T. maculatum*, eines zu *T. borchii*. Zur Unterscheidung dieser Taxa sei hier auf Hawker (1954) und Lange (1956), weiterhin auf Schwärzel (12/1968) und de Vries (1971) verwiesen; unsere Stücke sind ss. Hawker u. Lange benannt.

Fig. 6 b zeigt zunächst einmal, daß sich diese drei Sippen durch ihre Sporenvolumen nicht unterscheiden lassen; dies beweisen auch noch weitere, hier nicht aufgezeichnete Volumenstatistiken. Wir haben deshalb die Sporenvolumen von 8 Fruchtkörpern zusammen aufgetragen (Fig. 6 c); auch die darin gestrichelt eingezeichnete Sporenvolumenstatistik von *T. puberulum* (Fig. 5 c) besitzt exakt den gleichen Verlauf wie die von *T. rapaeodorum* ss. lato trotz unterschiedlicher Sporenform: Knapp's *Puberulum*-Gruppe A scheint tatsächlich in jeder Hinsicht eine überaus uniforme Gruppe zu sein; aus unserem Aspekt fällt lediglich bei *T. puberulum* die größere Neigung zur Bildung von Großsporen auf.

d) Weitere Anmerkungen zu *Tuber*: Zunächst sei festgehalten, daß man allein und allein den Sporen aus 4 sporigen Ascii ein systematisches Gewicht zumessen sollte; die anderen Sporen sind zwar nicht pathologischer Natur, aber es sind „Memnosporen“ (in der Terminologie Gregorys, 1966). Es treten hier nämlich außer den hier näher erläuterten Volumeneffekten auch Verdoppelungs- und Halbierungsphänomene in bezug auf die Skulpturdichte auf; sind beispielsweise 2 primäre Kernsätze in einer normalen Sporenmembran enthalten, so vergrößern sich die Skulpturabstände in einem leicht nachweisbaren geometrischen Verhältnis.

Weiterhin liegt es nahe, die Methode des Vergleichs der Sporenvolumina auf andere *Tuber*-Taxa anzuwenden, deren spezifische Verschiedenheit seit langem angezweifelt wird. Die gesamte klassische Hypogäenliteratur zeigt bei der Errechnung der mittleren Sporenvolumen übereinstimmend:

Einfaches Sporenvolumen	Doppeltes Sporenvolumen
<i>T. brumale</i> Vitt.	<i>T. melanosporum</i> Vitt.
<i>T. excavatum</i> Vitt.	<i>T. fulgens</i> Quéf.

Auf *T. aestivum*-*T. mesentericum* haben wir oben schon hingewiesen. Es sei noch festgehalten, daß die Sporenvolumen von *T. puberulum* z. B. nach Fischer (1897), Lange (1956) und uns in den 4sporigen Ascii etwa $8\,000\ \mu\text{m}^3$, nach Hawker (1954) und de Vries (1971) etwa $16\,000\ \mu\text{m}^3$ betragen. — All diese Beispiele zeigen, daß polykaryotische Zustände — in erster Linie die Verdoppelung des primären Kernbesatzes — in der Gattung *Tuber* relativ häufig sind; dies wirft etwas mehr Licht auf die infragenerischen Verwandtschaftsbeziehungen und sollte auch ein Anlaß sein, die Taxa *Paradoxa monospora* Matt. und *Fischerula macrospora* Matt. zu revidieren; unserer Meinung nach handelt es sich hierbei um Memnoformen von *Tuber*-Fruchtkörpern; man vergleiche dazu die Sporenabbildungen bei Mattirollo (1935).

3.3 *Rhizopogon*

Von den mitteleuropäischen Vertretern der Gattung lassen sich *R. luteolus* Fr. & Nordh. emend. Tul. und die mit der Douglasie eingewanderten Kleinarten aus der Umgebung des nordamerikanischen *R. villosulus* Zeller leicht makroskopisch von einigen anderen Spezies abtrennen, denen wir uns im folgenden zuwenden wollen:

Diese Sippen besitzen Fruchtkörper, die in jungem Zustand weißlich sind und mit der Reife allmählich gilben; dem Boden entnommen, färben sie sich um so schneller weinrot, je jünger sie sind. Gelbliche Fruchtkörper röten meist nur in Basisnähe oder nicht mehr. Bei jungen, weißlichen Fruchtkörpern verblaßt häufig die rote Farbe sehr schnell; an diesen Stellen folgt in der Regel die Gelbverfärbung. — Hawker (1954) beschreibt ihre Exemplare von *R. rubescens* Tul. genau entsprechend unseren Feststellungen, und Dr. Demoulin hat uns ähnliches auch von seinen Funden berichtet.

Diesen hier geschilderten Feldbeobachtungen sei noch hinzugefügt, daß der eine von uns Farbreaktionen ähnlichen Charakters bei Arten der *Boletaceae* untersucht und diskutiert hat (Schmitt 1971). In *Rhizopogon rubescens* Tul. (= *R. roseolus* Corda ss. lato)* wurde kürzlich von Steglich u. Mitarb. (1971) der bei Röhrlingen weitverbreitete rote Farbstoff Variegatorubin als Pigment nachgewiesen. Ebenso enthält nach eigenen Untersuchungen (Schm.) *R. vulgaris* (Vitt.) M. Lange dieses rote Pigment, was chemotaxonomisch auf eine nahe Verwandtschaft zwischen *Rhizopogon* und den *Boletales* hindeutet. Die Rötung frischer *Rhizopogon*-Fruchtkörper geht mit einer Zunahme des Gehaltes an Variegatorubin einher. — Ergänzt sei noch, daß man auch im Formenkreis des in Europa kürzlich eingewanderten (vgl. Groß 1968), in Nordamerika heimischen *R. villosulus* das rote Pigment Variegatorubin in vergleichbaren Mengen findet, wie eigene Untersuchungen ergaben (Schm.).

Für den Formenkreis zwischen *R. vulgaris* und *R. rubescens* ist kennzeichnend, daß er sich weder makroskopisch noch nach mikrostrukturellen Merkmalen — z. B. der Peridie — oder anderen Kriterien zuverlässig zerlegen läßt. Unsere Bestimmungsergebnisse an saarländischen Funden sind auch nach der *Rhizopogon*monographie von Smith & Zeller (1966) nicht immer eindeutig; Exemplare, die vermutlich vom gleichen Myzel stammen, müßten gelegentlich unterschiedlich benannt werden. Wir sind deshalb hier noch der Darstellung Svrček's (1958) gefolgt, der die Sippen im wesentlichen nach der Sporengröße aufschlüsselt.

Fig. 7 a–c zeigt von oben nach unten die Sporenvolumenverteilungen der drei von Svrček angeführten Taxa unseres Formenkreises: Bei *R. vulgaris* fanden wir ein mittleres Sporenvolumen von etwa $14 \mu\text{m}^3$, bei der Varietät *R. intermedius* ca. $28 \mu\text{m}^3$ und bei *R. rubescens* (= *R. roseolus* in Svrček 1958) ein deutliches Maximum bei $56 \mu\text{m}^3$ (vgl. die schraffierten Flächen); gleichzeitig besitzen sowohl *R. vulgaris* als auch *R. rubescens* die Intermediussporen von $28 \mu\text{m}^3$.

Die Sporenvolumenverhältnisse von 1 : 2 : 4 weisen bei gleichem Kernbesatz der Basidien auf 8-, 4- und 2sporige Basidien hin. Tatsächlich findet man sowohl bei unseren Exemplaren als auch in zahlreichen Literaturangaben diese Annahme bestätigt; manchmal ist das aber auch nicht der Fall, z. B. in den *Rhizopogon*-Beschreibungen von Svrček oder A. H. Smith. Diesen hervorragenden Kennern der Gattung wären derart einfache Zusammenhänge sicherlich auch aufgefallen. Wir neigen deshalb dazu, die Bildung von Großsporen nicht immer nur auf die bei Gastromyceten häufig vorkommende erhebliche Variabilität der Sporenzahl pro Basidie zurückzuführen, sondern auch primär polykaryotische Rassen zu vermuten, bei denen durch mehrfachen Kernsatz schon in den Basidien auch die Sporen an Basidien mit normaler Sporenzahl größervolumig werden (vgl. hierzu unsere Betrachtung der Sporenvolumen bei den *Tuber*-Arten). Man muß hinzufügen, daß die Sporenzahl pro Basidie bei Gastromyceten im gleichen Fruchtkörper erheblich variieren kann und oft schwierig feststellbar ist.

Cytologische Angaben über *Rhizopogon*-Sporen kennen wir nicht. Unsere Beobachtungen nach Anfärben mit Giemsa-Lösung deuten auf 2–3 Kerne bei etwa $12 \mu\text{m}^3$

* Der nomenklatorische Status einiger Taxa des eben umrissenen Formenkreises ist uns zur Zeit noch unklar. Wir möchten daher wenigstens die biochemische Aufklärung der zur Unterscheidung obiger Taxa benutzten Farbreaktionen abwarten, bevor wir von der westeuropäischen Tradition abweichend benennen.

Sporenvolumen, gelegentlich auch auf 3–5 Kerne bei $19\text{--}22\ \mu\text{m}^3$. – Fig. 7 d zeigt die Sporenvolumenverteilung und ein kernspezifisches Volumen von etwa $5,7\ \mu\text{m}^3$. Verständlicherweise scheinen solch hohe Kernzahlen in derart kleinen Sporen unglauwürdig; vergleicht man aber die Verteilungen der Fig. 7 mit denen der 4-, 2- und 1sporigen Tuberasci (Fig. 4–6), so ist die formale Analogie augenscheinlich.

3.4 Hymenogaster

Hier treten einige Phänomene modellartig auf; wir haben deshalb in Fig. 8 einen Teil der Volumenstatistiken wieder dargestellt, die der eine von uns schon früher veröffentlichte (G r o ß 1972).

Den Unterschied im Verlauf der Volumenstatistiken zwischen 4- und 2sporigen Formen zeigen die Figuren 8 a und 8 b. *H. tener* Bk. & Br. ist typisch für diese Erscheinung; hat die 4sporige Form etwa 1–2 Maxima, so weist die 2sporige Form – außer dem doppelten Sporenvolumen – 2–3 Maxima auf, also die doppelte Anzahl. Das sind die Verhältnisse, wie wir sie bei *Tuber*, *Rhizopogon* usw. schon beobachtet haben.

Anders bei unseren Präparaten von *H. luteus* Vitt. f. *bispora* (Fig. 8 c): Vergleicht man den Verlauf der Volumenstatistiken der Sippe mit etwa $500\ \mu\text{m}^3$ mittlerem Volumen mit dem der $1000\text{-}\mu\text{m}^3$ -Sippe, so erkennt man leicht, daß die Kurvenformen gleichartig verlaufen; der Unterschied liegt eigentlich nur im Startvolumen, das oben um $300\ \mu\text{m}^3$, unten um $600\ \mu\text{m}^3$ beträgt. Diese beiden cytologischen Rassen (?) bilden in unseren Augen den realen Hintergrund der jahrzehntelangen Diskussion der Varietäten des *H. luteus*. – Man trifft diese Halbierung der Kernzahl auch bei anderen 2sporigen *Hymenogaster*-Arten an, so bei *H. vulgaris* Tul., *H. rehsteineri* Buch. und auch bei *H. megasporus* Soehn., dessen kleinsporige Form meist wohl als *H. vulgaris*-Form angesehen, von S o e h n e r (1962) wahrscheinlich als *H. pilosiusculus* Hesse beschrieben wurde. Diese halbkernzahligen Sippen sind in der Regel die kümmerformen trockener Sommer und besitzen – wie die meisten geschädigten Hymenogasterfruchtkörper – gelbe Farben in Gleba und Peridie.

Auch den Übergang zwischen 4sporigen Jugendformen und 2sporigen Altersformen hatte einer von uns schon geschildert. Inzwischen haben wir aus den Niederlanden ein streng bispores Exemplar der Sippe erhalten, die G r. (1972) unter dem Herbarnamen *H. lilacinus* ss. Hesse beschrieb; Fig. 8 e zeigt die Volumenstatistik dieses Fruchtkörpers. Die Übereinstimmung der Maxima der bisporen Form mit denen unserer saarländischen Altersform ist wohl augenscheinlich.

Konstant für die Art ist immer der Frequenzgang der Sporenvolumenverteilung, oder anders ausgedrückt: Konstant ist immer das kernspezifische Volumen; weniger zuverlässig ist das mittlere Sporenvolumen, noch weniger zuverlässig sind die Sporenmaße selbst.

3.5 Scleroderma

Die Gattung *Scleroderma* ist in Mitteleuropa mit 5 der in ganz Europa heimischen ca. 13 Arten vertreten: *S. citrinum*, *S. bovista*, *S. verrucosum*, *S. areolatum*, und *S. cepa*. Gerade in dieser Gattung spielen die Sporenmaße für die Trennung der einzelnen Taxa eine entscheidende Rolle, so daß also bei diesen epigäischen Gastromyceten ein ähnliches Verhalten wie bei den hypogäischen, z. B. *Rhizopogon*, zu erwarten ist. Einen Hinweis darauf geben schon die Arbeiten der modernen Gattungsspezialisten D e -

moulin (1966–70) und Guzman (1970), welche in der Auffassung einzelner Arten vor allem durch die Sporengröße voneinander abweichen.

a) *Scleroderma bovista* Fr.

Vom Exsikkat JAS 2258 wurde einem reifen, am Scheitel schon offenen Exemplar aus der peridiennahen Glebaschicht eine Probe entnommen, in 3prozentiger KOH photographiert und 100 Sporen mit (Bruttosporenmaße) und ohne (Nettosporenmaße) Skulptur gemessen. Nach den im Abschnitt 2.3 beschriebenen statistischen Verfahren wurden nun die Sporenvolumenstatistiken erstellt (Fig. 9 a–b) und nach der Lage der Maxima die wahrscheinlichsten Kernzahlen pro Sporenvolumenkollektiv eingetragen: Hauptmaxima der Netto-Sporenvolumen bei $n = 3, 4$ und 5 , Nebenmaxima noch bei $(1), 2, 6–9$ (Fig. 9 b). Das daraus abgeleitete kernspezifische Volumen beträgt $63 \mu\text{m}^3$. – Vergleicht man die Verteilungskurve des Netto-Sporenvolumens mit der des Bruttosporenvolumens (Fig. 9 a), so fällt auf, daß beide Graphen grundsätzlich übereinstimmende Sporenkollektive zeigen. Die Gerade der Kernzahl-Bruttovolumen-Abhängigkeit geht aber hier nicht mehr durch den Nullpunkt; ebenso liegt das 1-Kern-Bruttovolumen nicht mehr auf der Geraden. Dieses Phänomen, das bei allen weiteren *Scleroderma*-Arten wiederkehrt, wird später erläutert.

Es wurden nun von weiteren 4 verschiedenen Aufsammlungen der Art die Nettosporenvolumenstatistiken erstellt; dabei zeigte sich, daß in allen Fällen die auftretenden Maxima entsprechender Sporenvolumenkollektive exakt über den gleichen Abszissenwerten zu finden waren. Die Ausprägung einzelner Maxima wechselte jedoch von Fund zu Fund. Die Summenstatistik aller gemessenen Sporen (Fig. 9 e) zeigt deutlich jedes in den einzelnen Statistiken aufgetretene Maximum.

Aus der Literatur (Kreisel 1969) geht hervor, daß man bei den *Sclerodermatales* 2kernige Sporen vermutet. Um die aus unseren Statistiken abgeleiteten, meist viel höheren Kernzahlen zu überprüfen, wurden von jungen *S. bovista*-Fruchtkörpern der Aufsammlung JAS 296 Glebaschnitte mit Methylgrün-Pyronin angefärbt und Kernzahl, Kerngröße und Volumen der Sporen festgestellt. Die Kerne haben Durchmesser von $0,5–1 \mu\text{m}$; in Fig. 9 f sind die beobachteten Kernzahlen pro Sporenvolumen aufgetragen. Die mit „o“ gekennzeichneten Sporen zeigen mitoseähnliche Kernteilungsfiguren; wir interpretieren diese Volumina als „kritische Volumina“. Für unsere Statistik heißt das, daß diese Sporen sozusagen zwei Sporenvolumenkollektiven angehören, die sich in der Kernzahl um 1 unterscheiden. Es fällt also z. B. das Startvolumen der 3-Kern-Sporen etwa mit dem kritischen Volumen der 2-Kern-Sporen zusammen; daß heißt für unsere Statistiken, daß ein Kollektiv – etwa das der 3-Kern-Sporen – ungefähr an der Stelle des Maximums des vorhergehenden Kollektivs – hier der 2-Kern-Sporen – seinen Anfang nimmt und an der Stelle des Maximums des nachfolgenden 4-Kern-Kollektivs endet. Diese Überlappung der Einzelkollektive wurde schon früher von Gr. (1972) an den Sporenvolumenverteilungen von Hymenogaster-Arten zeichnerisch festgehalten, ohne daß ihr damals eine theoretische Bedeutung zugeschrieben werden konnte. Die eben gegebene Deutung des Phänomens erklärt jedoch die überraschende formale Gleichartigkeit der Volumenverteilungsgraphen über alle hier untersuchten Taxa hinweg.

Die beobachteten und die aus der Statistik abgeleiteten Kernzahlen pro Sporenvolumenkollektiv stimmen sehr gut überein; aus beiden ergibt sich unabhängig ein kernspezifisches Volumen von $63 \mu\text{m}^3$. Die wenigen jungen Basidien dieser Aufsammlung wiesen maximal 8, meist jedoch weniger – 3, 4, 5 – Sporen auf, welche an der gleichen Basidie meistens paarweise ungleich groß waren.

Vergleicht man die in der modernen Literatur angegebenen Variationsbreiten der Sporenmaße für *S. bovista*, so fällt auf, daß unsere reifen Fruchtkörper eine breitere Streuung der Sporenmaße zeigen, als sie *Demoulin* (1968) und *Guzman* (1970) angeben. – Interessant ist weiterhin, daß es zwei Extreme bezüglich der Sporengrößen gibt (Fig. 9 b–d): a) eine Sippe, deren Sporen hauptsächlich 3, 4 und 5 Kerne besitzen (JAS 2258) und b) eine Sippe, deren Sporen meist 6-, 7- und 8kernig sind, also die doppelten Kernzahlen enthalten (JAS 296).

b) *Scleroderma citrinum* Pers.

Prinzipiell sind die Statistiken aus 100 Sporen der Aufsammlung JAS 2271 der Netto- und Brutto-Sporenvolumen (Fig. 10 a–b) und die daraus abgeleiteten Kernzahlen für die Sporenvolumenkollektive denen von *S. bovista* gleich; bemerkenswert ist, daß die kernspezifischen Volumina beider Arten genau übereinstimmen: $63 \mu\text{m}^3$.

Von 12 weiteren Funden wurden ebenfalls Nettosporenvolumen-Statistiken erstellt. In Fig. 10 c–e sind die Extremfälle unterschiedlicher Verteilungen dargestellt. Fig. 10 c stammt von einer Aufsammlung (JAS 1625), die in der Sporenvolumenstatistik deutlich zwei Maximagruppen 3-, 4-, 5kerniger bzw. 7-, 8- (-9)kerniger Sporen aufweist, die durch ein ausgeprägtes Minimum voneinander getrennt sind. Bei der Aufsammlung JAS 1378 sind aus zwei verschiedenen Glebeteilen deutlich verschiedene Verteilungen festgestellt worden, siehe Fig. 10 d–e. Dieses Phänomen tritt auch bei *S. areolatum* auf und wird dort diskutiert.

Die in der modernen Literatur angegebenen Sporenmaße stimmen mit unseren Beobachtungen insofern überein, daß z. B. die Angaben *Guzmans* (1970) die Maximagruppe mit 7–9 Kernen, die *Demoulin's* (1968) auch noch Sporen mit höheren Kernzahlen einschließen. Es zeichnen sich bei *S. citrinum* zwei verschiedene Sporenvolumenverteilungen mit unterschiedlichen, jedoch etwa im Verhältnis 1 : 2 zueinander stehenden Kernzahlen ab, die sich durch Sporen mit primär einfachem und primär doppeltem Kernsatz deuten lassen. Es müßten also – bei gleicher Kernzahl in den Basidien – die Sippen der ersten Kernmaximagruppe (3–5) überwiegend 8sporige, die der zweiten Gruppe (7–9) dagegen 4sporige Basidien besitzen; tatsächlich bildeten schon *L. R.* und *C. Tulasne* (1842) meist 4sporige Basidien für die Sippe mit den großen Sporen ab, übereinstimmend mit unserer Auffassung.

c) *Scleroderma verrucosum* ss. lato

S. verrucosum Pers. ist ein Taxon, für welches heute noch von Spezialisten der Gattung verschiedene Sporenmaße angegeben werden: *Demoulin* (1968) umreißt – als Kenner der Typusform *Person's* – die Nettosporenmaße mit 8–11,6 μm , *Guzman* (1970) ordnet der Sippe Nettosporendurchmesser von 6–9 μm zu, wobei er jedoch auch über Übergangsformen zwischen seiner kleinsporigen *S. verrucosum* und der großsporigen, im folgenden Abschnitt diskutierten *S. areolatum* berichtet*.

Wir besitzen nur einen Fund von *S. verrucosum* mit Sporenmaßen nach *Guzman* und haben von dieser Aufsammlung 100 Sporen mit und ohne Skulptur gemessen (Fig. 11 a–b). Aus der Netto-Sporenvolumenverteilung ergeben sich Kollektive von

* Wie uns Dr. *Demoulin* mitteilte, ist es möglich, daß *Guzman* bezüglich *S. verrucosum* ein weiter gefaßtes Konzept hat und das kleinsporige amerikanische *S. tenerum* miteinbezieht.

1–6kernigen Sporen, wobei die 3–4kernigen den größten Anteil ausmachen. Das kernspezifische Volumen beträgt auch hier $63 \mu\text{m}^3$, wie bei *S. bovista* und *S. citrinum*. Die Statistiken der Brutto- und der Nettosporenvolumen stimmen qualitativ recht gut überein, nur die Nettosporenvolumen-Kernzahl-Funktion ist eine Gerade, die durch den Nullpunkt geht.

In Fig. 11 f ist von 340 Sporen aus 5 Meßreihen die Summenverteilung dargestellt, während in Fig. 11 c eine weitere 100-Sporen-Aufnahme von Schm. mit einer 50-Sporen-Aufnahme von Gr. (Fig. 11 d) und mit der Interpretation dieser 50-Sporen-Aufnahme durch Gr. nach dem „alten“ Auswertungsverfahren verglichen wird (Fig. 11 e). Man erkennt leicht, daß die „neue“ Methode (Fig. 11 d) die Lage der Maxima exakter markiert; die „alte“ Methode (Fig. 11 e) dagegen gibt deren Lage nur ungenau wieder, zeigt jedoch ohne weiteres die richtige Zahl der reellen Volumenmaxima. Daher ist oft die gleichzeitige Anwendung beider Auswertungen von Nutzen.

Stellt man den von uns beobachteten Sporenmaßen diejenigen gegenüber, die Guzman angibt, so stimmt unser Fund bezüglich der Sporen genau überein, ebenso die Größe der Fruchtkörper (1,2–3 cm). Die fast exakt kugeligen Sporen dieses Fundes weisen nach unseren Beobachtungen eine Stachelskulptur auf, die im Mittel meist $1,15 \mu\text{m}$ Ausdehnung erreicht, was mit den Angaben Guzmans ($0,5$ – $1,5 \mu\text{m}$) harmonisiert.

S. verrucosum nach der Beschreibung bei Demoulin – die typische Form der Art – ist im Saarland sowohl auf sandigen als auch auf neutralen oder kalkhaltigen Böden zu finden und teilt die Standortansprüche etwa mit *S. areolatum*. In Fig. 13 b sind zwei Sporenvolumenstatistiken dieser Sippe aufgezeichnet.

d) *Scleroderma areolatum* Ehrenb.

S. areolatum ist ein in der Literatur übereinstimmend aufgefaßtes Taxon mit Nettosporen von $9,2$ – $14,4 \mu\text{m}$ (Demoulin 1968) bzw. $8,8$ – $14,8 \mu\text{m}$ (Guzman 1970) Durchmesser und Stachelnängen von $1,4$ – $1,6 \mu\text{m}$ bzw. $0,2$ – $2,0 \mu\text{m}$. Unsere Funde dieser im Saarland nicht seltenen Sippe weisen – wie auch in der Literatur vermerkt – kleinere Fruchtkörper als *S. verrucosum* auf. Die fast exakt kugeligen Sporen haben meist eine Bestachelung von $1,5 \mu\text{m}$ Länge. In Fig. 13 c sind zwei Sporenvolumenstatistiken typischer *S. areolatum*-Fruchtkörper dargestellt.

Eine Besonderheit bei *S. areolatum* ist in Fig. 1 bzw. 12 a–b zu sehen: Eine Sporenprobe aus dem Glebazentrum eines Fruchtkörpers der Aufsammlung JAS 1227 zeigte die Sporenvolumenverteilung nach Fig. 12 b, eine echte *S. areolatum*-Kurve. Auffällig war nun bei einer weiteren statistischen Aufnahme von Sporen desselben Fruchtkörpers aus dem peridiennahen Glebabereich, daß sich eine ganz andere Sporenvolumenverteilung ergab (Fig. 13 a, 1 a), nämlich eine typische *S. verrucosum*-Statistik, wobei entsprechende Maxima beider Verteilungen wieder an den schon bekannten Stellen lagen. Da der untersuchte Fruchtkörper schon eine geöffnete Peridie aufwies – ein Zeichen der Reife –, ist dieser Befund für die nachfolgende Diskussion des Komplexes *S. verrucosum*-*S. areolatum* von Bedeutung, besitzen doch die Sporen eines Fruchtkörpers im Glebazentrum die doppelte Kernzahl wie diejenigen in Peridiennähe. Die Bruttosporenvolumenstatistik (Fig. 1 b) stimmt qualitativ gut mit der Statistik der Nettovolumen überein; jedoch ist auch hier wieder – im Gegensatz zur Nettosporenvolumenverteilung – die abgeleitete Funktion Kernzahl/Volumen nur bei größeren Kernzahlen eine Gerade.

e) Die Beziehungen der *Scleroderma*-Sippen untereinander

S. verrucosum und *S. areolatum*, die „dünnchaligen Hartboviste“ mit stachligen Sporen, unterscheiden sich makroskopisch folgendermaßen:

Art	Peridienausbildung	Habitus
<i>S. verrucosum</i>	Areolen ungleichmäßig, nicht doppelt begrenzt	Frk. groß, Pseudostiel gut ausgebildet
<i>S. areolatum</i>	Areolen gleichmäßig, doppelt umgrenzt	Frk. klein, Pseudostiel klein

Außer diesen, von uns ebenfalls festgestellten, jedoch in manchen Exemplaren nicht immer deutlichen Unterscheidungsmerkmalen bleibt als sicherstes jedoch das mikroskopische Merkmal der Sporengröße: Im Vergleich zu *S. areolatum* hat *S. verrucosum* die kleineren Sporen.

Der Komplex *S. verrucosum*-*S. areolatum* läßt sich unserer Meinung nach leicht folgendermaßen deuten: *S. verrucosum* in der kleinsporigen Form (Fig. 13 a) weist die kleinsten Sporen (6–9 μm) mit den geringsten Werten von n (3–5) auf und entspricht vermutlich der phylogenetisch ältesten, 8sporigen Sippe; es sei hier an *Hymenogaster luteus* erinnert, wo wir ähnliche Zusammenhänge oben schon beschrieben haben. *S. verrucosum* in der typischen Form (Fig. 13 b) zeigt pro Spore durchschnittlich den doppelten Kernbesatz ($n = 5-9$) mit Sporen von 7–11,8 μm und meist 4 Sporen pro Basidie; diese Interpretation wird durch Sorokine (1876) gestützt, der für diese Sippe 4sporige Basidien abbildet. *S. areolatum* endlich (Fig. 13 c) ist die Sippe mit primär 4fachem Kernbesatz der Sporen: $n = 10-18$ pro Spore, Sporen von 8–14,8 μm und vorwiegend 2sporige Basidien, was unsere Beobachtung an JAS 3968 bestätigt, vgl. Fig. 13 d; die 2sporige Basidie ist dort zu 50 % neben 1-, 3- und 4sporigen Basidien vertreten.

Die Aufsammlung JAS 1227 (Fig. 12 a–b), die wohl zu *S. areolatum* gehört und bei der einmal eine Verteilung nach doppeltem (Fig. 12 a, peridiennahe Gleba) bzw. einmal nach vierfachem (Fig. 12 b, Glebamitte) primärem Kernbesatz der Sporen vorgefunden wurde, zeigt, daß das Phänomen der unterschiedlichen primären Kernsätze von Sporen innerhalb eines einzigen Fruchtkörpers auftreten kann. In der systematischen Literatur sollte dementsprechend die Entnahmestelle von Sporenpräparaten irgendwie „normiert“ werden.

Schaut man sich unter diesen Gesichtspunkten die anderen in Europa vorkommenden *Scleroderma*-Taxa an, so fällt ins Auge, daß sich die Arten mit ähnlich skulpturierten Sporen und vergleichbaren Peridienmerkmalen – also sich im wesentlichen durch die Sporengröße unterscheidenden Arten – in fast lückenloser Folge als nah verwandte Sippen mit verschiedenen primären Kernsätzen pro Spore interpretieren lassen, vgl. Tabelle 4*. Von den bisher in der Literatur nicht beschriebenen, noch fehlenden

* Da wir einige – in der Tab. 4 eingeklammerte – *Scleroderma*-Sippen noch nicht selbst untersuchen konnten, mag die Einordnung dieser oder jener uns nur aus der Literatur bekannten Art nicht ganz sicher sein. Der eine von uns (Schm.) ist jedoch derzeit mit der Untersuchung auch außereuropäischer Arten befaßt.

Sippen in den leeren Feldern der Tabelle füllt unser Fund JAS 39, eine kleinsporige *S. citrinum*, eine Lücke; es sei hier der Hinweis gestattet, daß sich bei allen von uns untersuchten Pilzarten die sogenannten „Kümmerformen“ durchweg als sporencytologisch exakt definierte, durch die 1:2:4-Relation der Kernzahlen bzw. Sporenvolumen mit der typischen Form der Art gesetzmäßig verbundene Fruchtkörper erwiesen haben. — Auch die Reihe *S. bovista*, *S. fuscum* und *S. hypogaeum* stellt eine natürliche Sippenfolge dar: Alle Arten neigen zu wenigstens teilweise hypogäischem Wachstum der Fruchtkörper, und zwar zunehmend zu *S. hypogaeum* (Name!); Aufbau der Peridie, Färbung der Fruchtkörper sowie Sporenornamentation sind bei allen sehr ähnlich. *S. meridionale* Demoulin & Malençon (Demoulin, 1970) zeigt eine fast identische Sporenvolumenverteilung wie *S. bovista*, unterscheidet sich von dieser Art jedoch durch eine sehr ausgeprägte netzige Skulptur der reifen Sporen und andere geographische Verbreitung. — All diese Beispiele zeigen, daß die Sporengröße systematisch kein größeres Gewicht besitzt als andere morphologische Merkmale; nur ändern sich diese (Färbungen, Peridiendicken, Hyphendurchmesser usw.) mehr oder minder stufenlos, während sich die Sporenvolumen nur in den leicht erkennbaren 1:2:4-Verhältnissen sprunghaft ändern.

3.6 Phallales

Zur Untersuchung standen uns reife Fruchtkörper der beiden Phallaceen-Spezies *Phallus impudicus* (L.) Pers. und *Mutinus caninus* ((Huds.) Pers.) Fr. sowie der Clathraceen *Anthurus archeri* Berk. und *Clathrus ruber* zur Verfügung. — Von allen 4 Arten wurden je 100 Sporen von Mikrophotos ausgemessen und die Meßwerte mit den daraus abgeleiteten Größen nach unserer hier beschriebenen statistischen Methode ausgewertet. Bei diesen nicht skulpturierten Sporen wurden natürlich nur die Nettosporenvolumina ermittelt und die Sporenvolumenverteilungen mit den daraus abgeleiteten Kernzahlen in Fig. 14 dargestellt.

Phallus impudicus (Fig. 14 a) und *Mutinus caninus* (Fig. 14 b) zeigen einander sehr ähnliche Verteilungen; das kernspezifische Volumen beider Arten ist gleich und beträgt $3,8 \mu\text{m}^3$, wobei die Mehrzahl der Sporen 2kernig sind; leider sind nirgendwo in der uns bekannten Literatur Angaben über Kernzahlen in *Phallales*-Sporen zu finden. Beide Phallaceen unterscheiden sich jedoch in der Form ihrer rotationsellipsoidischen Sporen: *Mutinus* besitzt die schlankeren Sporen mit einem mittleren Achsenverhältnis von $l : b = 2,17$ gegenüber 2,00 bei *Phallus*.

Die Sporenvolumenverteilung der Clathracee *Clathrus ruber* (Fig. 14 c) zeigt grundsätzlich ein ähnliches Bild wie die beiden voran gezeigten Phallaceenarten. Abweichend ist bei *Clathrus* jedoch das abgeleitete kernspezifische Volumen von $3,4 \mu\text{m}^3$ — gegenüber $3,8 \mu\text{m}^3$ bei den beiden Phallaceen —, und es treten zusätzliche Sporenvolumenkollektive auf. *Clathrus* besitzt noch schlankere Sporen als die beiden untersuchten Phallaceen, nämlich ein mittleres Sporenachsenverhältnis von 2,60.

Anthurus archeri (Fig. 14 d) als zweite der untersuchten Clathraceenarten weicht von den schon abgehandelten Arten durch relativ große Sporen ab. Überraschend ist nun aber der aus Fig. 14 deutlich ersichtliche Befund, daß diese Spezies 1. im Vergleich zu *Clathrus* genau das gleiche kernspezifische Volumen aufweist und 2., daß die Sporen von *Anthurus* durchschnittlich doppelt so viele Kerne enthalten wie die *Clathrus*-Sporen, wenn man die aus den Sporenvolumenverteilungen abgeleiteten Kernzahlen zugrundelegt. Da nun aber alle untersuchten *Phallales*-Arten nach eigenen Beobachtungen (*Mutinus*, *Phallus*, *Anthurus*) sowie nach der Literatur (*Clathrus*) Sporenzahlen von

3–4 pro Basidie aufweisen, fällt der bei *Scleroderma* oben diskutierte Fall auf, da dann *Anthurus* wegen der durchschnittlich doppelten Kernzahl in den Sporen nur die halbe Zahl, also 1–2 Sporen pro Basidie besitzen sollte. *Anthurus archeri* ist also eine Art, deren Basidien schon die doppelte Kernzahl wie die der anderen drei Spezies enthalten sollten.

Bezüglich der Form sind die *Anthurus*-Sporen den *Clathrus*-Sporen gleich ($l : b = 2,6$ im Mittel). Eine bisher in der Literatur nicht erwähnte Tatsache sei hier noch ergänzt: Viele der *Anthurus*-Sporen tragen an der Basis – von der Seite gesehen – schwalbenschwanzähnlich aussehende Fortsätze (wie z. B. die *Hymenogaster*-Sporen), sog. Appendices (Schmitt 1972), die wohl an der Sporenbasis verbliebene Reste der röhrenförmigen, bei den *Phallales* sehr kurzen Sterigmen sind.

3.7 Orientierende Untersuchungen an weiteren Basidiomyceten

Da die voran beschriebenen und diskutierten Erscheinungen an unterirdisch fruktifizierenden Asco- und Basidiomyceten (Gr.) sowie an verschiedenen Gruppen epigäischer Gastromyceten (Schm.) beobachtet wurden, wollten wir uns durch orientierende Untersuchungen bei anderen Pilzgruppen über das allgemeine Auftreten dieser Phänomene bei Pilzen überhaupt informieren. Die aus den in der Figur 15 dargestellten Sporenvolumenstatistiken abgeleiteten Werte von n pro Spore sind nicht durch parallele cytologische Untersuchungen gestützt, jedoch ist das Vorkommen von Sporen mit verschiedenen Kernzahlen in allen Fällen aufgrund der Statistiken sehr wahrscheinlich.

Lycoperdon perlatum Pers.: $n = 1, 2, 3$; kernspez. Vol. = $16,6 \mu\text{m}^3$ (Kreisel 1969: 2kernige Sporen).

Hericium cirrhatum (Pers. ex Fr.) Quél.: $n = (1-2)(-4)$; kernspez. Vol. = $4,25 \mu\text{m}^3$ (Kreisel 1969: 2kernige Sporen).

Pholiota carbonaria (Fr.) Sing.: $n = 2(-3)$; kernspez. Vol. = $34,5 \mu\text{m}^3$ (Kreisel 1969: 1–2 Kerne pro Spore).

Russula paludosa Britz.: $n = 4(-6)$; kernspez. Vol. = $51 \mu\text{m}^3$ (Kreisel 1969: 2kernige Sporen).

Lactarius sanguifluus Paulet ex Fr. und *L. semisanguifluus* Heim & Leclair: $n = (2-3)3-5$; kernspez. Vol. = $50 \mu\text{m}^3$ (Kreisel 1969: 2 Kerne pro Spore). Im Falle der *Russulaceae* sind die angegebenen Volumen nur relative Größen, da die Sporen keine Rotationsellipsoide sind.

4. Diskussion

4.1 Über die funktionale Bedeutung unterschiedlicher Sporengrößen

Bevor wir uns wieder den cytologisch-physiologischen Details zuwenden, erscheint ein Hinweis auf die funktionale Bedeutung angebracht, die unterschiedlichen Sporengrößen innerhalb einer Art zukommt:

Gregory (1966) schilderte ausführlich die Gründe, welche die Pilze zur Ausbildung verschiedenartiger Sporen veranlassen. Er unterschied dabei zwei funktionale Gruppen, die hier nur kurz skizziert seien: Einmal sollen die Sporen – bei günstigen Bedingungen – für die Verbreitung der Spezies sorgen; diese Sporen sind relativ klein – nebst

weiteren Eigenschaften, die hier nicht interessieren – und wurden von Gregory als „Xenosporen“ (übersetzt etwa „Wanderspore“) bezeichnet. Zum andern sollen die Sporen – in ungünstigen Zeiten – die Existenz der Art am jeweiligen Standort sichern; diese Sporen sind – um das charakteristischste Merkmal herauszugreifen – relativ groß. Gregory schlägt für sie den Namen „Memnosporen“ (etwa entsprechend „Dauerspore“) vor. Bei den Niederen Pilzen ist dieses Phänomen ja weit verbreitet und seit alters her gut bekannt.

Die von uns untersuchten Erscheinungen sind nun sehr wahrscheinlich ähnlich zu verstehen; gehen wir zurück auf einige Beispiele. Knapp (l. c., p. 78) zu *Tuber aestivum*: „Ab August reifend bis zum Herbst.“, zu *Tuber mesentericum* mit primär doppeltem Kernbesatz: „Nicht vor Herbst bis Winteranfang.“ – Wir haben in Fig. 5 c ein Herbst- und ein Winterexemplar von *Tuber puberulum* angeführt: Das Winterexemplar neigt auffallend zur Ausbildung von Zwillingsporen, d. h. zu Sporen primär doppelter Kernzahl. – Das kleinsporige *Rhizopogon vulgaris* ist der Massenpilz des flachen Landes, das großsporige *R. rubescens* der Massenpilz montaner Regionen. – Den Kälteeinfluß auf *Hymenogaster olivaceus* hatte der eine von uns schon früher beschrieben (Groß 1969): Im feuchten Sommer der kleinsporige *H. olivaceus* ss. str., im Winter der großsporige *H. citrinus*, dazwischen *H. citrus* und *H. calosporus*; ein lückenloser Formenzyklus rund um den Kalender. – Unsere württembergischen Exemplare von *Geopora cooperi* f. *cooperi* – in Europa bisher *G. schackii* benannt (vgl. Burdsall 1968) – stammen aus 500–700 m Höhe und besitzen Sporenmaße an der untersten Grenze: um 20/13 μm . Knapps Exemplar aus Arosa (um 1800 m Höhe) besaß Sporen „sehr verschieden in Form und Dimensionen“ bis zu 29/20 μm , usw. – Bei den *Scleroderma*-Arten ist in der Literatur schon festgehalten (Guzman 1970), daß die tropischen Spezies die kleinsten Sporen innerhalb der Gattung besitzen, und daß in dem Maße, wie die mittleren Jahrestemperaturen der Areale sinken, die Sporengrößen ansteigen: Sippen mit borealer Verbreitung haben die größten Sporen. – Andererseits fällt gerade bei den *Scleroderma*-Spezies die Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen nicht so ins Auge wie z. B. bei den Hypogäen. Dagegen tritt eine andere funktionale Erscheinung zutage, siehe Fig. 12 a–b: Die kleinen Sporen sitzen in Peridiennähe, die großen Sporen im Glezentrum. Deutlicher kann ein Hinweis kaum sein: An den für die Sporenverbreitung günstigen Stellen produziert der Fruchtkörper die Xenosporen, an den ungünstigen die Memnosporen.

Fassen wir für unsere Arten zusammen: Im Sommer, in der Ebene, bei jungen Fruchtkörpern, an für die Verbreitung günstigen Bereichen des Fruchtkörpers findet man bevorzugt die „kleinen“ Xenosporen; im Winter, in den Bergen, bei alten Fruchtkörpern, an für die Verbreitung ungünstigen Bereichen des Fruchtkörpers die „großen“ Memnosporen. – So wenig untersucht dieses Phänomen bei Höheren Pilzen noch ist, so weit verbreitet scheint es zu sein.*

* Dr. Reijnders/Schuilburgh verdanken wir folgende Beobachtung: Bewahrt man *Agaricales*-Fruchtkörper einige Tage im Kühlschrank auf, so erscheinen zuverlässig „Riesensporen“ – also unsere „Memnosporen“ – im Präparat; Dr. Haas/Schnait bestätigte uns dies kürzlich. Hier liegt sicherlich der einfachste experimentelle Ansatz zur Klärung des „Kerneklebens“ bei gut bekannten Arten. – Dr. Demoulin machte uns auf die Untersuchung von *Psilocybe merdaria* durch Watling (1971) aufmerksam: Wandelten sich die agaricoiden Frk. in gasteromyzetoide um, so wurden die 4sporigen Basidien 2sporig, begleitet von einer entsprechenden Vergrößerung der Sporen.

4.2 Primäre Kernverteilung in die Sporen

Die von uns untersuchten Pilze beschreiten offensichtlich zwei unterschiedliche Wege, um größere Sporen bzw. eine höhere Kernzahl in den Sporen zu erreichen. Der erste und effektivste Weg besteht darin, die postmeiotischen Kerne in Basidie und Ascus ungleichmäßig an die Sporen zu verteilen. Der eine von uns hatte schon gezeigt, daß aus einer Zufallsverteilung der Kerne unterschiedliche Kernzahlen in den Sporen resultieren (Groß 1972); dieser Verteilungsmodus scheint jedoch nicht die quantitative Rolle zu spielen, wie es damals bei *Hymenogaster*-Arten den Anschein hatte.

In der gleichen Arbeit wurde jedoch ein zweites Phänomen beschrieben: In den *Hymenogaster*-Basidien waren oft Kerne sichtbar, die zu mehreren wie aneinandergeliebt zusammenhängen; dieses „Kernekleben“ glauben wir inzwischen – nach unseren Beobachtungen insbesondere der *Tuberales*-Kerne – auf die Nichtauflösung einer die Kerne während der Kernteilungen umgebenden, gemeinsamen Hülle zurückführen zu können; bei *Hymenogaster*-Arten war keine solche Hülle sichtbar gewesen. So scheint das Zusammenhalten mehrerer postmeiotischer Kerne mit Hilfe einer gemeinsamen Hülle das einfache Mittel zu sein, mit dem sowohl die Asco- als auch die Basidiomyzeten ihre Memnosporen produzieren. Ganz allgemein gilt wohl, daß die ontogenetisch letzten Asci oder Basidien die Memnosporen erzeugen, recht häufig begleitet von einer Reduzierung der Sporenzahl pro Basidie oder Ascus. Bei den Hypogäen kommt mit Sicherheit der Einfluß tiefer Temperaturen hinzu.

Bei den zweisporigen *Hymenogaster*-Arten wird auch der umgekehrte Weg besritten, nämlich die Erzeugung von Xenosporen. Insbesondere im warmen, trockenen Sommer schnüren diese Spezies – nach wie vor auf zweisporigen Basidien – Sporen mit der halben Kernzahl ab; sie sind offensichtlich identisch mit den Sporen der – oft gar nicht bekannten – viersporigen Form der jeweiligen Art. Über die cytologischen Hintergründe dieser eigenartigen Erscheinung besitzen wir keine Vorstellungen.

4.3 Kernteilung in den Sporen

Der zweite Weg, vielkernige und großvolumige Sporen zu erhalten, besteht in weiteren Teilungsvorgängen – wahrscheinlich Mitosen – innerhalb der Spore. Der funktionale Aspekt dieser Vorgänge sei vorweggenommen: Bei unseren Arten haben wir keinen Anlaß, ein genetisch fixiertes Ende dieser Teilungen in der Spore zu vermuten; sie gehen weiter, solange das physiologisch möglich ist. Die Volumenvergrößerung wird erst dann gestoppt, wenn die absperrende Sporenwand abgelagert, d. h. die Spore physiologisch isoliert wird; für die Sporengröße wäre also entscheidend, ob die Geschwindigkeit der Teilung oder die der Sporenwandbildung dominiert. Im Gegensatz zu unseren ersten Eindrücken mußten wir jedoch im Laufe unserer Untersuchungen feststellen, daß der Einfluß des Alters der Fruchtkörper oder der Witterungsumstände auf die Anzahl dieser mitoseähnlichen Teilungen in der Spore erstaunlich gering war.

Für bemerkenswert halten wir ferner die Tatsache, daß die Sporenvolumenkollektive bezüglich der Zahl von n – vermutlich also der Kernzahl – regelmäßig in fast lückenloser Reihenfolge erscheinen. Wir nehmen das als einen Hinweis darauf, daß die Teilungen in der reifenden Spore in der Regel nicht synchron ablaufen, d. h.: Sind z. B. zwei Kerne vorhanden, so teilen sich normalerweise nicht beide gleichzeitig weiter, sondern zuerst der eine und dann der andere zu der dann 3- und endlich 4kernigen

Spore (Fig. 16 a). Es wird also anscheinend erst dann eine weitere Mitose in der wachsenden Spore eingeleitet, wenn alle schon vorhandenen Kerne durch ihr spezifisches Cytoplasmavolumen abgesättigt sind. Anders ausgedrückt: Ein zunächst aktiver Kern in der Spore wird zum Ruhekern, sobald er sein spezifisches Sättigungsvolumen an Cytoplasma besitzt.

Die Häufigkeit der mitoseähnlichen Teilungen in den Sporen ist, wie die Statistiken zeigen, ebenfalls eine statistische Größe (Fig. 16b) mit einem Maximum bei einer bestimmten, relativ konstanten Zahl, und zwar für jeden in der Spore primär vorhandenen Kern. Das bedeutet bei primär einem Kern: 0–1–2–3–4 Teilungen entsprechend $n = 3-4$ (vgl. Fig. 16 b, *S. verrucosum* p. p.). Die gleiche Art würde dann bei primär doppeltem Kernbesatz der Sporen sowohl die doppelte Anzahl von Teilungen (meist 4–6) als auch die doppelte Anzahl von n (meist 6–8) aufweisen (Fig. 16 c, *S. verrucosum* p. p.). Die bezüglich des Sporenkernsatzes tetrakaryotische Sippe *S. areolatum* müßte dann viermal so viele Teilungen (meist 8–12) entsprechend der vierfachen Anzahl von n (meist 10–16) aufweisen, vgl. Fig. 16 d. Theorie und Fakten stimmen, wie aus Fig. 16 hervorgeht, gut überein.

Zur Ausbildung einer fertigen Spore wird also im Prinzip – statistisch gesehen – immer „die gleiche“, d. h. die physiologisch gleiche, Zeit benötigt. Anders ausgedrückt: Die Vorgänge beim Sporenwachstum sind einer Leistung (Syntheseleistung) gleichzusetzen, wobei sich – physikalisch ausgedrückt – die Leistung aus Arbeit : Zeiteinheit ergibt. Per saldo ist die Synthesearbeit – deren Maß für uns das Sporenvolumen darstellt – statistisch gesehen konstant, obwohl die beiden anderen Größen sehr unterschiedlich sein können: Bei niederen Temperaturen ist zwar die Syntheseleistung geringer infolge der Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeiten von der Temperatur; da dies aber auch für die Synthese der Sporenwandsubstanz der isolierenden Lage gilt, ist die zur Verfügung stehende Synthesezeit entsprechend größer mit dem Ergebnis, daß das Produkt beider Größen wiederum konstant ist. Günstige oder ungünstige Lebensbedingungen der Myzele wirken sich demgemäß vor allem auf die primäre Kernverteilung aus, kaum jedoch auf die Teilungszahl eines primären Kernes.

Von Anfang an war uns klar, daß die aus unseren Statistiken abgeleitete Anzahl von n meist über den literaturbekannten Kernzahlen liegt. Unsere Interpretation von n als Kernzahl konnten wir jedoch – außer auf eigene Beobachtungen – auch auf frühere cytologische Untersuchungen (Němec, Schussnig, Greis) stützen; allerdings beziehen sich diese Untersuchungen – wie auch die uns in erster Linie beeinflussenden eigenen Feststellungen – auf die *Tuberales*. Uns erinnern die Kernteilungsfiguren innerhalb der Sporen sowohl etwa an die Fig. 8 n bei Moore (1965) – dort als Karyochorose bezeichnet – als auch an die hantelförmigen Figuren, die beispielsweise im Müller-Loeffler (1971) in der Abb. 31 dargestellt sind. Unsere Statistiken deuten an, daß die an den *Tuberales* gewonnene Interpretation ebenso bei Basidiomyzeten wie beispielsweise *Scleroderma* angewendet werden kann. Man weiß jedoch wegen der Schwierigkeit der cytologischen Untersuchungen an diesen dickwandigen, undurchsichtigen, skulpturierten Sporen nichts über die Kerne der reifen Spore; man weiß auch wenig über deren Genese. Über die Bedeutung großer Kernzahlen in Pilzsporen zeichnen sich neuerdings aber Ansichten ab, die – in unseren Augen – ebenso unkonventionell wie plausibel sind; wir denken hier vornehmlich an die Untersuchung von *Morchella*-Sippen durch Bresinsky, Glaser und Stangl (1972).

4.4. Zur Systematik

Bei den von uns untersuchten Gattungen sind sicherlich eine Reihe von Arten revisionsbedürftig; wir meinen damit in erster Linie, daß derzeit als Spezies aufgefaßte Sippen lediglich infraspezifische Taxa darstellen. Es sei angeregt, in solchen Fällen die Form mit den kleinsten Sporen – als die entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich älteste – als Typus aufzufassen und die sich anschließenden, bezüglich des primären Kernsatzes in den Sporen polykaryotischen Formen entsprechend dem Grad der Polykaryotie zu benennen.

Eine solche Forderung ist zwar leicht aufzustellen, aber oft schwierig zu realisieren. So ist bei zahlreichen Gastromyceten die Feststellung der Sporenzahl pro Basidie problematisch; meist gilt die Regel, daß die größte innerhalb des Fruchtkörpers vorgefundene Sporenzahl pro Basidie – auf 2, 4 oder 8 aufgerundet – die genetisch maßgebende Sporenzahl ist. Auf diesen Basidien sitzen die kleinsten Sporen des Fruchtkörpers, und sie sollten – wie schon bei den *Tuber*-Arten erwähnt – in bevorzugtem Maße in Schlüsseln und Beschreibungen verwendet werden; Aufschlüsselungen nach diesen Xenosporen sind nicht nur – im phylogenetischen Sinne – natürlicher, sondern erleichtern auch die Erkennung primär polykaryotischer Sporen im Fruchtkörper. Innerhalb unseres Erfahrungsbereiches lassen sich mehrere strittige Sippenkomplexe ohne weiteres als bispor, tetraspor, octospor oder ähnlich interpretieren.

In anderen Fällen – wie bei *Tuber*, *Rhizopogon*, *Scleroderma*, *Hymenogaster* – halten wir das Auftreten polykaryotischer Rassen* für sehr wahrscheinlich; wir haben das in einigen Beispielen im Detail belegt. Die taxonomische Behandlung solcher Rassen hängt selbstverständlich von der Gewichtung weiterer unterscheidender Merkmale ab; das ist eine Angelegenheit der Gattungsspezialisten. Erkennbar sind solche polykaryotische Rassen daran, daß sie zwar identische Sporenzahlen pro Basidie oder Ascus besitzen, daß aber die größeren Sporen um etwa 30 % „breiter“ und länger sind. So besitzt z. B. eine Spore von $8/5 \mu\text{m}$ ein Volumen von $105 \mu\text{m}^3$, eine Spore von $10/6,3 \mu\text{m}$ ein Volumen von $210 \mu\text{m}^3$; liegen diese Sporen ungefähr in der Mitte von Kollektiven der Sporenvolumenverteilung, so darf man bei den größeren Sporen auf die doppelte Kern- oder Chromosomenzahl schließen.

So stützen unsere Ergebnisse nachhaltig die von Bresinsky, Glaser u. Stangl kürzlich vertretene Auffassung, daß zahlreiche höhere Pilze auf Autogamie eingestellt sind, wenigstens als Alternative; die Verlagerung der Evolution auf die Rassen (vgl. dazu Esser u. Kuenen 1965, p. 106 ff.) führt offensichtlich auch über solche polykaryotischen Sippen, wie wir sie oben skizziert haben. Die Volumen von Pilzsporen als Indikatoren polykaryotischer Sporen oder Fruchtkörper oder Sippen verdienen infolge ihrer simplen Erfassbarkeit in Zukunft sicherlich größere Beachtung in systematischen Arbeiten.

* Polykaryotische Rassen i. o. S. besitzen einen um den Faktor 1, 2, 3, 4, ... größeren Kernsatz in den Basidien oder Ascis.

Tabelle 4: Zusammenhänge zwischen den in Europa vorkommenden *Scleroderma*-Sippen bezüglich ihrer Sporengröße aus unserer Sicht; die in Klammern stehenden Sippen wurden bisher nicht untersucht; alle anderen, hier eingetragenen, aber nicht ausführlich besprochenen Sporenvolumenverteilungen werden in Kürze publiziert (Schm.).

*) Die Grenze zwischen beiden Peridienausbildungen ist etwa 1 mm; Peridie dünn: < 1 mm; Peridie dick: > 1 mm

Primärer Kernsatz der Sporen: In reifen Sporen festgestellte Zahl von n	1	2	4	8
Häufigste Sporenzahl je Basidie bei einem Satz von 8 Kernen/Basidie	1 - 3, 4, 5 - 6	2 - 7, 8, 9 - 12	4 - 14-16-18 - 26	8 -----32-----48
Sporenvolumenbereich [μm^3]	8	4	2	1
Sporendurchmesserbereich [μm]	60 - 400 4,5 - 7,3 - 9,4	120 - 800 6,2 - 9,9 - 11,5	250 - 1500 7,8 - 12,4 - 14,2	500 - ca. 5000 10,0 - 16,0 - 18,0
Sporen netzig { Peridie dünn*) Peridie dick*)	<i>S. bovista</i> p.p. JAS 2258	<i>S. bovista</i> p.p. <i>S. meridionale</i>	[<i>S. fuscum</i>] ss. GUZMAN	[<i>S. hypogaeum</i>] ss. GUZMAN
Sporen netzig-stachlig, Peridie dick*)	<i>S. citrinum</i> p.p. JAS 39	<i>S. citrinum</i> p.p.	<i>S. areolatum</i>	
Sporen stachlig { Peridie dünn*) Peridie dick*)	<i>S. polyrhizon</i> <i>S. verrucosum</i> p.p. JAS 986	<i>S. floridanum</i> <i>S. verrucosum</i> p.p.		
	[<i>S. cepa</i>] ss. GUZMAN	[<i>S. laeve</i>] ss. GUZMAN	<i>S. cepa</i> = <i>S. albidum</i> ss. GUZMAN	

Art	Sporigkeit der Asci o. Basid.	Teilungsschritte eines primären Kerns in den Sporen	Zahl von n pro Spore
<i>Hydnotria tulasnei</i>	8	2-4-7-9	3-5-8-10
<i>Hydnobol. cerebriformis</i>	8	2-3-6-8	3-4-7-9
<i>Tuber aestivum</i> a)	4-6	2-3-5-8	3-4-6-9
<i>Tuber aestivum</i> b)	2	2x(2-3-5-8)	10-12
<i>Tuber aestivum</i> c)	1	4x(2-3-5-8)	-24
<i>Tuber puberulum</i> a)	4	1-5	2-6
<i>Tuber puberulum</i> b)	2	2x(1-5)	8-11
<i>Tuber puberulum</i> c)	1	4x(1-5)	-36
<i>Tuber rapaeod.</i> ss. lato a)	4	0-1-3-4	1-2-5
<i>Tuber rapaeod.</i> ss. lato b)	2	2x(0-1-3-4)	7-9
<i>Tuber rapaeod.</i> ss. lato c)	1	4x(0-1-3-4)	-28
<i>Rhizopogon vulgaris</i>	8	1-2	2-3
<i>Rhizopogon intermedius</i>	4	2x(1-2)	4-6-7
<i>Rhizopogon rubescens</i>	2	4x(1-2)	8-12
<i>Hymenogaster tener</i> a)	4	2-3	3-4
<i>Hymenogaster tener</i> b)	2	2x(2-3)	6-8
<i>Hymenogaster luteus</i> a)	2	1-2-4	2-3-5
<i>Hymenogaster luteus</i> b)	2	2x(1-2-4)	5-6-7-8
<i>Hym. lilacinus</i> ss. Hesse a)	4	1-2	1-2-3-4
<i>Hym. lilacinus</i> ss. Hesse b)	2	2x(1-2)	3-4-5-6
<i>Scleroderma bovista</i> a)	8	0-2-4-6	1-3-5-7
<i>Scleroderma bovista</i> b)	4	2x(0-2-4-6)	4-6-8-12
<i>Scleroderma citrinum</i> a)	8	2-4	3-5
<i>Scleroderma citrinum</i> b)	4	2x(2-4)	5-6-8-9
<i>Sclerod. verruc.</i> p.p.	8	2-3-4	3-4-5
<i>Sclerod. verruc.</i> Typus	4	2x(2-3-4)	6-8-9-11
<i>Scleroderma areolatum</i>	2	4x(2-3-4)	4-12-18-22

Tabelle 5: Übersicht über die Sporenzahl je Ascus bzw. Basidie, die Zahl der Teilungsschritte eines primären Kernes und die aus dem primären Kernsatz resultierende Zahl von n pro Spore: 2x = doppelter Kernsatz, 4x = vierfacher Kernsatz.

Literatur

- BECK, G. (1889) – Über die Sporenbildung der Gattung *Phlyctospora* Corda. Ber. deutsch. botan. Gesellschaft VII, 212–216.
- BERTHET, P. (1964) – Essai Biotaxonomique sur les Discomycetes. Thèse Fac. Sci. Université de Lyon, Nr. 340.
- BRESINSKY, A., W. GLASER & J. STANGL (1972) – Untersuchungen zur Sippenstruktur der Morchellaceen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 43, 127–143.
- BURDSALL, H. H. (1968) – A Revision of the genus *Hydnocystis* (Tuberales) and of the hypogeous species of *Geopora* (Pezizales). Mycologia 60, 496–525.
- DANGEARD, P. A. (1894) – La Truffe. Le Botaniste 4, 63–87.
- DEMOULIN, V. (1966) – Un groupe de champignons méconnus en Belgique: les Sclérodermes. Natural. Belges 47, 398–403.
- DEMOULIN, V. (1967) – Typification et nomenclature de quelques espèces du genre *Scléroderma* Pers. (*Gasteromycètes*). Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 37, 289–304.
- DEMOULIN, V. (1968) – Gastéromycètes de Belgique: *Sclerodermatales*, *Tulostomatales*, *Lycoperdales*. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38, 1–101.
- DEMOULIN, V. (1970) – Un nouveau scléroderme méditerranéo-sudatlantique: *Scleroderma meridionale* Demoulin et Malençon, spec. nov.. Bull. Soc. Mycol. France 86, 699–704.
- ESSER, K. & R. KUENEN (1965) – Genetik der Pilze. Berlin.
- FISCHER, Ed. (1897) – Tuberaeen und Hemiasceen. In RABENHORST, L., Kryptogamenflora, Bd. I, 5. Abt.: Ascomyceten, Leipzig. Reprint 1963, Weinheim.
- FISCHER, Ed. (1933) – *Gastromyceteae*. In A. ENGLER & K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 7 a, Berlin.
- GREGORY, P. H. (1966) – The fungus spore: what it is and what it does. In M. F. MADELIN: The Fungus Spore, London, 1–14.
- GREIS, H. (1939) – Ascusentwicklung von *Tuber aestivum* und *T. brumale*. Zeitschr. f. Bot. 34, 129–178.
- GROSS, G. (1968) – Drei Funde nordamerikanischer Rhizopogonarten im Saarland. Zeitschr. f. Pilzk. 34, 33–39.
- GROSS, G. (1969) – Über Hymenogasterfunde mit Sporen von 25–35 μ mittlerer Länge. Zeitschr. f. Pilzk. 35/3+4, 159–174.
- GROSS, G. (1972) – Kernzahl und Sporenvolumen bei einigen Hymenogasterarten. Zeitschr. f. Pilzk. 38, 109–157.
- GUZMAN, G. (1970) – Monografía del genero *Scleroderma* Pers. emend. Fr.. Darwiniana 16/1, 2; 233–407.
- HAWKER, L. E. (1954) – British Hypogeous Fungi. Phil. Trans. Roy. Soc. London 237, 429–546.
- JENSEN, W. A. (1962) – Botanical Histochemistry. San Francisco, 250–251.
- KNAPP, A. (1950–52) – Die europäischen Hypogaeen-Gattungen und ihre Gattungstypen. Separatdruck aus Schweiz. Z. f. Pilzk. Nr. 3, 7, 10/1950; 4, 7/1951; 3, 6/1952.
- KREISEL, H. (1969) – Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena.
- KÜHNER, R. (1949) – Nouveaux modes d'emploi de deux réactifs permettant la coloration en masse des noyaux cellulaires: le Carmin Acétique et le Mélange de Giemsa. Bull. mens. de la Soc. Linn. Lyon 7, 132–136.

- KÜHNER, R. & H. ROMAGNESI (1953) – Flore Analytique des Champignons supérieurs. Paris, 490.
- LANGE, M. (1956) – Danish Hypogeous Macromycetes. Dansk. Bot. Arkiv. 16/1.
- MATTIROLO, O. (1935) – Catalogo ragionato dei Funghi ipogei raccolti nel Canton Ticino e nelle provincie italiane confinanti. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz VIII/2.
- MOORE, R. T. (1965) – The Ultrastructure of Fungal Cells. In G. C. AINSWORTH & A. S. SUSSMAN: The Fungi, an advanced treatise. Vol. I, 95–118.
- MÜLLER, E. & W. LOEFFLER (1971) – Mykologie. Stuttgart.
- NARDI, R. (1930) – Observations sur la Caryocinèse. Bull. Soc. Mycol. France t. XLVI, f. 2, 97–126.
- NĚMEC, B. (1929) – Über die Sporenbildung bei *Hydnotria tulasnei*. Mém. Soc. Roy. Sciences de Bohème, 1–8.
- ROGERS, J. D. (1973) – Polyploidy in Fungi. Evolution 27, 153–160.
- SCHMITT, J. A. (1970) – *Strobilomycetaceae, Boletaceae, Paxillaceae* und *Gomphidiaceae* im Saarland, mit einer chemotaxonomischen Studie von 27 Arten. Zeitschr. f. Pilzk. 36/1+2, 77–94.
- SCHMITT, J. A. (1971) – Untersuchungen über Strukturen, Verhalten und Verbreitung redox-aktiver Farbstoffe aus Polychaeten, Echinoideen und Boleten. Dissertation, Saarbrücken.
- SCHMITT, J. A. (1973) – Funde des Tintenfischpilzes, *Anthurus archeri* (Berk.) Ed. Fischer, im Saarland. Abhandlungen der Arbeitsgemeinschaft für tier- und pflanzengeographische Heimatforschung im Saarland 6, 81–85.
- SCHWÄRZEL, C. (1967 ff.) – Beitrag zur Hypogaeenflora des Kantons Basel-Stadt und seiner näheren Umgebung. Schweiz. Z. f. Pilzk. Nr. 9/1967; 12/1968; 8, 9/1969; 10/1970; 2, 6/1971; 2, 5, 8/1972.
- SCHUSSNIG, B. (1921) – Ein Beitrag zur Kenntnis der Cytologie von *Tuber aestivum* Vitt.. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Abt. I, 130, 127–146.
- SMITH, A. H. & S. M. ZELLER (1966) – A Preliminary Account of the North American Species of *Rhizopogon*. Mem. New York Bot. Garden 14/2.
- SOEHNER, E. (1959) – Tuberaceen-Studien V. Mitteil. Bot. Staatssamml. München, Bd. III, 13–33.
- SOEHNER, E. (1962) – Die Gattung *Hymenogaster* Vitt.. Weinheim.
- SOROKINE, N. (1876) – Développement du *Scleroderma verrucosum*. Ann. des Sciences naturelles (Paris), 6 série Botanique, Bd. II, 30–39.
- STEGLICH, W., I. PILS & A. BRESINSKY (1971) – Nachweis und chemotaxonomische Bedeutung von Pulvinsäuren in *Rhizopogon* (*Gasteromycetes*). Z. Naturforsch. 26 b, 376–377.
- SVRČEK, M. (1958) – *Hymenogastrales*. In PILÁT, A.: Flora ČSR Bd. 1, Gasteromycetes, 126–207.
- TULASNE, L. R. & C. (1842) – De la Fructification des *Scleroderma* comparée à celle des *Lycoperdon* et des *Bovista*. Annales des Sciences naturelles (Paris), 2^e série, Botanique Bd. 17, 5–18.
- DE VRIES, G. A. (1971) – Hypogaea. De Fungi van Nederland 3, Den Haag.
- WATLING, R. (1971) – Polymorphism in *Psilocybe merdaria*. New Phytol. 70, 307–326.

Zu den Figuren:

Figuren im allgemeinen nach Exsikkaten, nur Fig. 4 e p.p. (GG 480), 15, 16 b–c nach frischen Fruchtkörpern und in Wasser gemessen. Exsikkate gespannt und gemessen bzw. mikrophotographiert in

Karminessigsäure/Chloralhydrat: Fig. 2 c–d, 3, 4, 5 a–d, 6, 7, 8;

Methylgrün-Pyronin/Wasser: Fig. 2 a–b, 5 e–f, 9 f;

3 %ige KOH: Fig. 1, 9 a–d, 10–13, 15 a, 16;

Melzers Reagenz/Chloralhydrat: Fig. 15 d–e.

Abkürzungen: $n =$ aus der Sporenvolumenverteilung abgeleitete Zahl der Kerne pro Spore (vergleiche dazu die Fußnote im Abschnitt 2.3!)

$V_N =$ Sporenvolumen, aus den Sporenmaßen **ohne** Skulptur errechnet

$V_B =$ Sporenvolumen, aus den Sporenmaßen **mit** Skulptur errechnet

% lin. = lineare %-Skala. Wir haben oft Anteile aufgetragen, ohne sie auf % umzurechnen, und bezeichnen daher die Ordinate mit „% lin.“. Zur quantitativen Auswertung solcher Aufnahmen ist die Summe der Anteile unter dem Kurvenzug = 100 % zu setzen.

Fig. 1: *Scleroderma areolatum* (JAS 1227); Sporenvolumenverteilung von 100 Sporen aus der peridiennahen, reifen Gleba (vgl. Tab. 1–3).

Fig. 2: *Hydnotria tulasnei*

a) GG 465: Aufnahme 25 sehr junger, hyalin-farbloser, noch unskulpturierter, scheinbar einkerniger Sporen; Polykerne (?) von 200–300 μm^3 Volumen (Pfeile!) bestehen aus 4 Einzelkernen; weiteres s. Text.

b) GG 465: wie unter a); die Sporen wachsen noch.

c) GG 127: Netto-Sporenvolumenstatistik 50 junger, hyalinbräunlicher, schon skulpturierter Sporen, darüber die graphisch ermittelte Funktion Kernzahl/Sporenvolumen. Diese Sporen wachsen nicht mehr, besitzen also eine schon geschlossene Membran.

d) GG 465: Brutto-Sporenvolumenstatistik 50 reifer, rotbrauner, undurchsichtiger Sporen mit Funktion Kernzahl/Volumen.

e) 7sporiger Ascus mit einer Zwillingspore (Pfeil), erkenntlich am doppelten Sporenvolumen.

Fig. 3: *Hydnobolites cerebriformis*, Sporenvolumenverteilungen

a) GG 467, 50 Sporen, etwa halbreifer Fruchtkörper

b) GG 471, 50 Sporen, etwa 3/4-reifer Fruchtkörper

c) GG 109, 50 Sporen, etwa 3/4-reifer Fruchtkörper

d) Summenverteilung aus 150 Sporen; darüber die Kernzahl/Volumenfunktion, darunter der Vergleich mit den drei von S o e h n e r beschriebenen Arten.

In den Fig. c–d ist die jeweils obere Kurve aus der einfachen Überlappung der Volumenklasse entstanden; man erkennt, daß weniger ausgeprägte Maxima unterdrückt werden.

Fig. 4: *Tuber aestivum* (GG 197, 209, 224, 324, 480)

a) Sporenvolumenverteilung in 6–4sporigen Asci

b) Ermittlung der Kernzahl/Sporenvolumen-Funktion

c) 3–1sporige Asc; die waagerechten Pfeile am Ende der Abszisse sollen andeuten, daß die Sporenvolumenkurve zu noch größeren Volumina weiterläuft.

d) Vergleich einzelner Funde

e) Summenverteilung aus 250 Sporen, mit Kernzahl-Funktion und Interpretation der Sporenvolumenkollektive; unter dem Pfeil am Ende der Kernzahl-Geraden ist das Volumen der größten beobachteten Spore eingetragen.

f) Prozentualer Anteil der Zwillings-, Drillings- und Vierlingsporen an den

250 Sporen der Fig. e); eine Zwillingsspore ist eine Spore mit „primär doppeltem“, eine Drillingspore ist eine Spore mit „primär dreifachem“ Kernbesatz, usw..

Fig. 5: *Tuber puberulum* (GG 263, 268, 407, 417, 427)

- a) Sporenvolumenverteilung verschiedensporiger Asci
- b) Vergleich eines Herbstfundes mit einem Winterfund
- c) Summenverteilung aus 250 Sporen
- d) Prozentualer Anteil der Zwillingss-, Drillings- und Vierlingssporen an den 250 Sporen der Fig. c)
- e) Zusammenhang zwischen der direkt in der Spore gesehenen Kernzahl und dem von der jeweiligen primären Sporenmembran umschlossenen Volumen; 23 Sporen, GG 417
- f) Zusammenhang zwischen dem Volumen innerhalb der primären Sporenmembran und dem Volumen der jeweiligen Spore ohne Skulptur. Die durch Pfeile gekennzeichneten Linien deuten an, wie die Korrelation zwischen Kernzahl und Nettosporenvolumen zustandekommt; weiteres s. Text.

Fig. 6: *Tuber rapaeodorum* ss. Knapp (= ss. lato); es gehören zu

T. rapaeodorum ss. str.: GG 175, 199, 379, 382

T. maculatum: GG 261, 331, 341

T. cf. borchii: GG 201

- a) Sporenvolumenverteilung verschiedensporiger Asci
- b) Vergleich der drei Kleinarten
- c) Sporenvolumenverteilung von *T. rapaeodorum* ss. Knapp (ausgezogen, 400 Sporen) und *T. puberulum* (vgl. Fig. 5 c; hier gestrichelt) mit der Kernzahlfunktion für *T. rapaeodorum*.
- d) Prozentuale Anteile der Zwillingssporen usw. an den 400 Sporen der Fig. c).

Fig. 7: *Rhizopogon*

- a–c) Je 50 Sporen der drei Taxa (vgl. Text!)
- d) Summenverteilung aus 400 Sporen mit der Kernzahl/Sporenvolumenfunktion

Fig. 8: *Hymenogaster*

- a–e) Je 50 Sporen (vgl. Text!)

Fig. 9: *Scleroderma bovista*

- a) Brutto-Sporenvolumen von 100 Sporen; es ist deutlich zu sehen, daß die Kernzahl/Sporenvolumen-Funktion keine Gerade ist.
- b) Netto-Volumen der gleichen 100 Sporen wie unter a), mit Kernzahl-Sporenvolumen-Funktion.
- c) 50 Sporen, Sporenvolumenverteilung
- d) 100 Sporen, Sporenvolumenverteilung
- e) Summenverteilung von 450 Sporen mit Kernzahlfunktion
- f) JAS 296: Die in jungen Sporen beobachtete Kernzahl ist über dem Volumen der jeweiligen Spore aufgetragen; die Kerne wurden mit Methylgrün-Pyronin angefärbt. Von „o“ nach „x“ laufende Pfeile bedeuten, daß in der beobachteten Spore eine Kernteilung stattfindet, d. h. eine Kernteilungsfigur gesehen wurde.

Fig. 10: *Scleroderma citrinum*

- a) Brutto-Volumen von 100 Sporen
- b) Netto-Volumen der gleichen 100 Sporen wie unter a)
- c) Netto-Volumen von weiteren 100 Sporen
- d) Netto-Volumen von 100 Sporen der Aufsammlung JAS 1378
- e) Netto-Volumen von weiteren 100 Sporen des gleichen Fruchtkörpers wie unter d) aus einem anderen Glebabereich
- f) Summenverteilung von 850 Sporen aus 6 Fruchtkörpern mit Kernzahlfunktion

- Fig. 11: *Scleroderma verrucosum*
 a–b) Volumenverteilungen von je 100 Sporen, mit Kernzahl-Funktion
 c) 100 Sporen, nach Mikrophotos gemessen und ausgewertet von Schm.
 d) 50 Sporen, aus den Mikrophotos von c) von Gr. gemessen, von Schm. nach „neuer“ Methode ausgewertet
 e) Die 50 Sporen von d), von Gr. gemessen und nach „alter“ Methode ausgewertet
 f) 340 Sporen, Summen-Verteilung
- Fig. 12: *Scleroderma areolatum*
 a) 100 Sporen, Netto-Volumen-Verteilung
 b) 50 Sporen, Netto-Volumen-Verteilung
 c) Summenverteilung von a) und b)
 d) Summenverteilung von 300 Sporen aus 3 typischen Fruchtkörpern
- Fig. 13: Komplex *S. verrucosum*-*S. areolatum*
 a) 160 Sporen, Sporenvolumenverteilung mit Zuordnung der Sporengrößenbereiche (Sporendurchmesser, in μm)
 b) 50 Sporen (JAS 500) bzw. 100 Sporen (JAS 343)
 c) 70 Sporen (JAS 1525) bzw. 100 Sporen (JAS 1226)
 d) Sporenzahl pro Basidie (nach 25 beobachteten Basidien von JAS 3968)
- Fig. 14: *Phallales*
 a) 50 Sporen, mit Statistik der Sporenzahlen pro Basidie
 b–d) Je 100 Sporen; unterste Verteilung bei d) nach Sporenmaßen, die durch direkte Messung am Mikroskop ermittelt wurden; alle anderen Verteilungen nach Messungen von Mikrophotos
- Fig. 15: Weitere Basidiomyceten
 d) 30 Sporen; alle anderen Verteilungen nach 50 Sporen
- Fig. 16: Schema zur Kernteilung in den Sporen am Beispiel des Komplexes *Scleroderma verrucosum*-*S. areolatum*
 a) Kernteilungsschema für einen primären Kern
 b) Unterer ausgezogener Kurvenzug: Verteilung nach Fig. 13 a, Abszissenmaßstab entsprechend dem Kernteilungsschema nach a); oberer gestrichelter Kurvenzug: G a u ß'sche Verteilung der für die Kernteilungen zur Verfügung stehenden Zeitspanne (vgl. Text).
 c) Verteilung nach Fig. 13 b; zur Darstellung der Verteilung der Sporenvolumen dieses Fruchtkörpers mit primär doppeltem Kernsatz wurde die Abszissenverteilung halb so groß wie in b) gewählt. Dies ermöglicht den Vergleich mit der unter b) schematisch ermittelten Verteilung der für die Kernteilung zur Verfügung stehenden Zeitspanne (gestrichelter Kurvenzug). Man beachte, daß bei primär doppeltem Kernsatz auch doppelt so viele Kernteilungen in der gleichen Zeit stattfinden, d. h. doppelt so viele Kurvenmaxima zu sehen sind.
 d) Verteilung nach Fig. 13 c; zur Darstellung der Verteilung der Sporenvolumen dieses Fruchtkörpers mit primär vierfachem Kernsatz wurde die Abszissenverteilung nochmals halbiert, um wieder mit der gleichen G a u ß'schen Zeitverteilung wie unter b) und c) vergleichen zu können. Hier finden sich 4mal so hohe Zahlen von n, also auch etwa 4mal so viele Kurvenmaxima als bei dem Fruchtkörper nach b).

Fig. 1: Scleroderma areolatum

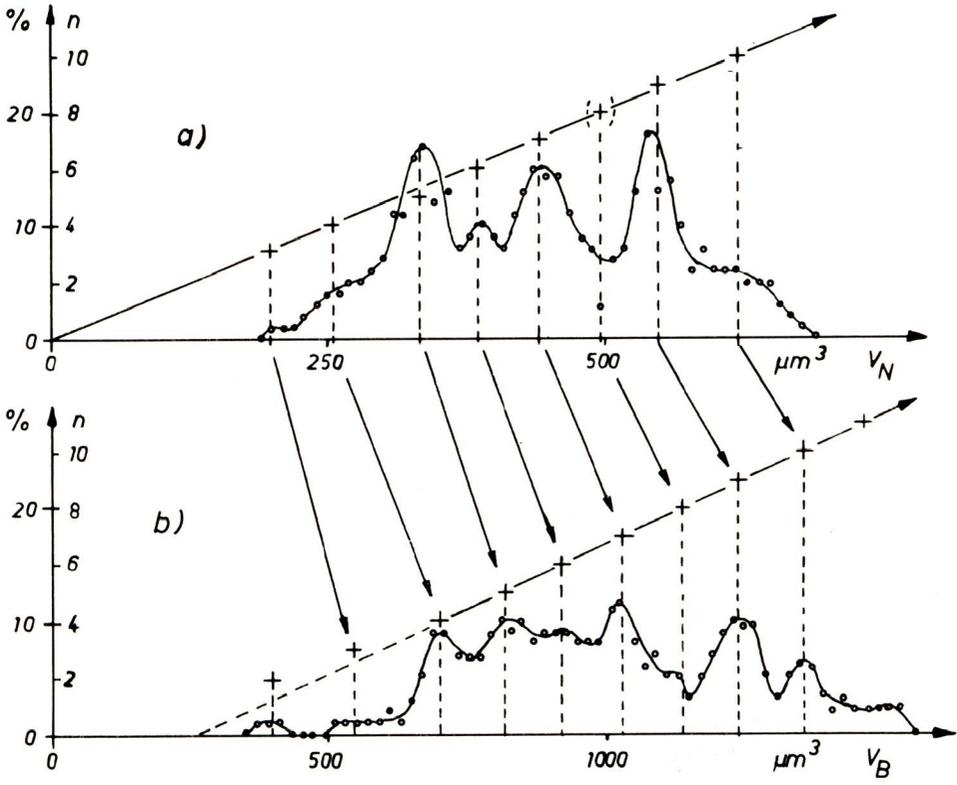


Fig. 2: *Hydnotria tulasnei*

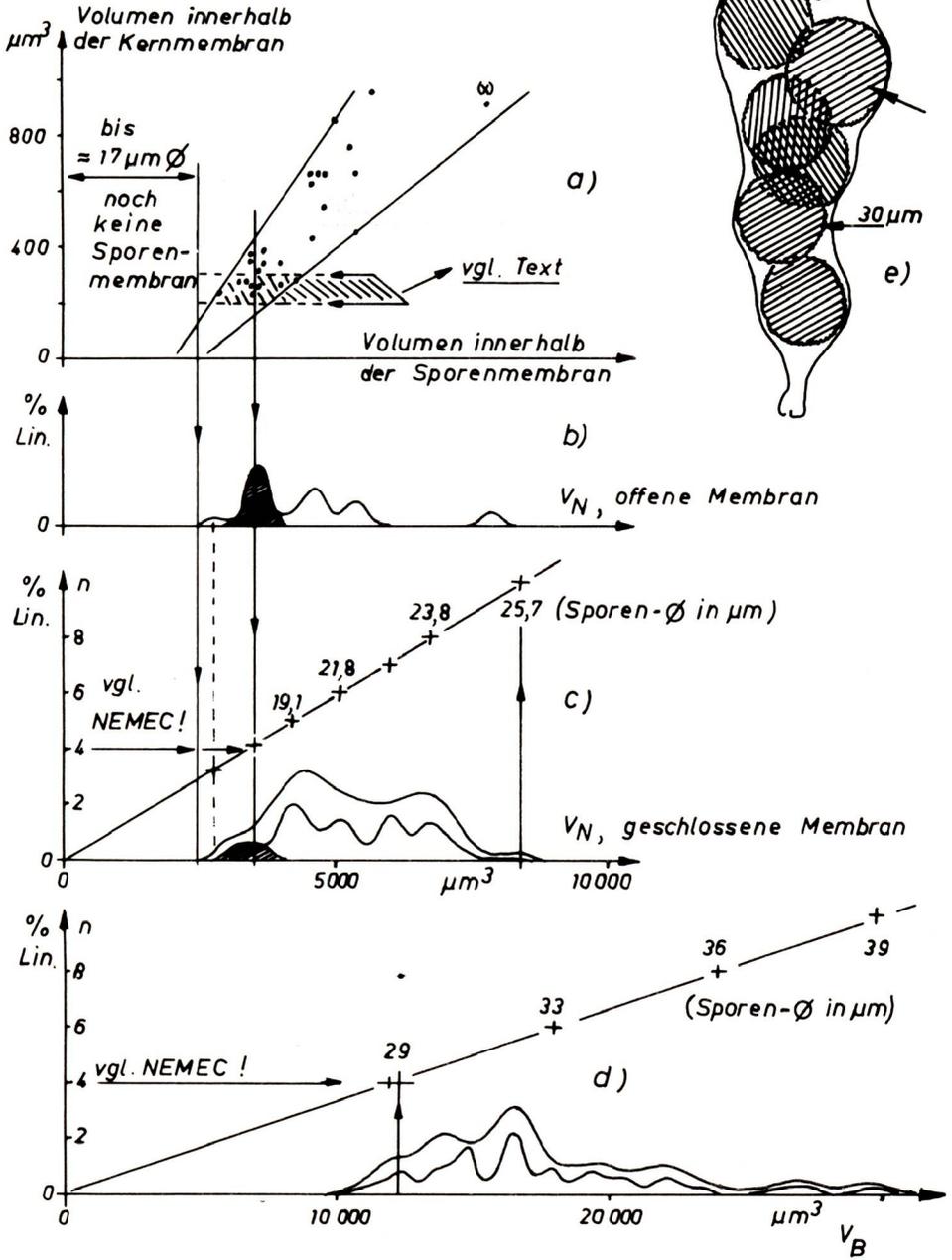
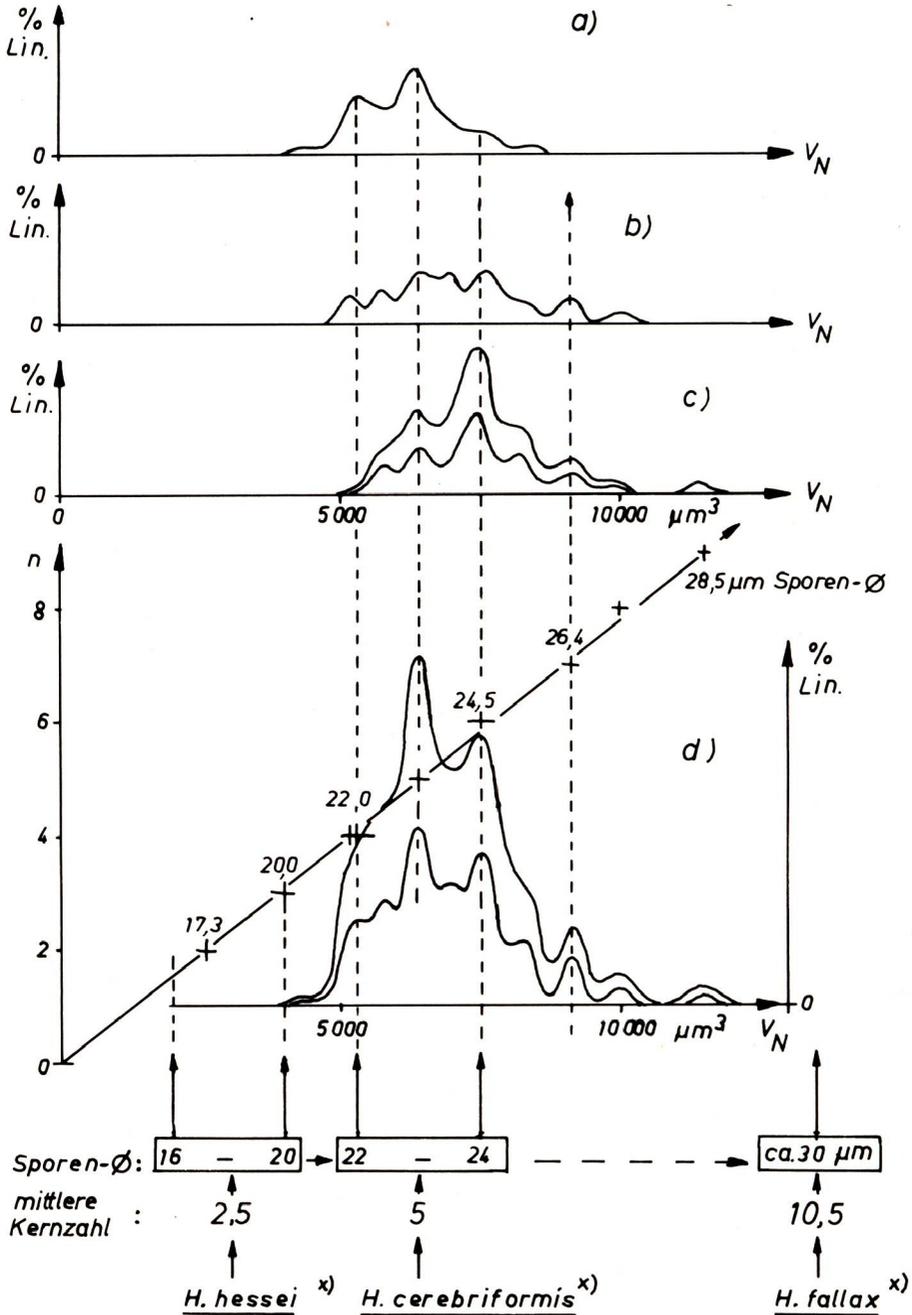


Fig.3: Hydnobolites cerebriformis



x) vgl. SOEHNER 1959

Fig.4: *Tuber aestivum*

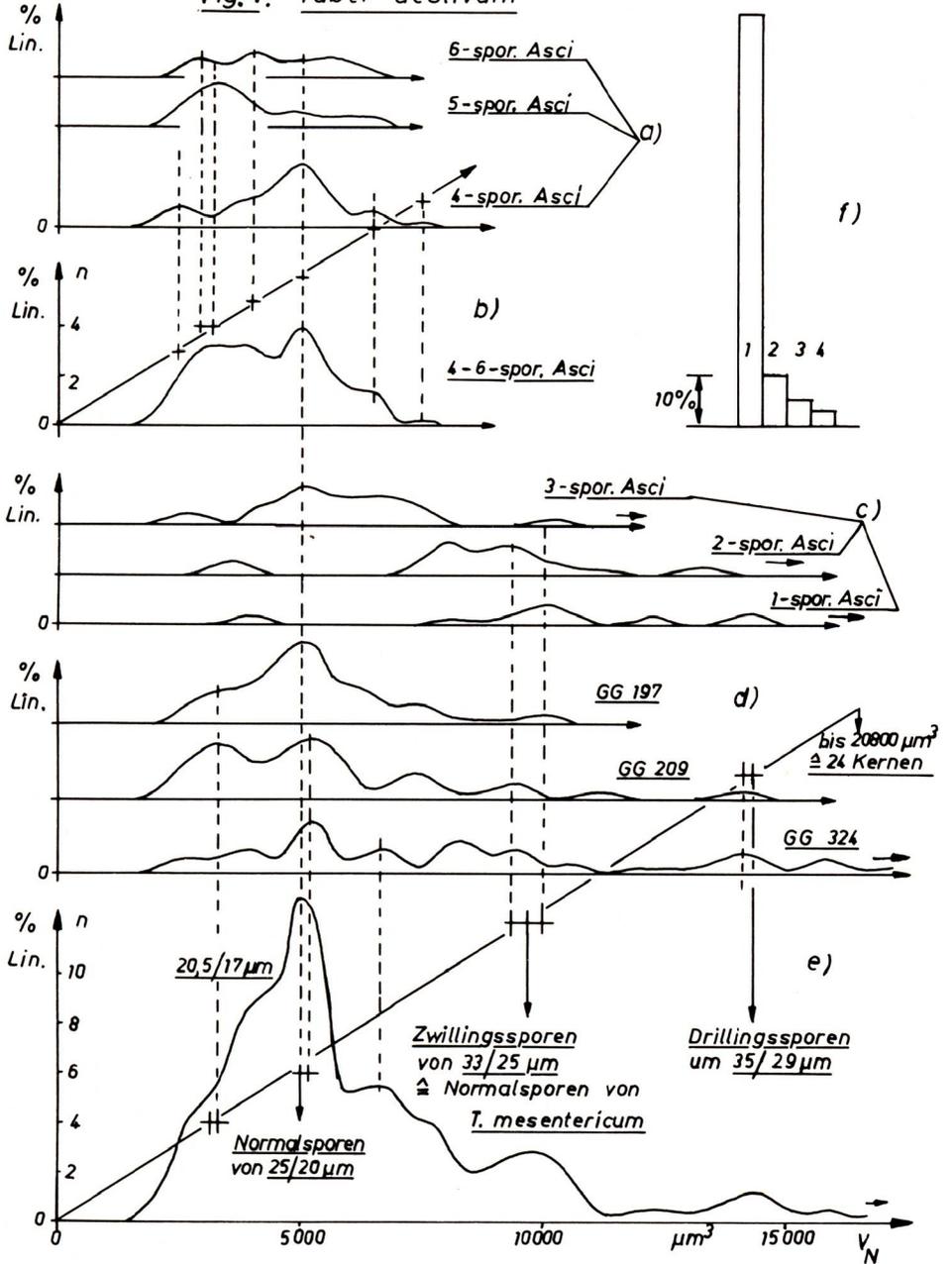


Fig.5: *Tuber puberulum*

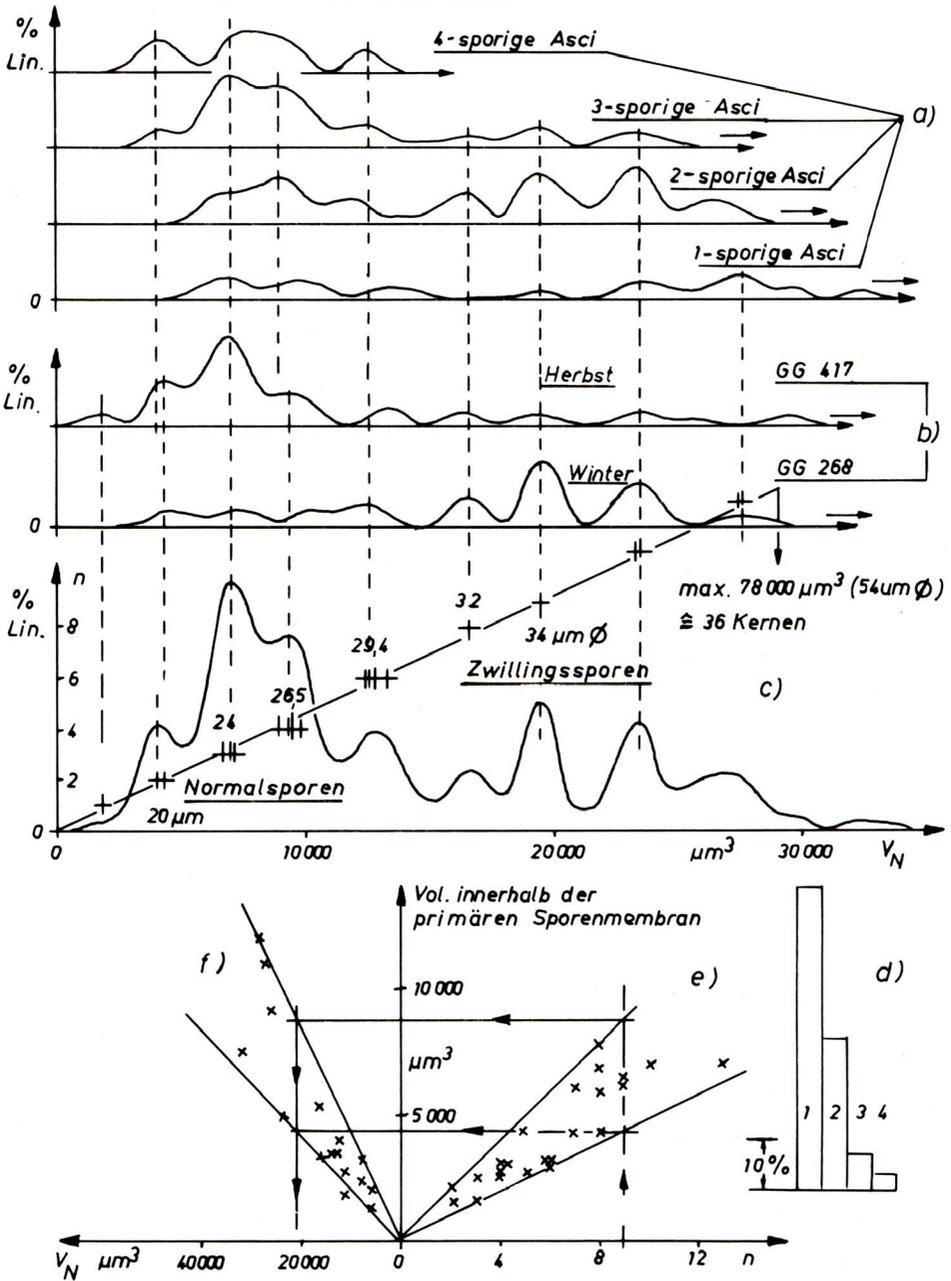


Fig. 6: *Tuber rapaeodorum* ss. KNAPP

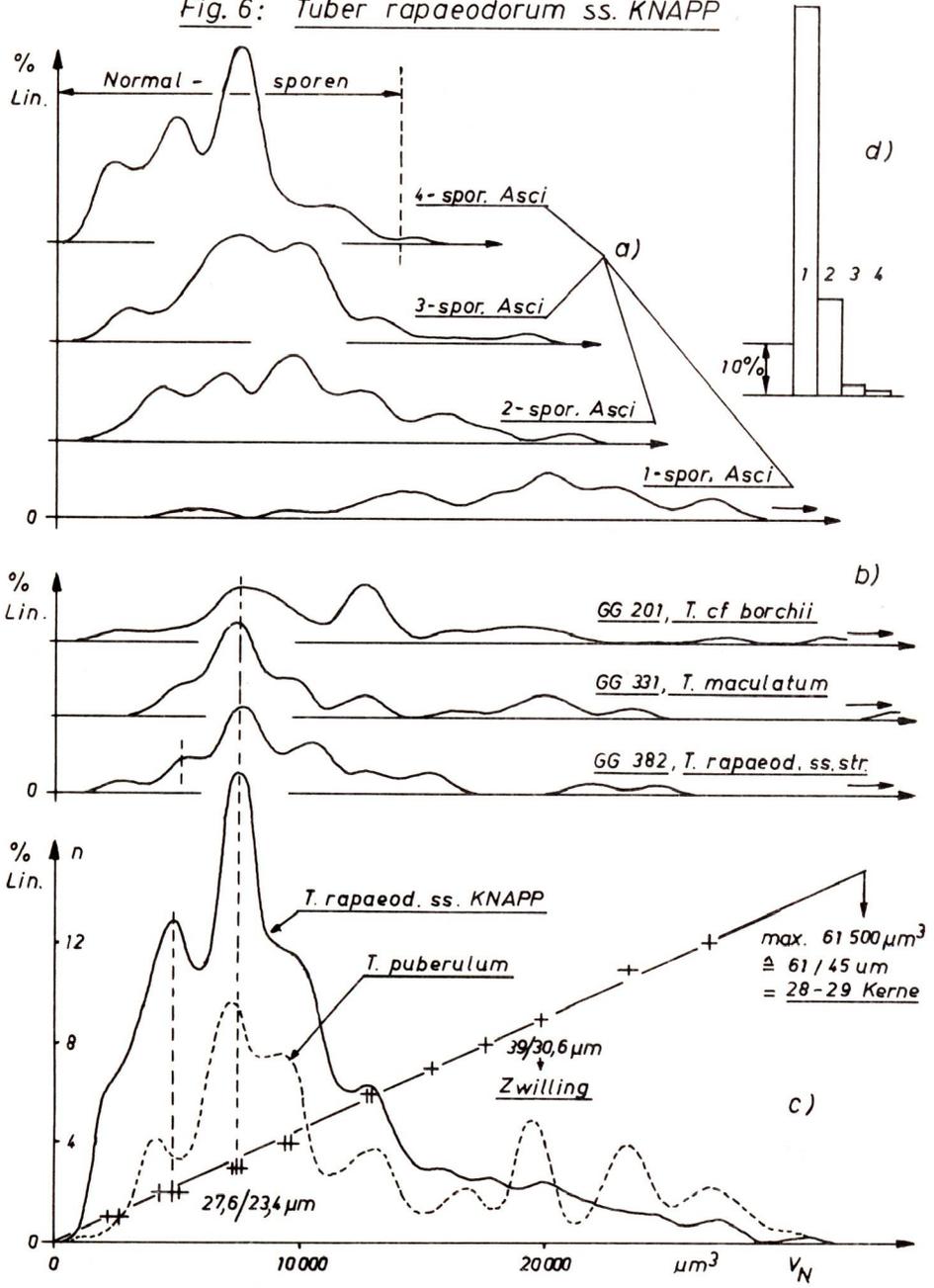


Fig. 7: Rhizopogon

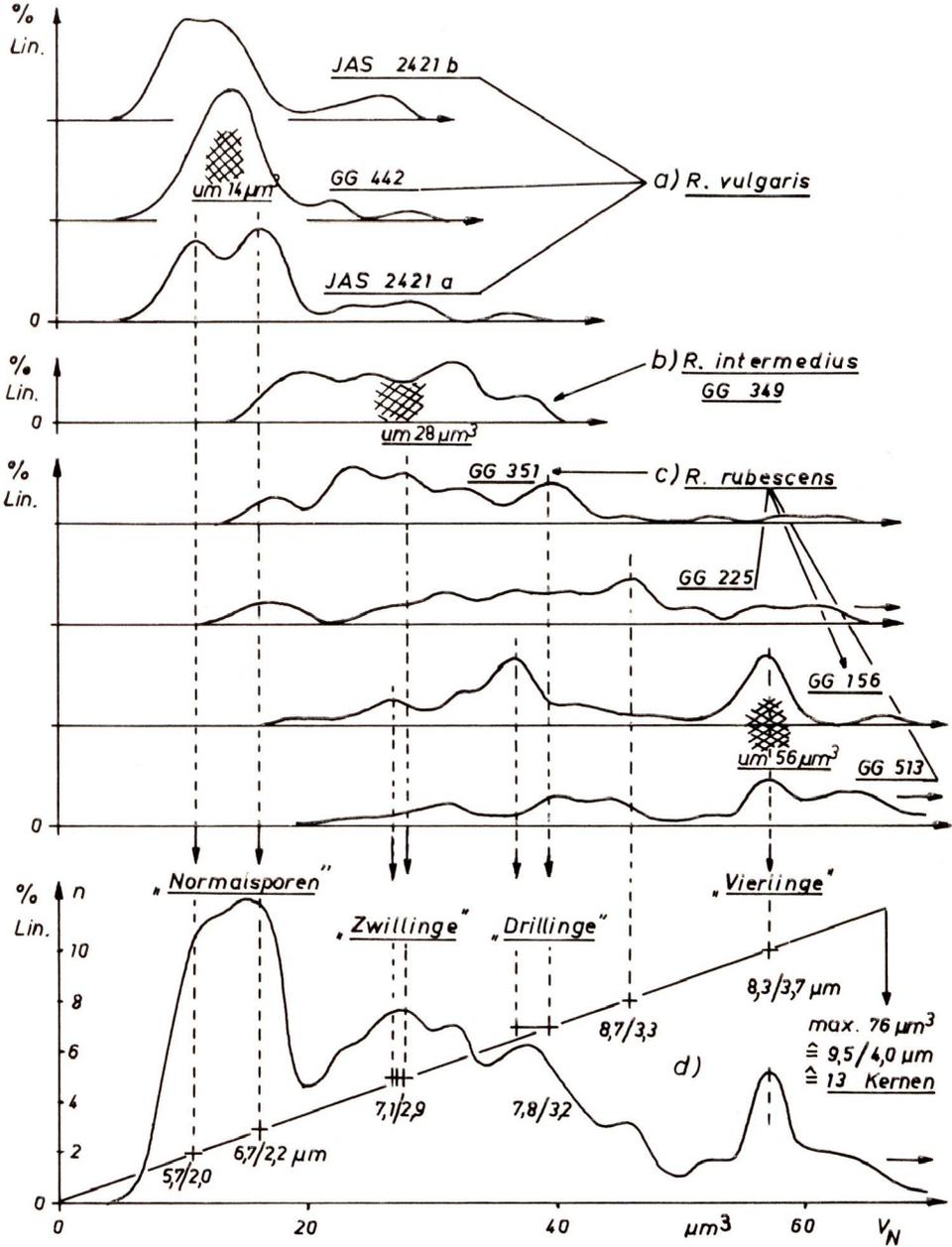


Fig. 8: Hymenogaster

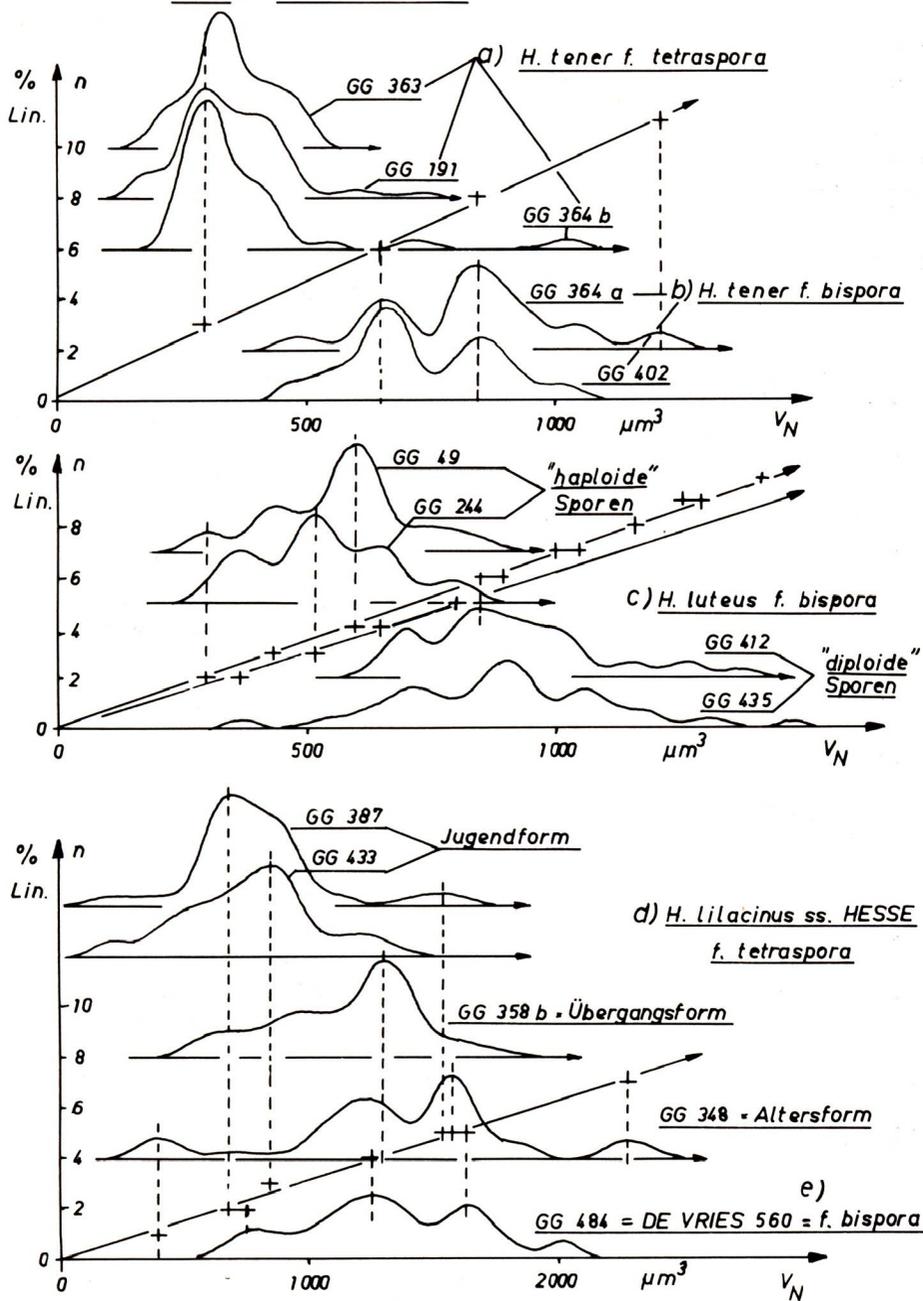


Fig. 9 : *Scleroderma bovista*

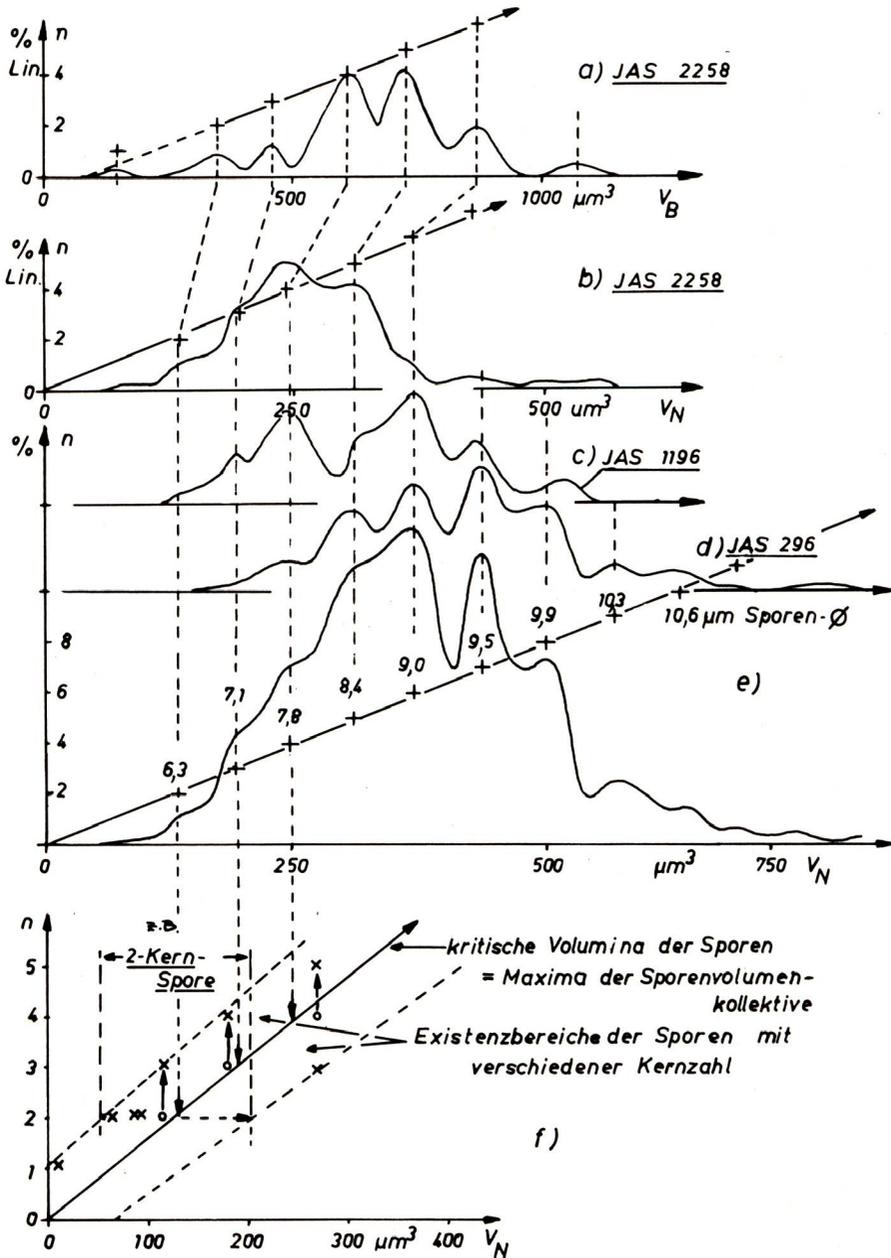


Fig. 10: *Scleroderma citrinum*

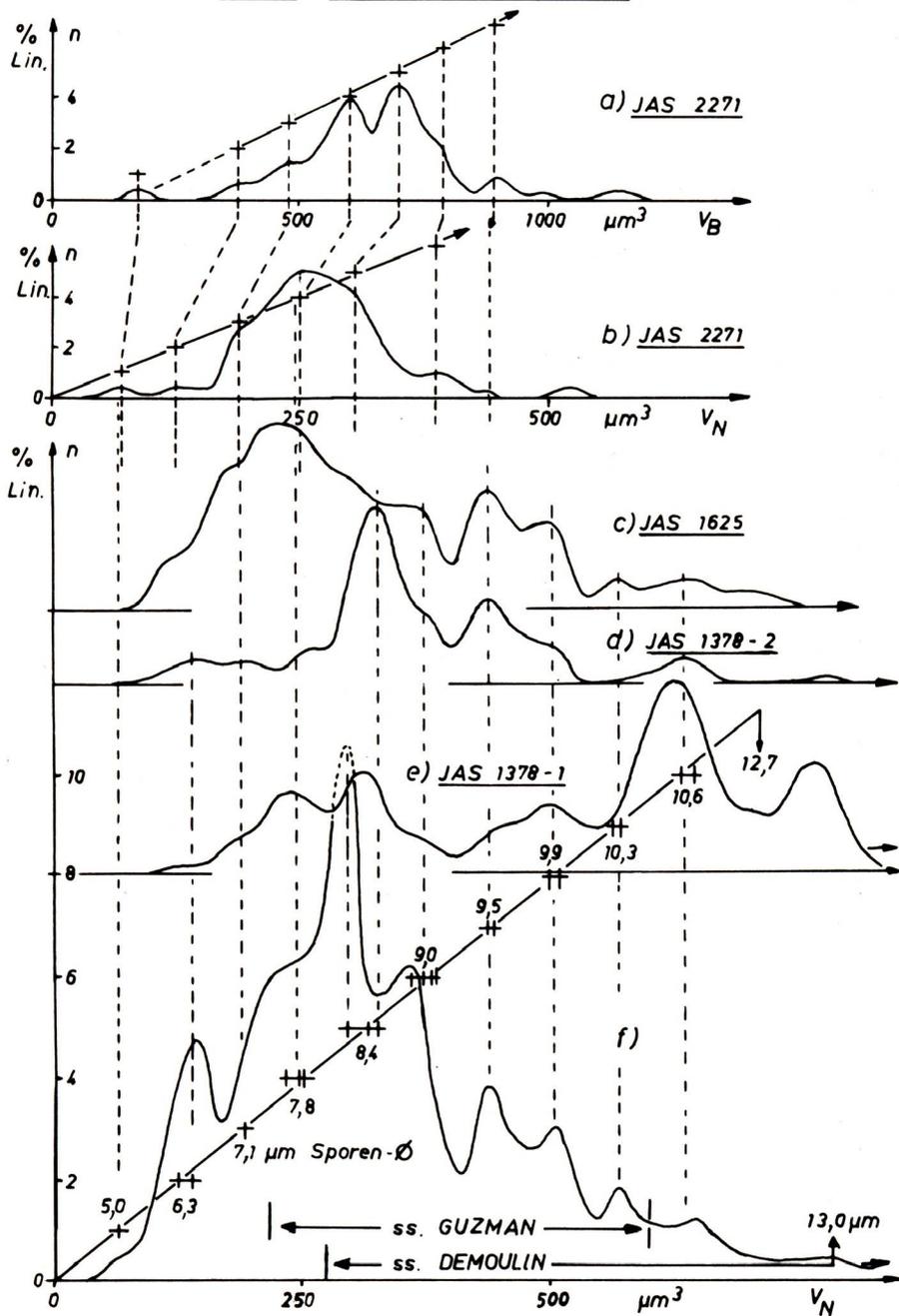


Fig.11: *Scleroderma verrucosum*

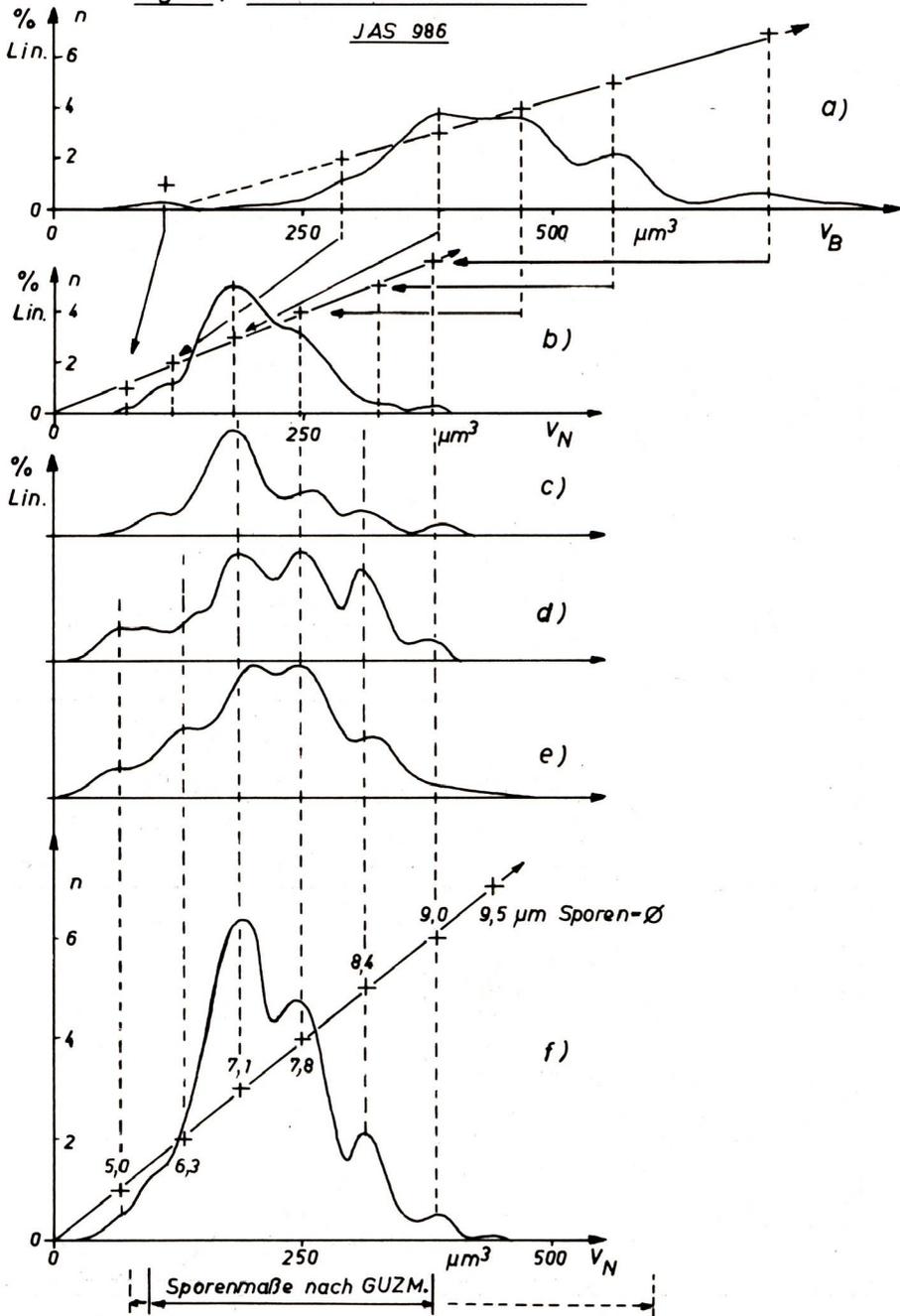


Fig.12: Scleroderma areolatum

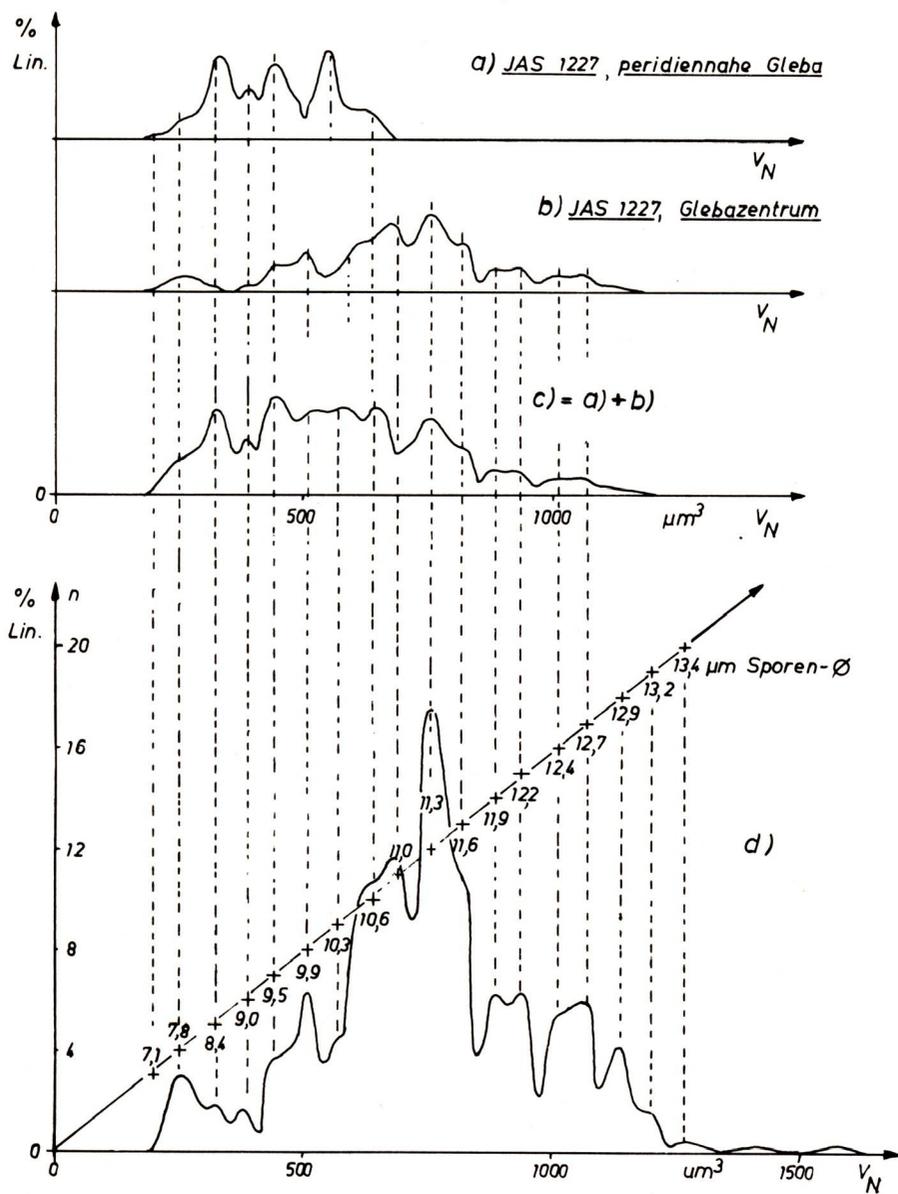


Fig. 13: Komplex *S. verrucosum*-*S. areolatum*

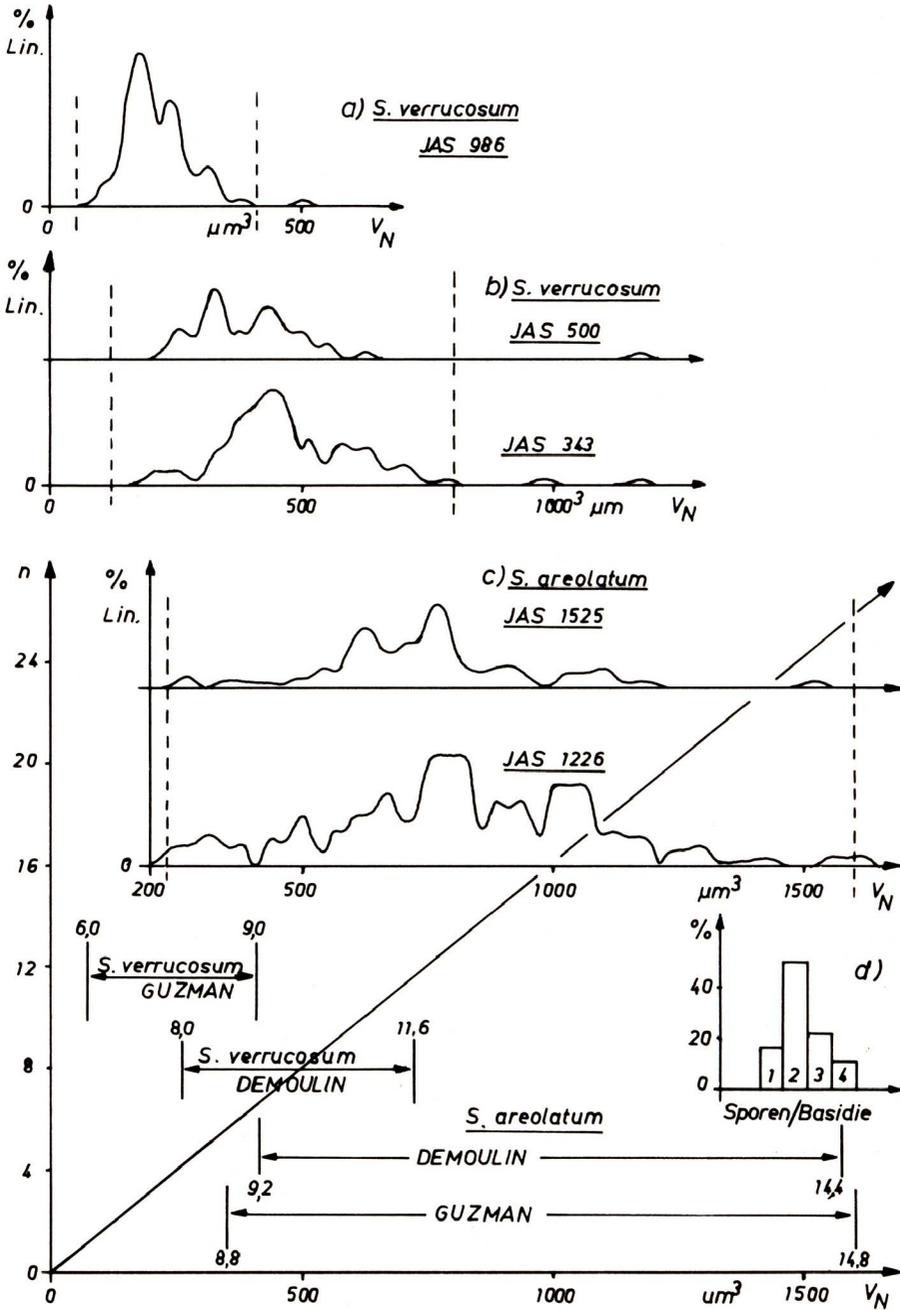


Fig. 15: Weitere Basidiomyceten

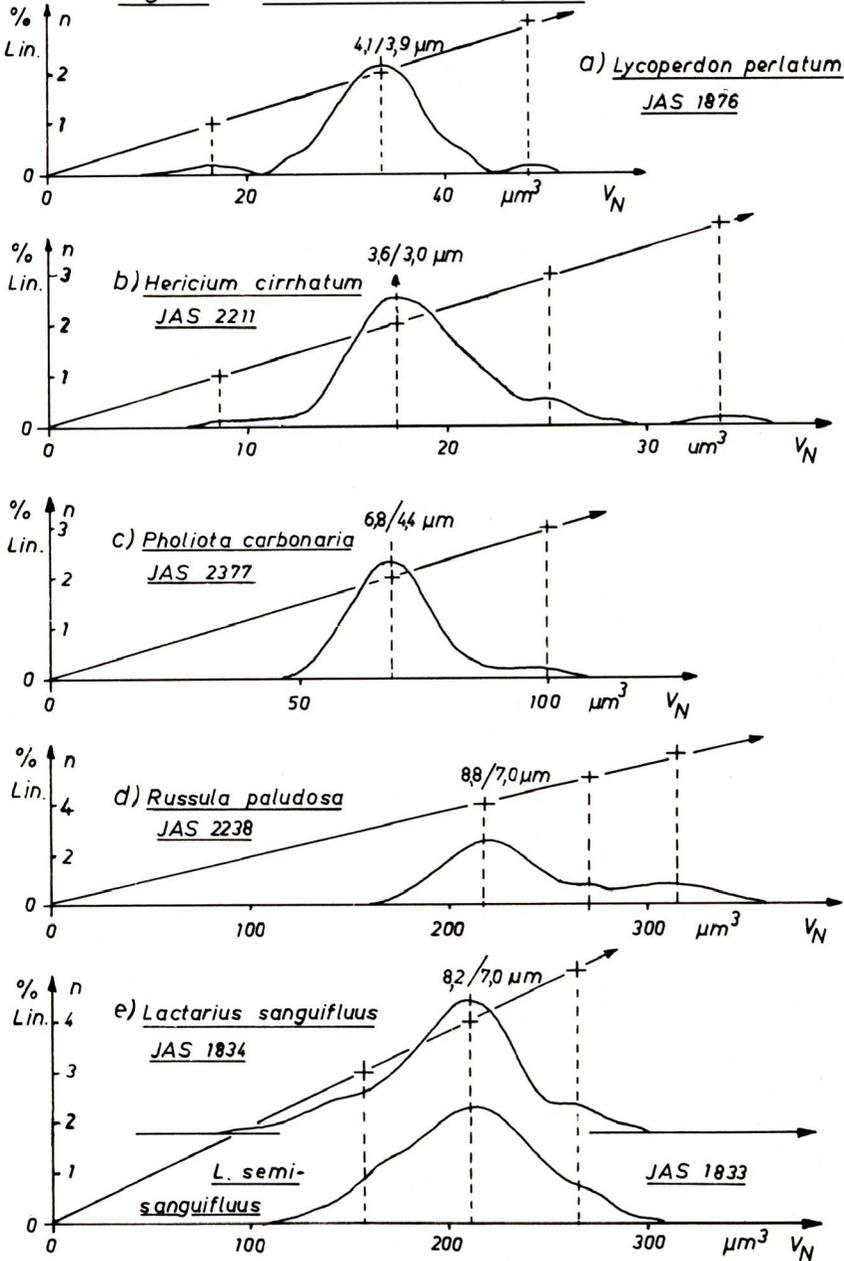
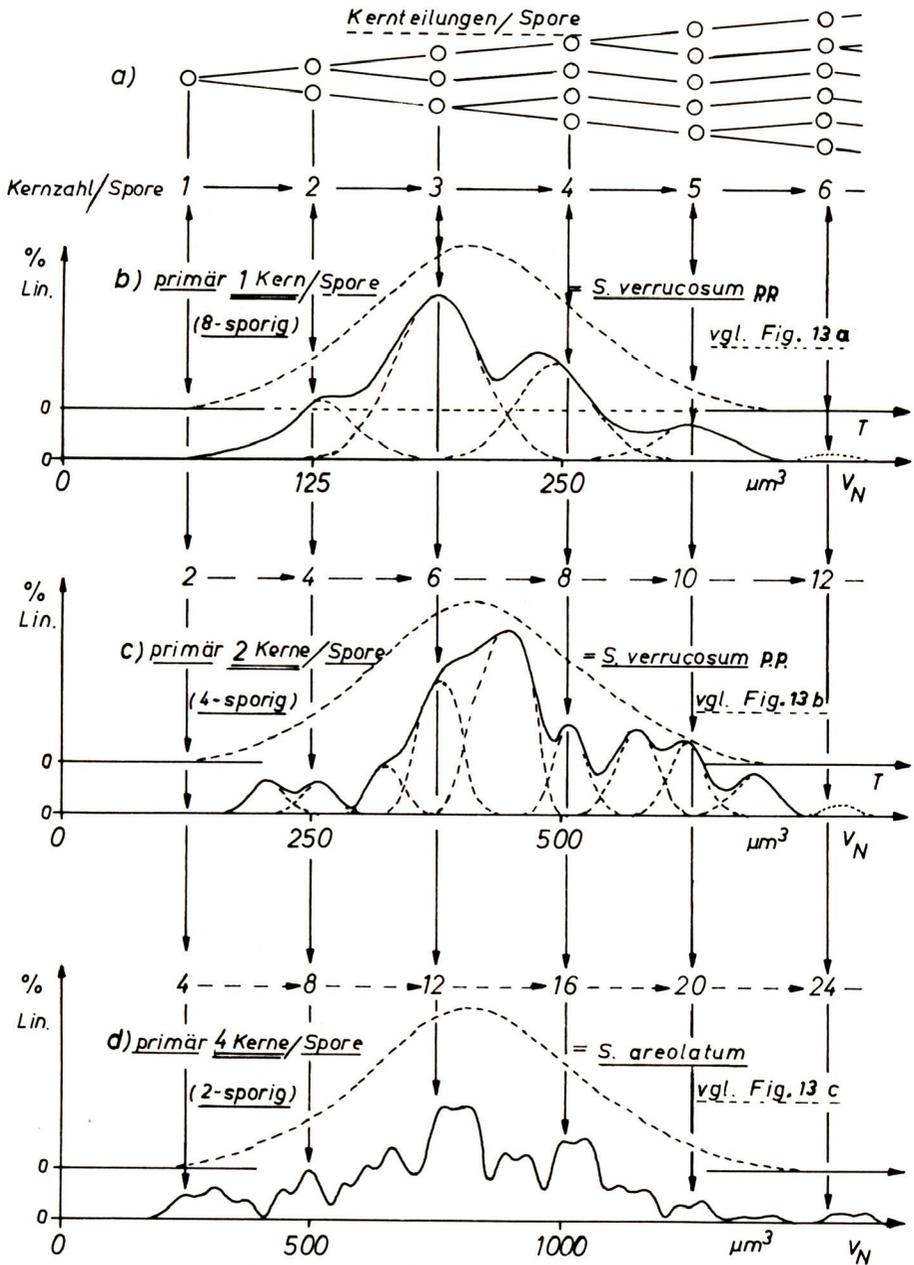


Fig. 16:



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Pilzkunde](#)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [40_1974](#)

Autor(en)/Author(s): Groß Gerhard [Gerd], Schmitt J.A.

Artikel/Article: [Beziehungen zwischen Sporenvolumen und Kernzahl bei einigen Höheren Pilzen 163-214](#)