

Ergänzungen zur systematischen Feingliederung

Zu S. 631: Gliederung der Posibacteriota

In dieser Abteilung kann die Vielfalt in die folgenden überschaubaren künstlichen Gruppen untergliedert werden.

1. **Kokken:** Grampositive Kokken (ähnlich Abb. 10-9A, C), als Einzelzellen, in Paaren oder Tetraden zusammenhängende Zellen, in unregelmäßigen Zellpakete (bei *Sarcina ventriculi* aus bis zu 64 Einzelzellen gebildet und durch Cellulose zusammengehalten) ausgebildet, sind obligat oder fakultativ anaerob, bisweilen auch aerob. Beispiel: Milchsäurebakterien (wie *Streptococcus lactis*) aus der Familie der **Streptococcaceae**. – Hierher gehört auch *Deinococcus* (s. 6.7.2.4)
2. **Nicht Sporen bildende Stäbchen:** Hierzu zählen stäbchenförmige (Abb. 10-9B), anaerobe bzw. fakultativ aerobe Milchsäurebakterien aus der Familie der **Lactobacillaceae** (*Lactobacillus*).
3. **Sporen bildende Stäbchen** vermögen Endosporen zu erzeugen und sind in einer einzigen Familie, den **Clostridiaceae** (*Bacillus*, *Clostridium*), zusammengefasst. Die Clostridiaceen sind entweder unbewegliche oder durch laterale bzw. peritriche Geißeln bewegliche, aerobe, im Boden lebende oder fakultativ anaerobe Bakterien. Viele von ihnen bilden auch Zellketten oder Fäden.
4. **Coryneforme Bakterien** (einschl. **Actinomycetales**): Grampositive Bakterien mit stark abwechselbarer Gestalt nennt man coryneform, d.h., dass Stäbchen in Keulen, Kurzstäbchen, Kokken oder schwach verzweigte Formen umgewandelt werden können. Das Merkmal der Endosporenbildung fehlt durchgehend. Zu ihnen zählen die Propionsäurebakterien (**Propionibacteriaceae**), die als anaerobe Organismen im Pansen und Darm der Wiederkäuer vorkommen. Bei den bereits den Actinomycetales zugerechneten **Mycobacteriaceae** erreicht die Tendenz, Verzweigungen zu bilden, gegenüber den bisher besprochenen coryneformen Bakterien einen hohen Grad. Während echte Verzweigungen bei *Mycobacterium* nur in jungen Kulturen vorkommen, sind sie bei den sog. ‚Strahlenpilzen‘ (**Actinomycetaceae**, **Streptomycetaceae**, **Nocardiaceae**) die Regel. Die im Boden häufigen und artenreichen fädigen Actinomyceten entwickeln in künstlicher Kultur meist ein ‚Mycel‘ von mehreren cm Durchmesser, das oft aus einer einzigen, querwandlosen, oft reich verzweigten, äußerst zarten chitin- wie cellulosefreien Zelle besteht (Fadendurchmesser 0,5–1 µm; Abb. 11-10K). Die Fäden werden z.T. vielzellig und zerfallen dann leicht in Stäbchen, die manchen Stäbchenbakterien außerordentlich ähnlich sehen; außerdem bilden sie – besonders in der Luft – verschiedene Sorten von kettenförmig angeordneten Exosporen. *Streptomyces scabies* ruft durch Wundkorkbildung sichtbar werdende Schorfkrankheiten bei Kartoffeln und Rüben hervor; in den Wurzelknöllchen der Erle und anderer Gattungen lebt ein zu den Actinomyceten gehörender Symbiont (*Frankia alni*) und assimiliert hier freien Luftstickstoff (s. 8.2.1f.). *Nocardia*-Arten vermögen ebenso wie Vertreter von *Mycobacterium* Ethan (vgl. *Flavobacterium*) zu oxidieren. *Thermomonospora*- und *Thermoactinomyces*-Arten wachsen bei hohen Temperaturen. Die Ausscheidungsprodukte mancher Actinomyceten finden in der Medizin als Antibiotika Verwendung im Kampf gegen Infektionen durch pathogene Bakterien (Actinomycin, Streptomycin etc.). Unter natürlichen Bedingungen sind sie wohl zur Abwehr konkurrierender Mikroorganismen bedeutsam. – An die Gruppe der coryneformen Bakterien anzuschließen sind *Clavibacter* (s. 8.3.2) und *Rhodococcus* (s. 6.6.2.1).
5. **Mycoplasmen** (z.B. *Mycoplasma*), früher auch als PPLO (= pleuropneumonia-like organisms) bezeichnet, besitzen keine Zellwand und somit auch keine feste Gestalt; sie können deswegen auch nicht durch die Gram-Färbung gekennzeichnet werden. Die 16S-rRNA-Verwandtschaft deutet allerdings darauf hin, dass sie von grampositiven Eubakterien abstammen. Hierher gehört wahrscheinlich auch die Gattung *Metallogenium*, die an der Oxidation von Mangan in Seen beteiligt ist (Manganbakterien).

Zu S. 632: Gliederung der Negibacteriota

1. **Anaerobe Kokken und Stäbchen** sind jeweils in den Familien der **Veillonellaceae** und **Bacteroidaceae** zusammengefasst. An die Bacteroidaceen anzuschließen, jedoch in noch nicht abgeklärter systematischer Stellung, sind polar-monotrich oder -polytrich begeißelte *Desulfovibrio*-Arten in Gestalt von Vibrionen (kommaförmig gekrümmte Stäbchen) oder Spirillen (siehe unten, 4). Sie gehören zur kleinen Gruppe der ‚Desulfurikanten‘, die zur ‚Sulfatatmung‘ befähigt sind und chemolithoheterotroph leben. *Desulfovibrio* ist Faulschlamm-Bewohner.
2. Zu den **fakultativ anaerobe Stäbchen** gehören u.a. die **Enterobacteriaceae** (*Enterobacter*, *Erwinia*, *Klebsiella*) und die im Darm von Warmblütern lebende, als Untersuchungsobjekt häufig verwendete *Escherichia coli*. Die Gattungen *Photobacterium* und *Benekkea* innerhalb der **Vibrionaceae** sind an das Leben im

Meerwasser angepasst und als Leuchtbakterien bekannt (‚Biolumineszenz‘). Fische und Tintenfische nutzen symbiontisch in deren Leuchtorganen vorkommende Arten zur Orientierung und Abschreckung. – Hier anzuschließen sind *Haemophilus*, *Yersinia* (Box 8-2) und *Zymomonas*. *Flavobacterium*, ebenfalls hierher gestellt, oxidiert Ethan.

3. **Aerobe Kokken** und **Stäbchen** unter den gramnegativen Bakterien sind in großer Vielfalt vorhanden. Zu ihnen gehören u.a. die **Azotobacteraceae** (*Azotobacter*) und **Rhizobiaceae**, deren Arten vielfach zur Bindung des freien Luftstickstoffes befähigt sind. Erstere sind frei lebend und können bis zu 20 mg Stickstoff je g umgesetzten Zucker binden. Vertreter der Rhizobiaceen (*Rhizobium*, *Azo-*, *Brady-*, *Meso-*, *Sinorhizobium*) befallen Leguminosenwurzeln, die mit der Bildung von Wurzelknöllchen (s. 8.2.1) reagieren. *Phyllobacterium rubiacearum*, zur gleichen Familie gehörend, ist Symbiont in den Blättern verschiedener Rubiaceen (*Psychotria*, *Pavetta*) und der Myrsinacee *Ardisia*.

Die Gattung *Agrobacterium* ist nicht zur Bindung molekularen Stickstoffs befähigt. *Agrobacterium tumefaciens* erzeugt Gallen an Blütenpflanzen (Box 8-2) und wurde zur Erzeugung transgener Pflanzen (s. Zeittafel: 1979) verwendet. – Hierher gehören auch die **Pseudomonadaceae** (mit *Pseudomonas* und *Xanthomonas*), die Essigsäurebakterien (z.B. *Acetobacter aceti*) sowie die Gattungen *Bordetella*, *Citrobacter* und *Methylomonas*.

4. **Spirillen (Spirillales** mit *Spirillum*) sind gekrümmte, starre Stäbchen mit weniger als einer bis zu vielen Windungen. Die Begeißelung ist bipolar-polytrich. Sie leben meist aerob, seltener fakultativ anaerob.

5. **Spirochaeten (Spirochaetales)** sind außergewöhnlich lange (bis zu 500 µm!) und schlanke (Durchmesser 0,1–0,6 µm) anaerobe bis aerobe Bakterien, die wie die Spirillen gewunden sind. Im Gegensatz zu diesen sind sie jedoch flexibel: Ihre dünnen Zellwände gestatten die Kontraktion eines im Inneren der Zellen liegenden Achsenfadens, wobei sie sich ohne Geißeln lebhaft bewegen.

6. **Anhängsel tragende Bakterien** sind Formen unterschiedlicher Verwandtschaft, die bei der Zellspaltung z.T. ungleich große Teilzellen und außerdem Anhängsel in Form von Stielen und Fortsätzen bilden. Die Stiele bestehen aus Schleim, die fadenförmigen Fortsätze sind Auswüchse der Zelle. *Gallionella ferruginea* ist als Eisenbakterium bekannt, das im Frühjahr in eisenhaltigen Gewässern rostbraune Massen bildet. *Pedomicrobium manganicum* oxidiert Mangan (Manganbakterien).

7. Die **Scheidenbakterien** besitzen röhrenförmige Scheiden, welche die Zellen in Ketten zusammenhalten. Als sog. ‚Abwasserpilz‘ ist *Sphaerotilus natans* (Abb. 10-9G–J) sehr bekannt. Dieses Bakterium (!) wächst in stark verschmutzten Gewässern, so auch z.B. in Vorflutern von Zuckerfabriken. Durch Bildung von Fäden, Flocken oder sogar fellartigen Belägen und Überzügen kann es Rohre und Gräben verstopfen. – Hierher gehört auch *Leptothrix*.

8. **Gleitende Bewegungen** führen die Vertreter der **Cytophagales** aus. Die beiden Gattungen *Cytophaga* und *Sporocyclophaga* gehören mit den folgenden Myxobakterien zu den aeroben Cellulose-abbauenden Bakterien des Bodens. In der Ordnung der Cytophagales werden im Unterschied zu den Myxobakterien keine Fruchtkörper gebildet. – Als gleitende, fädige Formen sind hier *Thiothrix* und die **Beggiatoaceae** anzuschließen. *Chloroflexus* siehe unten (12. Gruppe).

9. Die **Myxobacterales** bilden den Hauptteil der Gruppe der gleitenden Bakterien. Sie sind aber von der vorigen Gruppe durch ihre komplexe Organisation abgehoben, bei der Einzelzellen zu Fruchtkörpern zusammengefasst sein können. Die roten oder andersfarbigen Zellaggregate der auf Erde oder Mist lebenden Myxobakterien bestehen aus einem Schwarm (‚Pseudoplasmodium‘) von kleinen, zellwandlosen, aktiv biegsamen und geißellosen Stäbchen, die sich wohl durch aktive Kontraktionen der Zellen gleitend bewegen. Bei manchen Arten sammeln sich die Stäbchen durch Zusammenkriechen an bestimmten Stellen an und bilden charakteristische, je nach Gattung verschieden gestaltete und gefärbte, z.T. durch Gallerte verbundene Zusammenhäufungen: sog. Fruchtkörperchen oder Cystophoren, aus deren Innerem sich wieder neue Schwärmer bilden können (z.B. bei den verbreiteten *Myxococcus*-Arten und bei *Chondromyces*, Abb. 10-9L–N). In Kultur lassen sich manche Myxobakterien mit lebenden Mikroorganismen (z.B. Bakterien) füttern. Im Lebenskreislauf ergibt sich damit eine bemerkenswerte Konvergenz zu den eukaryotischen Acrasiobionta.

10. **Obligat parasitische Bakterien** sind in den **Rickettsiales** vereinigt. Sie sind sehr klein. Von den Viren unterscheiden sie sich durch ihren DNA-/RNA-Gehalt (1:3,5); auch ist die Zellwand lysozymempfindlich und muraminsäurehaltig. Als obligate Zellparasiten sind Rickettsien außerhalb lebender Zellen nicht kultivierbar.

An die Rickettsien lassen sich möglicherweise die lange für Viren gehaltenen Erreger der Papageienkrankheit (Psittakose-Gruppe) anschließen. Sie sind an parasitische Lebensweise angepasste Bakterien mit DNA und RNA sowie mit spezifischen zelleigenen Stoffen (z.B. Muraminsäure).

11. Bei **chemolithoautotrophen Bakterien** besteht – im Gegensatz zu heterotrophen Bakterien (s. z.B. Gruppe 1) – eine obligate Koppelung der Chemolithotrophie mit autotropher CO₂-Fixierung. Die aeroben **Nitrobacteraceae** oxidieren Ammoniak zu Nitrit (*Nitrosomonas*), oder Nitrit zu Nitrat (*Nitrobacter*). Es handelt sich morphologisch um Kokken, Stäbchen oder Spirillen, deren Begeißelung, falls vorhanden, subpolar oder peritrich ist. – An diese Familie können jene Bakterien angeschlossen werden, die reduzierte

Schwefelverbindungen (*Thiobacillus* z.T.), oder Fe^{++} zu Fe^{+++} (*Thiobacillus* z.T. und **Siderocapsaceae**) zu oxidieren vermögen. Schließlich sind noch die Knallgasbakterien (z.B. *Alcaligenes eutrophus*) zu erwähnen, die nur fakultativ autotroph sind. Sie können einerseits besser auf organischen Nährböden gedeihen, andererseits aber auch molekularen Wasserstoff mithilfe von Hydrogenasen aktivieren: Dadurch vermögen sie Energie zu gewinnen, reduktive Synthesen durchzuführen und zelleigene Kohlenhydrate über CO_2 -Fixierung aufzubauen.

12. Die **photoautotrophen Rhodospirillales**

Zu S. 637: Systematik der Cyanobacteriota

1. Ordnung: **Chroococcales**. Sie umfasst einzellige Formen oder einfache Coenobien (Kugeln; Tafeln; kurze, unverzweigte Fäden). Unverzweigte kurze Fäden können bereits zu einer Art ‚Pseudoparenchym‘ vereinigt sein. Die Vermehrung geschieht durch Zellteilung, z.T. auch durch Endosporen (z.B. *Dermocarpa*; Abb. 10-13D) und Exosporen. Wachsen dabei die Tochterzellen nicht zur Normalgröße der Mutterzellen heran, spricht man von einer Vermehrung durch Nanocyten. *Synechococcus* und *Synechocystis* sind einzellig. Bei *Chroococcus* und *Gloeocapsa* bleiben die Zellen nach der Teilung innerhalb von z.T. geschichteten Gallerthüllen zu 2-, 4- oder 8-zelligen kugelförmigen Coenobien verbunden. Bei *Chroococcus* sind die jungen Tochterzellen halbkugelig (Abb. 10-13A), während sie bei *Gloeocapsa* eiförmig gerundet sind und in auffallend dickeren Scheiden liegen. Die Arten beider Gattungen treten meist in gallertigen Überzügen an feuchten Felsen und Mauern auf. Bei *Aphanocapsa* (Abb. 10-13B), *Aphanothece*, *Microcystis* und *Merismopedia* (Abb. 10-13C) ist die an den Coenobien beteiligte Zahl von Zellen größer. Die tafelförmigen Coenobien von *Merismopedia* kommen durch streng 2-dimensionale Zellteilungen zustande; sie leben im Süßwasser, z.T. auch im Meer.

2. Ordnung: **Oscillatoriales**. Es fehlen hier noch differenzierte Zellen nach Art der Heterocysten und Akineten. Nur die Endzellen weisen gegenüber den übrigen Zellen des Fadens eine abweichende Gestalt auf. Da die Teilung der Zellen stets in der gleichen Richtung erfolgt, fehlen Verzweigungen. Die überall in Wasser und auf Schlamm häufige *Oscillatoria* setzt sich aus gleichartigen, oft scheibenförmigen Zellen zusammen (Abb. 10-13M). Das Wachstum erfolgt interkalar, die Vermehrung durch Hormogonien. Weitere Gattungen sind *Phormidium*, *Schizothrix*, *Spirulina*, *Trichodesmium*, *Plectonema* und *Lynghya*.

3. Ordnung: **Nostocales**. Hier verläuft die Zellteilung wie bei den Vertretern der vorigen Ordnung nur senkrecht zur Längsachse der Fäden. Die Vermehrung vollzieht sich wie bei den Oscillatoriales durch Hormogonien. Als besondere Zellform fallen im Faden regelmäßig Heterocysten und gelegentlich Akineten auf. Die Gattung *Nostoc*, die im Wasser oder auf feuchtem Boden kugelig oder unregelmäßig lappig gestaltete Gallertlager mit Polysaccharidschleim bildet (Abb. 10-13E), besitzt rosenkranzähnliche Fäden (Abb. 10-13F). Die z.T. planktonisch lebenden Gattungen *Cylindrospermum*, *Aphanizomenon* und *Anabaena* bilden Dauerzellen (Abb. 10-13J). Bei der an Wasserpflanzen und Steinen sitzenden *Rivularia* (Abb. 10-13G, H) besteht ein deutlicher Gegensatz zwischen Basis und Spitze des Fadens: An seinem unteren Ende liegt eine Heterocyste, oben läuft er allmählich in ein farbloses Haar aus; er weist also schon eine bauplanbestimmte Differenzierung auf. *Tolypothrix* und *Scytonema* bilden unechte Verzweigungen. – Weitere Gattungen sind *Anabaenopsis*, *Calothrix* und *Aulosira* (s. 8.2.1).

4. Ordnung: **Stigonematales**. Zu ihr gehören die am stärksten differenzierten Formen. Durch transversale und longitudinale Zellteilungen sind echte Verzweigungen und vielreihige (multiseriale) Fäden möglich und charakteristisch. Die Vermehrung erfolgt durch Hormogonien. Heterocysten oder Akineten können auftreten. Bei *Stigonema* (Abb. 10-13M) besteht eine Gliederung in Basis und Spitze; eine Scheitelzelle gibt nach hinten Segmente ab, die sich durch Längs- und Querwände weiterzerlegen; die mehrreihigen Fäden können auch Seitenzweige bilden. Weitere Vertreter der Stigonematales sind die Gattungen *Fischerella*, *Hapalosiphon* und *Mastigocladus*.

Zu S. 639: Systematik der Archaea, Euryarchaeota

1. **Methanogene Archaeen** sind Methan-produzierende Anaerobier, die, in Luft ausgesetzt, schneller absterben als anaerobe Bakterien. Sporenbildung wurde nicht nachgewiesen. Sie sind eine morphologisch vielfältige, physiologisch recht einheitliche Gruppe und zu autotropher Lebensweise mit CO_2 und H_2 als einziger Kohlenstoff- und Energiequelle befähigt. Als alternative Kohlenstoffquellen können auch einfache Carbonsäuren und Alkohol genutzt werden. Sie sind außerdem durch den Besitz zweier spezifischer, sonst nirgends vorkommender Cofaktoren gekennzeichnet, von denen einer (CoM, 2-Mercaptoethansulfonsäure) als Methylüberträger an der Methanbildung beteiligt ist, der andere (F_{420}) als Wasserstoffüberträger wirkt. – Die Formen von *Methanobacterium* (**Methanobacteriales**) reichen von kokkoid bis schlank stäbchenartig; außerdem sind alle Arten grampositiv und besitzen einen Pseudomurein-Sacculus. – Die folgenden Gattungen sind gramnegativ. *Methanospirillum* (**Methanomicrobiales**) umfaßt lange, gewundene Stäbchen; ihre Proteinscheide

ist nicht an der Septenbildung beteiligt (vgl. dagegen die Septenbildung bei Eubakterien). – *Methanosarcina* hat ungewöhnlich große, in Paketen zusammenhängende Zellen mit einem Heteropolysaccharid-Sacculus. – *Methanococcus* (nicht zu verwechseln mit *Methylococcus*), die namensgebende Gattung der Methanococcales, bildet Kokken; anstelle einer festen Zellwand findet sich eine Oberflächenschicht aus Proteinbausteinen. Die meisten Gattungen der ‚Methanbakterien‘ haben demnach ganz unterschiedliche Lösungen für den Aufbau einer Zellhülle gefunden. Hierbei besteht kaum untereinander noch gegenüber den Eubakterien eine über höchstens allgemeine chemische Grundprinzipien hinausgehende Ähnlichkeit.

2. **Halophile Archaeen (Halobacteriales)** überleben sogar in getrocknetem Salz und kommen in Salinen, Salzlaken und Salzseen vor. *Halobacterium halobium* benötigt für das Wachstum 12 % NaCl. Unter einem pH-Wert von 5,5 vermögen Halobakterien nicht mehr zu leben; ihr Temperaturoptimum liegt bei 40–45 °C. Sie können unter bestimmten Bedingungen Photophosphorylierung betreiben (s. 5.4.9) und das Salzwasser infolge ihres Carotinoidgehaltes rot verfärben.

Zu S. 645: Systematik der Myxomycetes

Die Gliederung der Myxomyceten beruht vor allem auf der unterschiedlichen Ausgestaltung der Fruchtkörper. In ursprünglichen Gruppen fehlt ein Capillitium. Eine weitere stammesgeschichtliche Progression führt von sitzenden zu gestielten und von Einzel- zu Sammelfruchtkörpern. Die etwa 500 bekannten Arten werden den folgenden Ordnungen zugeteilt:

1. Ordnung: **Ceratiomyxales**. Die Sporenbildung erfolgt exogen. An der Oberfläche eines säulenförmigen Körpers werden gestielte Sporen (= wohl 1-sporige Sporokarpe) abgegliedert. Jede Spore entlässt bei der Keimung einen Plasmaschlauch mit 4 haploiden Kernen, aus denen nach Mitose 8 haploide Schwärmer entstehen. Die Ordnung enthält nur eine Gattung, *Ceratiomyxa*, mit einer formenreichen Art, die kosmopolitisch verbreitet auf morschem Holz lebt.

In allen folgenden Ordnungen (2–6) werden die Sporen endogen im Inneren der Fruchtkörper gebildet.

Die Fruchtkörper formen sich bei den nächsten 4 Ordnungen (2–5) aus halbkugeligen Vorwölbungen des Plasmodiums, die zunächst mit diesem und untereinander durch Plasmastränge verbunden, später jedoch isoliert werden: Die dem Substrat anliegende, grundständige Schicht des Plasmodiums („Hypothallus“) bleibt bei der Fruchtkörperreife entweder überhaupt nicht oder nur als Überbleibsel einer Schleimhaut erhalten.

2. Ordnung: **Liceales**. Im Gegensatz zu den sich anschließenden Ordnungen (3–6) fehlen Capillitium und Columella (z.B. *Lycogala*; *Cribraria*, Abb. 10-18G).

3. Ordnung: **Echinosteliales**. Columella vorhanden.

4. Ordnung: **Trichiales**. Eine Columella fehlt; Capillitium besteht aus frei endenden Fasern, wie bei *Trichia* (Abb. 10-18H).

Bei allen drei vorausgehenden Ordnungen (2–4) sind die Sporenmassen blass gefärbt.

5. Ordnung: **Physarales**. Die Sporenmassen sind schwarz oder tief violett- bis rostfarbig. Auf der Peridie und oft auch auf dem Capillitium sind weiße Kalkablagerungen sichtbar (z.B. *Didymium*). Hierzu zählen auch *Leocarpus* (Abb. 10-18D); *Badhamia* (Abb. 10-17); *Fuligo septica* (sog. ‚Lohblüte‘ auf Gerberlohe) mit Sammelfruchtkörper (Aethalium).

6. Ordnung: **Stemonitales**. Die 0,5 bis 1–2 cm großen Fruchtkörper entwickeln sich aus einem ‚Hypothallus‘. Sie sind in ihrem Inneren in Columella, Capillitium und Sporen differenziert. Bei *Stemonitis* bildet das Capillitium nach außen ein geschlossenes Netz, bei *Comatricha* frei endende Fasern (Abb. 10-18E). *Lamproderma* besitzt eine metallisch irisierende Peridie, bei *Brefeldia* ist der flache, große Fruchtkörper aus vielen Sporokarprien zusammengesetzt (Aethalium).

Die praktische Bedeutung der Myxomyceten ist gering. Als physiologisches und biochemisches Untersuchungsobjekt hat *Physarum* (Physarales) großes Interesse gefunden.

Zu S. 655: Kennzeichen der Monoblepharidales

Ordnung: **Monoblepharidales**. Die Ordnung ist gekennzeichnet durch die Abwesenheit eines deutlich abgesetzten basalen, Rhizoiden tragenden Thallusabschnittes sowie vor allem durch die oogame Fortpflanzung. Die Keimzellen werden als unbegeißelte Eizellen angelegt, die sich nach der Befruchtung durch begeißelte Gameten (Oogamie) zu Oosporen fortentwickeln. Trotz der gegenüber den Blastocladiales fortgeschrittenen Form der Fortpflanzung sind sie Haplonten geblieben, deren Meiose bei der Keimung der Zygote stattfindet (zygotischer Kernphasenwechsel); ein Generationswechsel fehlt.

Zur **geschlechtlichen Fortpflanzung** dienen die meist endständigen, angeschwollenen, einkernigen Oogonien (Abb. 10-26K); ihr Inhalt ist auf ein einziges einkerniges Ei reduziert. Die unter den Oogonien stehenden Spermatogonien entlassen eine Anzahl einkerniger und eingeißeliger Spermatozoiden (K). Diese dringen durch eine Öffnung in das Oogonium ein und befruchten das Ei (L, M), das nun entweder im Oogonium liegen bleibt oder sich – bei den meisten Arten – durch die Mündung des Oogoniums zwängt (N) und hier zur derbwandigen stacheligen Hypnozygote wird (O); oder die Zygote schwimmt sogar mittels der erhalten bleibenden Geißel davon. Die Zygoten keimen nicht mit Zoosporen, sondern mit einem Keimschlauch (P), was als abgeleitetes Merkmal gilt. Die vegetative Fortpflanzung erfolgt durch Zoosporen (J). Die Vertreter der Ordnung leben saprophytisch an Pflanzenresten im Wasser.

Zu S. 656: Kennzeichen der Trichomycetes

Die 60 Arten leben parasitisch in oder auf Insekten (bes. Wasserinsekten) und besitzen einen stark reduzierten Thallus, dessen Zellwände aus Polygalactosamin und Galactan bestehen. Die als Folge einer Gametangiogamie entstehenden ‚Zygosporen‘ und das Fehlen von Gameten sprechen für eine Verwandtschaft mit den Zygomyceten, die allerdings Chitin-Zellwände haben. Gelegentlich auftretende amöboide Stadien begründen eine gewisse Sonderstellung. Gattungsbeispiele sind *Amoebidium* auf Wasserinsekten und *Harpella* im Darm von Kriebelmücken.

Zu S. 668: Systematik der Leotiomycetidae

1. Ordnung: **Leotiales**. Sie haben becher- bis schüsselförmige ascohymenial entstehende Fruchtkörper, doch sind sie darin, wie auch in den Maßen der Asci und Sporen vielfach kleiner als die der Pezizales. Neben den typischen Apothecien treten wie bei jenen auch andere, abgeleitete Fruchtkörperformen auf, z.B. keulenförmige bei *Trichoglossum*, gestielt-schüsselförmige bei *Sclerotinia* oder gestielt-hutartige bei *Cudonia* (konvergente Entwicklung der Fruchtkörperformen zu Pezizales etc.). Die meisten Arten der zahlreichen Gattungen leben saprophytisch, einige jedoch parasitisch, z.B. *Trichoscyphella willkommii*, der Erreger des Lärchenkrebses oder *Pseudopeziza trifolii* und *Sclerotinia trifoliorum* als Verursacher von Krankheiten des Klees. *Sclerotinia fructigena* lebt auf Äpfeln und Birnen; zunächst entwickeln sich die oft in konzentrischen Kreisen (bedingt durch den täglichen Licht-Dunkel-Wechsel) auftretenden Konidien-Pusteln der ‚*Monilia*‘-Nebenfruchtform, im Frühjahr auf den Fruchtmumien die langgestielten Apothecien (Abb. 10-42A). Die als *Botrytis cinerea* benannte Nebenfruchtform von *Sclerotinia fuckeliana* bringt in nassen Jahren die Weinbeeren zum Abfallen, ruft aber bei trockener Witterung als ‚Edelfäule‘ bei reifen Weinbeeren besonders hohen Zuckergehalt hervor (‚Beerenauslese‘-Weine!). Das saprophytisch auf morschem Laubholz wachsende *Chlorosplenium aeruginosum* färbt dasselbe intensiv blaugrün.

2. Ordnung: **Phacidiales** (incl. **Rhytismatales**). Diese früher mit voriger Ordnung vereinigte Gruppe ist durch die ascoloculäre Fruchtkörperentwicklung von jener verschieden. Die flachen Fruchtkörper öffnen sich mit Rissen oder Längsspalten. Die Phacidiales leben vorwiegend parasitisch. Hierher (Rhytismatales) gehören der Erreger des Ahornrunzelschorfes, *Rhytisma acerinum*, der im Herbst schwarze Flecke auf Ahornblättern hervorruft (Apothecienbildung im Frühjahr), und *Lophodermium seditosum* auf Kiefernnadeln, die ‚Schütte‘ verursachend.

Zu S. 670: Systematik der Sordariomycetidae, Diaporthales und Xylariales

Hierzu gehören ferner:

4. Ordnung: **Diaporthales**. Der Porus der Asci ist zusätzlich zum Scheitelwulst noch von einem optisch dichteren Ring umschlossen, der sich mit Anilinblau gut anfärben lässt. Die Asci lösen sich oft ab und werden zuletzt samt Sporen aus den Fruchtkörperöffnungen herausgedrückt. Im Übrigen ist die durch *Diaporthe*, *Diaporthella* u.a. Gattungen vertretene Ordnung der vorigen sehr ähnlich. Die Perithechien entstehen innerhalb stromatischer Geflechte. Die vielfach parasitischen Arten durchdringen mit ihren Stromata das Wirtsgewebe, aus dem meist nur die langen Mündungen der Perithechien etwas herausragen. *Endothia parasitica* wurde nach Nordamerika eingeschleppt und hat dort die früher in großen Beständen auftretenden Kastanien (*Castanea dentata*; s. 12.8) praktisch völlig vernichtet; auch in Europa (z.B. Tessin) sehr schädlich.

5. Ordnung: **Xylariales**. Die Stromata erheben sich hier zu größeren polster-, kugel-, keulen- oder geweihförmigen **Sammelfruchtkörpern**, in welche zahlreiche Perithechien eingebettet sind. Bei der auf Laubholzstubben häufigen *Xylaria hypoxylon* (Abb. 10-43C) tragen die geweihförmigen Stromata im oberen weißen Abschnitt Konidien, später im unteren schwarzen Teil Perithechien. Der Apikalapparat der Asci ist

ähnlich wie in der vorigen Ordnung aufgebaut, mit dem Unterschied, dass sich der Apikalring am Ascusscheitel der Xylariales mit Iodlösung blau anfärben lässt.

Zu S. 677: Lebenskreislauf der Rostpilze

Bei dem sog. **Eutypus** ist der Entwicklungsgang vollständig und als Generationswechsel angelegt. Gegenüber dem haploiden Gametophyten ist die dikaryotische Sporophytenphase gefördert; durch wiederholte Bildung von Uredosporen (Abb. 10-55), seltener von Aecidien (*Cronartium* spec.) wird diese Tendenz verstärkt. Neben Arten mit obligatem Wirtswechsel (**Heterözie**) und regulärer Abfolge von haploider und dikaryotischer Phase gibt es auch solche, deren Lebenszyklus auf einer einzigen Wirtspflanze vollendet wird (**Autözie**). Durch Unterdrückung der einen oder anderen Sporenform wird der Lebenskreislauf zusätzlich vereinfacht; es können ausfallen: Aecidiosporen (**Brachytypus**, z.B. *Uromyces fabae*); Aecidio- und Uredosporen mit (**Mikrotypus**, z.B. *Tranzschelia fusca*) oder ohne Keimruhe der Teleutosporen (**Leptotypus**, z.B. *Puccinia malvacearum*); Uredosporen (**Opsistypus**, z.B. *Gymnosporangium juniperinum*); Uredo- und Teleutosporen (**Endotypus**; z.B. *Endophyllum sempervivi*); Aecidio-, Teleuto- und Basidiosporen (imperfekte Rostpilze). Stets bleibt eine ausgeprägte Dikaryophase erhalten. In Gebieten mit kurzer Vegetationsdauer sind die genannten abgekürzten, auf einen Wirt beschränkten Entwicklungstypen von Vorteil.

Ähnlich wie der Getreiderost gehört der ebenfalls weit verbreitete Erbsenrost (*Uromyces pisi*) zu dem Eutypus: Die Pyknidien und Aecidien treten auf Wolfsmilch-Arten (*Euphorbia cyparissias* u.a.) auf. Die befallenen Pflanzen bleiben unverzweigt, haben gelbliche, kurze, dicke Blätter und kommen meist nicht zur Blüte. Die Uredo- und die (hier einzelligen) Teleutosporen entwickeln sich auf den Blättern der Erbse (*Pisum sativum*) und *Lathyrus*-Arten. Autözisch verläuft die gesamte Entwicklung des Bohnenrostes (*Uromyces phaseoli*). Die Pyknidien und Aecidien treten im Sommer an etwas hypertrophierten, buckeligen Blattstellen auf. Die Aecidiosporen infizieren wiederum Bohnenblätter, auf denen im Herbst die Uredosporen und schließlich die Teleutosporen gebildet werden. – Ebenso verhalten sich die auf Blättern von Rosaceen schmarotzenden Arten der Gattung *Phragmidium* (Abb. 10-54E). Die Aecidien sind hier nicht, wie beim Getreiderost, von einer Pseudoperidie umgeben, sondern die Aecidiosporenketten durchbrechen, oft in beträchtlicher Flächenausdehnung, die Epidermis in gleicher Weise wie die Uredolager (**Caematypus**). Ansätze zu einer Fruchtkörperbildung stellen die gallertigen und stielförmig erhobenen Teleutosporenlager der *Gymnosporangium*-Arten oder die Teleutosporenketten enthaltenden säulchenförmigen Gebilde der *Cronartium*-Arten dar.

Zu S. 682: Agaricomycetidae mit Stimmgabel- und Phragmobasidien

Ein morphologischer Zusammenhang zwischen Uredomycetidae (Uredinales, Septobasidiales) und den Auriculariales wird durch Übergangsglieder verdeutlicht. So entwickeln einige Familien der Uredinales (z.B. *Chrysomyxa* mit Aecidien auf *Picea*, Uredo- und Teleutosporen auf Ericales) an Stelle dickwandiger Teleutosporen Basidien vom *Auricularia*-Typ. *Uredinella coccidiophaga* bewohnt nach Art der Septobasidiales Schildläuse, hat aber Teleutosporen-ähnliche Probasidien. *Patouillardina* (Tremellales) mit unregelmäßig septierten Basidien vermittelt zwischen Auriculariales und Tremellales. Während bei den Uredinales die Basidien nur ausnahmsweise an einfachen Fruchtkörpern gebildet werden, durchlaufen die Auriculariales (ebenso wie die Tremellales) ausgehend von einigen wenigen Formen ohne Fruchtkörper, eine Stufenleiter verschiedenster Fruchtkörpertypen: schichtartig-flach, keulenartig, gestielt-kopfig, konsolenförmig, gestielt-hutförmig. Die hymeniumbedeckte Fläche kann durch Falten, Waben oder Zähne vergrößert werden. *Auricularia auricula-judae* zeigt innerhalb einer Art Übergänge von glatter über faltiger bis zu wabig-porenartiger Gestalt der die Sporen erzeugenden Fläche (= Tendenz zur Ausbildung eines Hymenophors). Bei den Auriculariales (z.T.) tritt wie bei den Tremellales ein Schnallenmycel auf; es entsteht nach Somatogamie und kennzeichnet die Dikaryophase.

1. Ordnung: **Dacrymycetales**. Sie sind durch 2-sporige, stimmgabelartige Holobasidien (*Dacrymyces*, Abb. 10-48D), durch meist septierte mit Konidien keimende Basidiosporen und ihre saprophytische Lebensweise auf Holz gekennzeichnet. Die Fruchtkörper werden als einfache krustenförmige, pustelförmige, gestielt-kopfige, becherförmige bis verzweigt keulige Gebilde, also in verschiedenen, zu anderen Verwandtschaftskreisen wiederum konvergenten Varianten angelegt; sie sind durch Carotinoide gefärbt und meist weich bis zähgelatinös. Die Ordnung zeigt gewisse Anklänge an die bereits besprochenen parasitischen Exobasidiales, u.a. in der Keimung der querseptierten Basidiosporen mit häkchenförmig gebogenen Konidien, ein bei den übrigen mit Holobasidien ausgestatteten Basidiomyceten nicht wiederkehrendes Merkmal. Andererseits ergeben sich auch Beziehungen zu den Tulasnellales (C).

Ordnung: **Auriculariales**, Ohrklappenpilze. Mit den Vertretern der Uredomycetidae haben die Auriculariales die querschnittige Phragmobasidie gemeinsam. Parasitische Gattungen ohne Fruchtkörper (z.B. *Herpobasidium*, *Helicobasidium*) weisen auf Beziehungen zu den Uredinales hin. Das Judasohr (*Auricularia auricula-judae*, Abb. 10-62A) ist hingegen mit seinen aus Holunderstämmen hervorbrechenden, gallertigen, dunkelbraunen, ohrmuschelförmigen Fruchtkörpern als abgeleitet anzusehen. Sie tragen auf ihrer glatten bis gefalteten, dem Substrat abgewandten konkaven Fläche das Hymenium. Die Basidien sind wie bei allen Auriculariales durch Querwände in 4 etagenförmig übereinander liegende Zellen geteilt, aus denen seitlich je ein Sterigma mit einer Meiospore hervorwächst (Abb. 10-62B, 10-48A). Bei manchen Auriculariales trägt die Basidie an ihrer Basis eine kugelige Anschwellung. In dieser ‚Probasidie‘, die eine Zeit lang das Ende der Paarkernhyphe bildet, findet die Kernverschmelzung statt; nach der Meiose wächst aus ihr die eigentliche Basidie hervor. Die Basidiosporen erhalten bei der Keimung – z.B. bei *Auricularia* – mehrere Querwände und bilden von jeder so entstandenen Zelle eine Mehrzahl von Konidien.- Hier anzuschließen sind die **Tulasnellales** (Abb. 10-48C).

Zu S. 685: Systematik der Agaricomycetidae mit Holobasidien

1. Ordnung: **Cantharellales**. Bekanntester Vertreter ist der als Pfifferling (*Cantharellus cibarius*; Cantharellaceae) geschätzte Speisepilz. Sein gestielt-hutförmiger Fruchtkörper hat ein Hymenophor aus dicken, vielfach miteinander verbundenen Leisten, und ein Hymenium mit lang gestreckten, stichischen Basidien, in denen also die Kernteilungsspindeln in der Längsachse der Basidie liegen. Als Pigmente treten u.a. Carotinoide auf, die sonst bei den höheren Holobasidiomyceten selten sind. Einige Arten haben fast ebene Hymenophore, so u.a. die Gattung *Clavulina* mit keulig-geweihförmigen Fruchtkörpern. *Hydnum repandum*, der Semmel-Stoppelpilz (Abb. 10-63D), zeichnet sich durch gestielt-hutförmige Fruchtkörper mit Stachelhymenophor aus.

2. Ordnungsgruppe: **Gomphanae**. Diese Ordnungsgruppe wird durch DNA-analytische Daten gestützt. Morphologisch herrscht eine beträchtliche Heterogenität, indem einerseits Arten mit keulig bis geweihartigen Fruchtkörpern (Gomphales mit *Gomphus*; *Ramaria*, Abb. 10-63A) andererseits aber auch mit gastroiden Fruchtkörpern (Geastrales, Phallales, Abb. 10-66A– C, G) eingeschlossen sind.

2.1 **Geastrales**. Die Fruchtkörper der Erdsterne (*Geastrum*, Abb. 10-66G) erhalten ihre charakteristische Gestalt, indem sich Teile der Exoperidie sternförmig ablösen und die kugelige papierartige Endoperidie mit der darin enthaltenen Glebamasse freigeben (G). Die Hyphen tragen an ihren Septen Schnallen (im Unterschied zu den Lycoperdalen, s.u.). Die Basidien sind bauchig angeschwollen; an ihnen werden die Sporen (oft mehr als 4) an kurzen Sterigmen abgegliedert.

2.2 **Phallales**. Die Fruchtkörper sind in ihren jungen Entwicklungsstadien von einer gallertigen Hülle umgeben, die später gesprengt wird und mit der Volva (Velum universale) mancher Blätterpilze vergleichbar ist. Die zunächst so umschlossene **Gleba** (s. 7.4. Ordnung) ist kammerig untergliedert und bildet bei der Reife eine tropfende, stinkende, die Basidiosporen enthaltende Masse. Diese wird bei vielen Vertretern durch streckungsfähige Achsenelemente (Receptaculum) herausgeschoben. Die Sporenausbreitung erfolgt durch Insekten, die durch den Geruch der Gleba und das z.T. lebhaft gefärbte **Receptaculum** angelockt werden. Hauptsächlich in den Tropen sind auffällige Formen (sog. ‚Pilzblumen‘) entwickelt.

Die heimische **Stinkmorchel**, *Phallus impudicus* (Abb. 10-66A), hat eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit der zu den Ascomyceten gehörenden Morchel, aber eine völlig andere Entwicklung und Struktur (analoge Konvergenz). Der junge, von der weichen weißen Hülle (Volva) umschlossene Fruchtkörper wird ‚Hexenei‘ genannt. Die Volva besteht aus einer äußeren und inneren häutigen Peridie und einer gallertigen Zwischenschicht. Die Fruchtkörperentwicklung kann an den aus dem Boden gelösten, außen weichen, innen harten Hexeneiern beobachtet werden: Das Receptaculum – im Inneren der jungen Fruchtkörperanlage bereits angelegt – streckt sich in wenigen Stunden bis zu etwa 15 cm Länge, sprengt dabei die als Becher zurückbleibende Hülle und hebt einen Hut empor. Dieser ist schon im Hexenei als eine glockenförmig den Stiel umgebende und außen von der Volva umschlossene Schicht angelegt. Der ‚Hut‘ besteht aus einer häutigen, gekammerten Trägerschicht und der darauf liegenden grünschwarzen, schleimigen, stinkenden Sporenmasse; er entspricht in seiner Gesamtheit der Gleba, nach anderer Ansicht z.T. einem Auswuchs des Receptaculums (Trägerschicht), z.T. der Gleba (Sporenmasse). Die Sporenmasse zerfließt und tropft von dem wabenförmig strukturierten Hut ab. Fliegen (Schmeiß-, Goldfliegen) verbreiten die Sporen endozoisch. Bei der tropischen *Dictyophora* entfaltet sich von der Stielspitze zunächst zwischen Stiel und Hut, dann sich nach unten kegelig erweiternd, ein Schleier („Schleierdame“).

Clathrus, Gitterpilz (Abb. 11-61C), und *Anthurus*, Tintenfischpilz (B), haben einen ähnlichen Entwicklungsgang bei der Fruchtkörperreifung, nur mit dem Unterschied, dass das rot gefärbte Receptaculum gitterförmig, bzw. in mehrere freie Arme aufgeteilt ist.

Die beiden vorausgegangenen Ordnungen scheinen innerhalb der Hymenomycetidae aufgrund des Baus und der Entwicklung der Fruchtkörper und des Fehlens von Hymenien recht isoliert zu sein.

3. Ordnung: **Hymenochaetales**. Die Hyphen sind hier durch braune, membranäre Farbstoffe (Styrylpyrone) pigmentiert. An den Hyphensepten fehlen Schnallen und im Hymenium fallen meistens spitz zulaufende, dickwandige, braun gefärbte Cystiden (= Seten) auf. Die Sporen sind glattwandig.

Die Gattungsgliederung spiegelt die auftretenden verschiedenen Fruchtkörperformen wider. Glatte Krusten, die teilweise kantenartig vom Substrat abstehen, bildet *Hymenochaete*. Mehrjährige Konsolen mit geschichtetem Porenhymenophor sind für die Gattung *Phellinus* kennzeichnend; im Querschnitt lässt der Fruchtkörper den Jahreszuwachs als Poren- und Tramaschichten erkennen (Abb. 10-63E). Die Röhren mit ihren porenförmigen engen Mündungen zeigen bei derartigen Fruchtkörpern (auch in anderen Ordnungen) positiv gravitropische Wachstumsrichtung von höchster Genauigkeit, ein Verhalten, welches den Sporenabwurf in der geschilderten Weise ermöglicht. *Coltricia* besitzt gestielt-hutförmige, zähe, ausdauernde Fruchtkörper mit Porenhymenophor.

4. Ordnung: **Russulales**. Die als Täublinge und Milchlinge bekannten Pilze sind durch häufig amyloides (s. Erläuterung bei Leotianae) Sporenornament sowie meist durch Nester kugeligter Zellen zwischen gestreckten Hyphen und durch Terpenoide führende Exkretionsorgane (Milchsafthyphen, in Vanillin-Schwefelsäure blauende Cystiden) unverwechselbar gekennzeichnet. Die Täublinge (*Russula*) mit ihren spröden, leicht splitternden Lamellen besitzen stickstoffhaltige, wasserlösliche Russupteridine als Farbstoffe. Die Milchlinge (*Lactarius*) scheiden bei Verletzung eine z.T. gefärbte Milch aus. Gleitende Übergänge verbinden die gestielt-hutförmigen, hymenialen Fruchtkörperformen mit unterirdischen (hypogäischen), gastroiden Typen der Ordnung.- Hier anzuschließen sind die auf morschem Holz wachsenden *Stereum*-Arten (Stereaceae). Bei ihnen ist der mehrschichtige Fruchtkörper z.T. von der Unterlage abgewendet und das Hymenophor ist glatt (Abb. 10-63B). Eine ähnliche Neubewertung der Verwandtschaftsbeziehungen muss auch für *Heterobasidion* (siehe Poriales) und *Albatrellus* (Schafporling) angenommen werden.

5. Ordnungsgruppe: **Aphylophoranae**. Soweit die Vertreter dieser Ordnungsgruppe ein Porenhymenophor ausbilden, werden sie als Porlinge bezeichnet.

5.1 **Polyporales**. Die namengebende Gattung *Polyporus* mit zähfleischigen, gestielt-hutförmigen Fruchtkörpern kann Fremdgegenstände (z.B. Äste, Grashalme) lediglich mit ihrem Porenhymenophor umwachsen. In Kulturen werden auch aus dem monokaryotischen Mycel, in diesem Falle haploide, Fruchtkörper gezogen. Bei *Dendropolyporus* (Abb. 10-63C) entspringen mehrere Hüte aus einem gemeinsamen, sich verzweigenden Stiel.

5.2 **Poriales**. Sie sind derzeit eine noch provisorische Ordnung. Die Mehrzahl der Arten ist auf die eine oder andere Weise in der Lage, mit ihren Fruchtkörpern Fremdgegenstände zu umwachsen. Das Hymenium liegt frei auf dem Fruchtkörper, es wird frühzeitig und gymnokarp gebildet und erhält mit der Vergrößerung des Fruchtkörpers immer neuen Zuwachs. Die Typusgattung *Poria* (Poriaceae) bildet flache, dem Substrat anliegende Krusten, die oberseits ein Porenhymenophor tragen. Bei *Corticium* (Corticaceae) ist das Hymenophor ohne besondere räumliche Feingliederung glatt und eben angelegt. Vom Substrat abstehende, lederig-korkige Fruchtkörper mit Porenhymenophor besitzen die auf Baumstämpfen häufigen *Trametes*-Arten (z.B. *T. versicolor*; der Schmetterlingsporling). Ein ebensolches Hymenophor bilden die konsolenförmigen, vieljährigen Fruchtkörper des Zunderschwammes, *Fomes fomentarius*, der besonders auf der Buche parasitiert. Beim Birkenporling (*Piptoporus betulinus*) ist das Innere der einjährigen Fruchtkörper (also die Trama) relativ weich. Das Hymenophor zeigt bei anderen Porlingen Übergänge von labyrinthartigen Gängen (*Daedalea quercina*, Eichenwirrschwamm) bis zu lamellenähnlicher Ausprägung (*Daedaleopsis tricolor*). Verschiedene Fruchtkörper und Hymenophore werden auch innerhalb der Gattung *Gloeophyllum* gebildet; der Zaunblättling (*Gloeophyllum sepiarium*) wächst mit vom Substrat abgehobenen Fruchtkörperkanten und hat ein lamellenähnliches Hymenophor, während die Fencheltramete (*G. odoratum*), durch fenchelähnlichen aromatischen Geruch kenntlich, an der Unterseite konsoliger Fruchtkörper ein Porenhymenophor besitzt. Die orangebraune Farbe der Fruchtkörper beider Arten kommt durch Trametin zustande. – *Heterobasidion annosus*, der Wurzelschwamm, verursacht Rotfäule (eine Sonderform der Weißfäule, Box 10-4) und wird jetzt aufgrund von Merkmalen in der Mikrostruktur und in der DNA eher zu den Russulales gestellt.

6. Ordnung: **Thelephorales**. Sie unterscheiden sich von den Poriales und Hymenochaetales durch ihre höckerigen, membranär pigmentierten Sporen, die mit meist paarweise angeordneten Warzen oder Stacheln ausgerüstet sind. Die Pilze speichern Thelephorsäure in Form von pigmentierten Auflagerungen auf den Tramahyphen. Von flachen, dem Substrat anliegenden Fruchtkörpern mit glattem oder stacheligem Hymenophor (*Tomentella*) führen Übergänge zu keulig-verzweigten und hutartigen Fruchtkörpern (*Thelephora*). Gestielt-hutförmige Fruchtkörper mit Stachelhymenophor sind u.a. für *Sarcodon* (z.B. Habichtspilz *S. imbricatus*), mit Porenhymenophor für *Boletopsis* bezeichnend. – Der Semmel-Stoppelpilz (*Hydnum repandum*, Cantharellales) ist mit seinem äußerlich zwar ähnlichen Stachelpilzfruchtkörper, bei jedoch völlig anderen mikroskopischen und chemischen Merkmalen nicht in diese Ordnung einzureihen (Konvergenz!).

7. Ordnungsgruppe: **Agaricanae** (incl. Lycoperdanae). Im Mittelpunkt stehen hier zunächst gestielt-hutförmige, kurzlebige, zum Umwachsen von Fremdkörpern nicht befähigte Pilze, die unterseits ein Lamellenhymenophor (Agaricales im weiten Sinne) ausbilden. Deutliche verwandtschaftliche Verbindungen solcher typischen

Blätterpilze zu Gattungen mit anders gestalteten Fruchtkörpern, etwa vom aphyllorphalen oder gastroiden Typ, haben zu einer neuen Konzeption der Ordnungen geführt.

7.1. Ordnung: **Schizophyllales**. *Schizophyllum* ist ein oft verwendetes Untersuchungsobjekt (Abb. 10-60L); das Hymenophor ist hier in Form längs gespaltener, hygroskopisch beweglicher, zäher Lamellen angelegt. Die Fruchtkörper können als Sammelfruchtkörper gedeutet werden, die aus einfachen becherförmigen Fruchtkörpern (so noch bei *Cyphellopsis*) zusammengestezt sind.

7.2. Ordnung: **Agaricales**. Sie sind in ihrer provisorischen Umgrenzung ein analoges Gegenstück zu den Poriales. Ihr endgültiger Umfang (in Mitteleuropa etwa 2000 Arten) wird sich an den Übereinstimmungen im Merkmalsbestand zur Typusgattung *Agaricus* (Champignon) bemessen. Bei vielen Vertretern dieser Gruppe wird das Hymenium im Inneren des Fruchtkörpers in schizogenen Höhlungen gebildet, bei dessen Entfaltung aber freigelegt. Neben dieser hemiangiokarpen kommt aber auch pseudoangiokarpe und gymnokarpe Entwicklung vor. Die Fruchtkörper sind kurzlebig und zersetzen sich bei einzelnen Gattungen (z.B. Tintlinge; *Coprinus*) bereits in wenigen Stunden nach ihrer Entstehung. Die Anlage des Hymenophors erfolgt nicht allmählich und von innen nach außen fortschreitend (so bei den Aphyllorphoranae), sondern auf einmal. Das Hymenophor hat meist die Gestalt blattartiger, radialer, senkrechter Lamellen, die im reifen Zustand die Unterseite des gestielten Hutes bekleiden. Das Grundgeflecht der Lamellen, die Lamellentrama, trägt außen eine aus kugeligen Zellen bestehende Schicht, das Subhymenium, welches schließlich vom Hymenium überkleidet wird. Das Hymenium setzt sich größtenteils aus Basidien unterschiedlicher Reife und vielfach auch aus Cystiden zusammen (Abb. 10-64C). Die Kernteilungsspindel liegt quer zur Längsachse der Basidien (Chiastobasidien). Zu dieser Ordnung gehören sowohl geschätzte Speisepilze, als auch gefährlichste Giftpilze. Im großen Maßstab wird der Champignon (*Agaricus bisporus*) als Speisepilz kultiviert. Die zwei Sporen (nicht 4!) seiner Basidien enthalten je zwei kompatible ‚+‘- und ‚-‘-Kerne; sexuelle Vorgänge sind demnach hier im Gegensatz zu den meisten anderen Agaricales für den Beginn eines neuen Lebenskreislaufes nicht erforderlich, und der Champignonzüchter kann ausschließlich mit dikaryotischer Brut vermehren. Gefährliche und heimtückische Giftpilze (Vergiftungserscheinungen erst 6–24 Stunden nach Verzehr!) sind verschiedene Arten der Gattung *Amanita*, besonders der Grüne und Kegelhütige Knollenblätterpilz (*A. phalloides* und *A. virosa*). Sie enthalten als Gifte cyclische Peptide (Ama- und Phallotoxine) und besitzen frei abgerundete, d.h. nicht mit dem Stiel verwachsene – im Unterschied zum Champignon – weiß oder weißlich bleibende Lamellen sowie eine sackförmige Scheide an der Stielbasis als Überbleibsel des Velum universale. Lamellenpilze mit gewissen Übereinstimmungen zum Merkmalsbestand der Polyporales (s. 5.1), etwa die Sägeblättlinge (*Lentinus*) und die Seitlinge (*Pleurotus*) werden heute wieder zu den Agaricales gestellt; *Pl. eryngii* bildet unter bestimmten Kulturbedingungen an Stelle eines Lamellenhymenophors unregelmäßige Poren aus.

Zu den Agaricales zählen auch *Kuehneromyces*, *Psilocybe*, *Armillaria*, *Omphalina*, *Clitocybe*, *Lepista*, *Strobilurus* u. *Termitomyces*.

7.3. Ordnung: **Boletales**. Nicht nur Röhrlinge vom Typ des Steinpilzes (*Boletus edulis*), sondern auch gewisse Lamellen-, Bauch- und Krustepilze werden aufgrund von Übergangsformen oder folgender Merkmale in diese Ordnung gestellt: pigmentierte, oft spindelige Sporen und/oder gegen die Hymenien divergierende Tramahyphen des Hymenophors, Pigmente vom Typ der Pulvinsäurederivate (z.B. Variogatsäure). Diese Pigmente bedingen bei Anwesenheit von Oxidasen die oft zu beobachtende Blauverfärbung der Fruchtkörper (Abb. 10-67). Die Evolution innerhalb der Ordnung nahm ihren vermutlichen Ausgang von Holzbewohnern (Braunfäule, Box 10-4) mit krustenähnlich dem Substrat anliegenden Fruchtkörpern und glatten (*Coniophora*) oder bereits faltig-wabigen Hymenophoren: *Serpula lacrymans*, der Hausschwamm, bildet bis zu 1 m² große, schnellwachsende, weichfleischige Fruchtkörper. Ebenfalls noch Holzbewohner sind Vertreter mit ungestielt muschelförmigen bis gestielt-hutförmigen, ein Lamellenhymenophor ausformenden Fruchtkörpern wie *Tapinella atrotomentosa*. Es folgt das Evolutionsniveau meist Mykorrhiza bildender Hutpilze mit Lamellen, Röhren oder einer dazwischen stehenden Ausbildung des Hymenophors. *Paxillus involutus* ist an verschiedene Bäume, *P. filamentosus* spezifisch an Erle als Mykorrhiza-Wirt (s. 8.2.3, Box 10-4) gebunden. Bei *Phylloporus* (Goldblatt) ist das Hymenophor lamellig, dabei aber durch zahlreiche Querverbindungen kammerig untergliedert. *Gomphidius* (Schmierling) hat zwar ausgeprägtes Lamellenhymenophor, jedoch die mikroskopischen und chemischen Merkmale der Röhrlinge. Die hier einzuordnenden Vertreter mit Röhrenhymenophor unterscheiden sich von entsprechend gebauten Formen anderer Verwandtschaftskreise (z.B. Polyporales mit *Polyporus*, Theleporales mit *Boletopsis*, Hymenochaetales mit *Coltricia*) u.a. durch: Kurzlebigkeit der fremde Gegenstände nicht umwachsenden Fruchtkörper, vom Hute abtrennbare Röhren, andere Mikromerkmale und Pigmente. Als Anpassung an vulkanische Böden, trockene Klimaperioden usw. ist schließlich die jüngste Entwicklung zu gastroiden Fruchtkörpern zu verstehen, die ebenfalls durchweg Mykorrhiza bilden und z.T. ernährungsphysiologisch stark spezialisiert sind. Die in Amerika beheimateten *Gastroboletus*-Arten lassen sich in einer Reihe mit kürzer werdendem Stiel, fortschreitender Desorganisation des Röhrenhymenophors, Schließung des Fruchtkörpers zwischen Hutrand und Stiel sowie unterirdischer Fruktifikation ordnen. In ähnlicher Weise dürften die ausschließlich hypogäischen Gattungen *Truncocolumella* und *Rhizopogon* abzuleiten sein.

Es folgen Ordnungen, innerhalb derer die typischen Bauchpilze („Gasteromycetes“, aber nunmehr ohne die Geastrales und Phallales) im Mittelpunkt stehen: Es sind dies Pilze mit zumindest jung geschlossenen, gastroiden, angiokarpen Fruchtkörpern, deren Hülle (Peridie) erst nach der Sporenreife in oft charakteristischer Weise aufplatzt oder zerfällt (Abb. 10-66E, F).

7.4. Ordnung: **Lycoperdales**. Die Vertreter dieser Ordnung sind unter dem Namen **Stäublinge** bekannt. Die kugeligen bis keuligen gastroiden Fruchtkörper leben nur in frühen Entwicklungsstadien unterirdisch. Sie sind außen durch eine meist zweischichtige Hülle geschützt, die sich in Exo- und Endoperidie gliedert. An reifen Fruchtkörpern wird die **Exoperidie** gesprengt; sie erscheint dann in Form von Körnern, Warzen oder Schollen der zähen, häutigen Endoperidie aufgelagert. Die **Endoperidie** öffnet sich vielfach mit einem scheitelständigen Porus. Das Innere des Fruchtkörpers ist zunächst gekammert, wobei die Kammern innen mit einem Hymenium ausgekleidet sind. Die Basidien sind kurz, keulig und tragen an auffallend langen Sterigmen kugelige Sporen; diese werden nicht aktiv abgeschossen, vielmehr durch Zerfall der Basidien befreit. Der sporenreife Fruchtkörper enthält lediglich eine pulverige Masse, die **Gleba**, welche aus unzähligen Sporen und **Glebafasern** besteht. Sie entsteht durch Zersetzung des Hymeniums und der sterilen Geflechte, wobei nur die Sporen und die Glebafasern (Capillitium) als Reste langer Tramaehyphen erhalten bleiben und die Gleba zusammensetzen. In manchen Gattungen ist der untere Teil des Fruchtkörpers steril (**Subgleba**). Häufig ist der in Wäldern wachsende Flaschenbovist (*Lycoperdon perlatum*), dessen keulige Fruchtkörper auf Druck wolkenartig stäubende, braune **Sporenmassen** freigeben. Bei dem Riesenbovist (*Langermannia gigantea*), dessen Fruchtkörper einen Durchmesser von 50 cm erreichen kann, führt die Gleba bis 7,5 Billionen Sporen. Würde sich jede Spore zu einem Fruchtkörper entwickeln, dann würde bereits in der 2. Tochtergeneration eine Pilzmasse erzeugt, die 800-mal so groß ist wie die der Erde.

Die eigentlichen **Boviste** (Arten der Gattung *Bovista*) wachsen vornehmlich auf Wiesen und Weiden; ihren Fruchtkörpern fehlt wie dem des Riesenbovists die sterile Subgleba. Der harte Kartoffelbovist (*Scleroderma*; Abb. 10-66D) gehört allerdings zu den Boletales (Pigmente, DNA!).

7.5. Ordnung: **Nidulariales**. Sie kapseln im Fruchtkörper Glebabereiche ab, die als ganze Einheiten, Peridiolen, ausgebreitet werden. Innerhalb der **Peridiolen** sind die Basidien in Hymenien angeordnet. Bei *Cyathus*, dem Teuerling, liegen die Peridiolen bei der Reife als winzige Scheibchen in der becherförmigen Peridie (10-66E). Der senfkorngroße Kugelschneller, *Sphaerobolus*, bildet eine einzige kugelförmige Peridiole, die durch plötzliche Umstülpung der inneren Exoperidienschicht bis zu 1 m weggeschleudert wird (F).

Verwandtschaftsbeziehungen der letzten beiden Ordnungen zu den unter den Agaricales aufgeführten Gattungen *Coprinus* und *Agaricus* (die Trennung der Ordnungen 7.4 und 7.5 gegenüber 7.2 ist also schwach!) sowie zu der an Eichenholz gebundenen Ochsenzunge (*Fistulina*) deuten sich an.

Zu S. 689: Gliederung der Deuteromycetes

1. **Sphaeropsidales**: Konidien in Perithezien-ähnlichen Behältern (Pyknidien) oder in kammerartigen Höhlungen gebildet. *Septoria apii* erzeugt den Sellerie-`Rost`. Hierher gehören auch *Fusicoccum* (s. 8.3.3) und *Lasiodiplodia* (s. 6.6.6.2).
2. **Melanconiales**: Konidien auf stromatischen Lagern entstehend. *Gloeosporium fructigenum* ruft die Bitterfäule der Äpfel hervor. (Zu *Sphaceloma* s. 6.6.3.1)
3. **Moniliales (Hyphomycetales)**: Konidien nicht auf stromatischen Lagern; an oft reich verzweigten Trägern gebildet, die einzeln stehen oder zu Bündeln (Koremien) vereinigt oder zusammen mit sterilen Hyphen zu Gallertlagern (Sporodochien) verbunden sind. Beispiele: *Aspergillus*, *Penicillium* in zahlreichen Arten; von manchen Konidienformen kennen wir die Zugehörigkeit zur Hauptfruchtform (s. Eurotiales). *Histoplasma*, *Trichophyton*, *Arthrobotrys*, *Dactylella* und *Dactylium* (Box 10-4) gehören ebenfalls hierher. *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici* bringt die Tomatenpflanzen zum Welken. (Siehe auch *Cercospora*, 7.6.4.1).
4. **Blastomycetales**: hefeartig sprossend ohne sexuelle Stadien, z.B. Cryptococcaceae (den Ascomycetes nahestehend) (*Candida* und *Torulopsis*, Box 10-4).
5. **Mycelia sterilia**: Mycelien, bei denen keinerlei Fortpflanzungszellen bekannt sind (z.B. Mykorrhizen, Sklerotien, Rhizomorphen).

Zu S. 693: Gliederung der Ascolichenes

1. Ordnung: **Caliciales**. In dieser Ordnung gibt es auch nicht lichenisierte Vertreter; die lichenisierten bilden Krusten-, Blatt- oder Strauchflechtenthalli. Die Apothecien sind meist deutlich gestielt. Die Asci zerfallen, sodass die Sporen mit den weiterwachsenden Paraphysen eine lockere Masse („Macaedium“) bilden. Die reifen

ein- bis mehrzelligen Sporen befinden sich meist zu jeweils 8 im Ascus. – *Calicium* vor allem auf Rinde, *Sphaerophorus* vorwiegend auf Silikatgestein.

2. Ordnung: **Ostropales**. Hierher gehören Krustenflechten mit Apothecien. Die farblosen amyloiden oder braunen Ascosporen sind quer- bis mauerförmig geteilt; sie befinden sich jeweils zu 1 bis 8 in den nicht amyloiden Ascis. Die Fruchtkörper entwickeln sich wie bei den Caliciales hemiangiokarp. Die entweder weit geöffneten und scheibenförmigen oder eng urnenförmig vertieften Apothecien sind in das Lager oder in Lagerwarzen eingesenkt.

3. Ordnung: **Graphidales**. Die Apothecien sind meist strichförmig, seltener rund, eingesenkt oder sitzend. Die Ascis stehen zwischen einfachen oder verzweigten Paraphysen. Die Algen gehören zu den Chlorococcales oder sind *Trentepohlia*-Arten. – *Graphis* in 300 Arten vorwiegend in den Tropen und Subtropen auf Baumrinde lebend; bei uns auf Buchenrinde die durch ihre runenförmigen Apothecien gekennzeichnete ‚Schriftflechte‘ (*Graphis scripta*, Abb. 10-70F).

4. Ordnung: **Lecanorales**. Die im Thallusbau sehr vielgestaltige und artenreiche Ordnung (mehrere Unterordnungen) ist gekennzeichnet durch runde, oft schüsselförmige Apothecien. Die Ascuswand ist meistens dickwandig, unitunicat (s. Ascomycetes), bei den Lichinineae prototunicat, bei den Peltigerineae zweischichtig. Die Photobionten sind Grünalgen (z.B. *Trebouxia*, *Coccomyxa*) und Blaualgen (z.B. *Nostoc*).

Ephebe-Arten (Lichinineae) bilden filzartig verwebte, schwarze Thallusfäden auf feuchtem Silikatgestein der Mittel- und Hochgebirge. *Collema* (Collematineae) ist durch gallertige, laubartige Thalli mit *Nostoc* als Symbionten gekennzeichnet; die Gallertflechten (Abb. 10-71A) leben auf Gestein und Erde vom Flachland bis in die nivale Region.

Die nun folgenden Gattungen innerhalb der Lecanorales haben heteromere Thalli. Dem Krustenflechten-Typus sind die Gattungen *Pertusaria*, *Rhizocarpon* („Landkartenflechte“, Abb. 10-70H) und *Lecidea* zuzuordnen. Krustig-schuppige bis rein laubförmige Lager haben *Xanthoria*-, *Acarospora*- und *Lecanora*-Arten; erstere mit oft gelb bis orange gefärbten Thalli an stickstoffreichen Standorten. *Acarospora sinopica* kommt auf schwermetallreichem Silikatgestein vor (s.a. Acarosporetum, 5.2.2.4). Laubflechten sind *Parmelia*- und *Physcia*-Arten. Zu den oft beträchtlich großen Peltigerineae (Schildflechten) zählen: *Peltigera* mit randständig schildförmigen Apothecien und z.T. Cephalodien; *Lobaria pulmonaria*, ein nur in reiner Luft gedeihender Epiphyt an alten Laubbäumen, vornehmlich im Gebirge; *Sticta* mit von Cyphellen durchlöcherter Thallusunterseite; *Solorina* mit flächenständigen Apothecien und vielfach im Lager auch mit Blaualgen, welche die Grünalgen oft weitgehend verdrängen können. Die Nabelflechten (Umbilicariineae; *Umbilicaria*; Thallus bis über 15 cm Durchmesser) gedeihen auf Silikatfelsen in Gebirgen der kalten und gemäßigten Zonen. Den Strauchflechten werden folgende Gattungen zugerechnet: *Alectoria*; *Ramalina*; *Letharia*; *Evernia*; *Anaptychia*; *Usnea* (Bartflechten, K) in langen Bärten (bis 8 m) von den Ästen der Bäume herabhängend; *Thamnia* (Wurmflechte, D) in allen Hochgebirgen und in den arktischen Gebieten; *Cladonia* und *Stereocaulon* (Cladoniineae; B, C) in großer Formenmannigfaltigkeit über alle Klimazonen verbreitet; hierher auch *Cetraria islandica*, das Isländische Moos.

5. Ordnung: **Pyrenulales**. Krustenflechten mit Peritheciolen von ascohymenialer Entwicklung. Die mehrzelligen Sporen liegen jeweils zu 8 in den Ascis, die zwischen fadenförmigen Paraphysen stehen. Photobionten sind *Trentepohlia*-Arten. – *Pyrenula* findet sich in vielen Arten auf Rinde, vor allem in den Tropen und Subtropen.

6. Ordnung: **Verrucariales**. Flechten mit sitzenden oder meist eingesenkten, ascohymenial sich entwickelnden Peritheciolen. Echte Paraphysen fehlen. Die keuligen oder zylindrischen Ascis enthalten 1–8 farblose oder braune Sporen. Algen: Chlorococcales. – Die vielen Arten von *Verrucaria* leben endo- bis epilithisch auf Kalkfels, einige Arten völlig oder zeitweise submers in Süßwasserbächen oder an Meeresküsten. Die schuppigen bis blättrigen Thalli von *Dermatocarpon*-Arten siedeln auf Felsen. *Endocarpon* besitzt mauerartig-vielzellige Sporen (wie in Abb. 10-45E).

Während in allen bisher genannten Ordnungen (1–6) die Fruchtkörper nach dem ascohymenialen Typ entwickelt werden, kommen bei den folgenden Ordnungen (7–8) Abweichungen von diesem verbreiteten Modus vor.

7. Ordnung: **Arthoniales**. Flechten von sehr verschiedenem Habitus (krustenförmig bis strauchig) mit runden (Apothecien) bis strichförmigen (Hysterothecien) Fruchtkörpern. Die keuligen bis eiförmigen Ascis enthalten zwei- bis mehrzellige Sporen. Algen: überwiegend *Trentepohlia*. – *Arthonia*, mit etwa 500 Arten vorwiegend in den Tropen lebend, besitzt dünne, krustige, meist rindenbewohnende Thalli mit rundlichen bis sternförmig gelappten Apothecien; diese unberandet und ohne Gehäuse. Die ebenfalls krustige *Opegrapha* mit runden bis strichförmigen, schwarzen Fruchtkörpern in sterilen Gehäusen ist in vielen Arten auf Rinde, Holz und Gestein weltweit verbreitet. *Rocella* (Abb. 10-70J) bildet strauchige Thalli und besiedelt vorwiegend Felsen an den Küsten wärmerer Meere.

Die 8. Ordnung: **Dothideales**. Diese Ordnung ist durch Pseudothecien gekennzeichnet, die in ihrer Entwicklung dem ascolocu-lären Typ folgen. Die Pilzhyphen sind lose mit verschiedenen Algen vergesellschaftet.

Zu S. 701: Systematik der Bangiophycidae

1. Ordnung: **Porphyridales**. In der Ordnung sind einzellige, z.T. koloniebildende Formen zusammengefasst. Geschlechtliche Fortpflanzung ist unbekannt. Bei der häufigen Erdalge *Porphyridium purpureum* sind zahlreiche Einzelzellen in Gallerte vereinigt.

2. Ordnung: **Bangiales**. Die Ordnung enthält fädige (z.B. *Bangia*) oder blattartige (z.B. *Porphyra*) Formen. *Erythrotrichia* bildet unverzweigte Zellfäden, in denen vegetativ Monosporocysten und daraus je eine Monospore entstehen können. Die Monosporen sind zunächst nackt und amöboid beweglich. Aus ihnen keimen neue *Erythrotrichia*-Fäden aus. Bei *Porphyra* (Purpuralge) sind die Karpogone meist nicht von vegetativen Zellen unterscheidbar. Nach der Befruchtung durch Spermastien soll sich die diploide Zygote nach mehreren Mitosen direkt in eine Anzahl von diploiden Karposporen aufteilen; die Karposporophytengeneration fehlt also oder ist jedenfalls stark reduziert. Die Karpospore keimt zu einem fädigen, wahrscheinlich weiterhin diploiden Gebilde aus, das sich in das Kalkgehäuse von Muscheln und Seepocken einbohrt; damit wird die sog. *Conchocelis*-Phase, die als Sporophytengeneration gedeutet wird, etabliert. Sie endet mit der Bildung von Conchosporen (Tetrasporen homolog), nachdem offensichtlich die Reduktionsteilung stattgefunden hat. Die *Conchocelis*-Phase ist an den europäischen Küsten weit verbreitet. – Hierher gehört möglicherweise *Cyanidium caldarium*, für das auch eine Verwandtschaftsbeziehung zu den Blaualgen (Cyanobakterien) diskutiert wird.

Zu S. 701: Systematik der Florideophyceae

1. Ordnung: **Nemalionales**. Auxiliarzellen fehlen. Die Ordnung ist in Mitteleuropa durch die vorwiegend in schnell fließenden, schattigen Quellbächen wachsende Froschlaichalge *Batrachospermum* vertreten, in Form bräunlicher bis olivgrüner, in Gallerte gehüllter, laichähnlicher Massen.

Batrachospermum zeigt einen vom Normaltypus abweichenden haplobiontischen Entwicklungsgang. Es setzt sich auch durch das Vorkommen im Süßwasser, und zwar meist in schnell fließenden Bächen hoher Gewässergüte, von den meisten übrigen Rotalgen deutlich ab.

Rhodochorton investiens, eine auf *Batrachospermum* epiphytisch lebende Rotalge, entwickelt sich demgegenüber in einem normalen diplobiontischen Zyklus; Gametophyt und Tetrasporophyt gleichen einander in diesem Fall weitgehend. Das nahe verwandte marine *Rhodochorton purpureum* ist haplobiontisch, mit zweigliedrigem Generationswechsel, da die Karposporophytengeneration ausfällt und das befruchtete Karpogon direkt zum Tetrasporophyten auswächst; dieser bleibt mit dem gleichgestalteten Gametophyten verwachsen.

Eine weitere Süßwasseralge dieser Ordnung ist *Lemanea*, während *Nemalion*, *Bonnemaisonia* (Abb. 10-77C, D) und *Gelidium* im Meer leben. Letztere ist in ihrer systematischen Stellung umstritten, da als Auxiliarzellen zu interpretierende Zellen auftreten.

2. Ordnung: **Cryptonemiales**. Die Auxiliarzellen werden vor der Befruchtung an besonderen Zweigbüscheln angelegt. Bei den Corallinaceae (*Corallina*, *Lithothamnion*, *Lithophyllum*) sind die Zellwände mit Calcitkristallen inkrustiert (Korallenriffbildung); fossile Vertreter sind als Gesteinsbildner von Bedeutung. Hierher gehört auch *Melobesia* (Abb. 10-74B) mit Thallus nach dem ‚Springbrunnen-Typus‘.

3. Ordnung: **Gigartinales**. Eine normale interkalare Zelle des Thallus wird zur Auxiliarzelle. Zu dieser Ordnung gehören das kammartig gefiederte *Plocamium*, die nach dem Springbrunnen-Typ gebaute *Furcellaria* (Abb. 10-74A) und der flächig gabelige *Chondrus*.

4. Ordnung: **Rhodymeniales**. Die Tragzelle des Karpogons schnürt vor der Befruchtung eine Tochterzelle und diese wiederum die Auxiliarzelle ab. Das Karpogon entspringt einem Prokarp (aus Tragzelle, Tochterzelle, Auxiliarzelle und Karpogonast), das nach der Befruchtung zum Cystokarp wird. Hierher ist die im Atlantik häufige *Rhodymenia* mit blattähnlichem Thallus zu stellen.

5. Ordnung: **Ceramiales**. Die Auxiliarzelle wird nach der Befruchtung des Karpogons von der Tragzelle des Karpogonastes abgeschnürt. Prokarp (hier aus Tragzelle, Auxiliarzelle und Karpogonast) und Cystokarp treten ebenso wie in der vorigen Ordnung auf. Der Lebenszyklus entspricht dem eingangs geschilderten Grundschema (Abb. 10-76A). Der Thallus ist nach dem Zentralfadentypus aufgebaut und besteht aus reichlich verzweigten, oft berindeten Zellfäden.

Besonders reich gegliedert ist *Delesseria sanguinea* des Atlantischen Ozeans. Ihre blattähnlichen, einer Basalscheibe entspringenden Thallusteile sind mit Mittel- und Seitenrippen versehen; im Herbst gehen die Spreiten zugrunde, die Hauptrippen aber bleiben als Achsen bestehen, um im nächsten Frühjahr neue Thallusblätter zu treiben. Zu den Ceramiales gehören *Grinnellia* (Abb. 10-75A), *Platysiphonia* (Abb. 10-77E) sowie die in der Nord- und Ostsee lebenden Gattungen *Polysiphonia*, *Ceramium* und *Plumaria*.

Zu S. 704: Systematik der Dinophyta

Die einzige Klasse Dinophyceae enthält 4 Ordnungen. Die **Dinophysiales** (1) haben eine Wand, deren zwei Hälften (Epicone und Hypocone) zusätzlich durch einen Längsspalt untergliedert werden; Längs- und Querrinne werden oft durch weit vorspringende Leisten gesäumt (*Ornithocercus* Abb. 10-80C). – Bei den **Peridinales** (2) ist die Zelle entweder einfach behäutet (Gymnodiniaceae, B) oder von Celluloseplatten panzerumhüllt (Peridiniaceae mit *Peridinium* und *Ceratium*, A, D– J). Bei marinen Arten finden sich sackförmige ‚Pusulen‘, die mit einem engen Kanal in die Geißelspalte münden; ihre Funktion ist noch ungeklärt. – Die kokkale Organisationsstufe wird durch die **Dinococcales** (3), die trichale durch die **Dinotrichales** (4), mit jeweils wenigen Gattungen repräsentiert.

Zu S.705: Systematik der Haptophyta

In dieser Abteilung sind 250 Arten in rund 45 Gattungen bekannt. Im Süßwasser wurden nur wenige Arten gefunden. Die **Haptophyceae** bilden die einzige Klasse der Abteilung.

1. Ordnung: **Prymnesiales**. Sie sind durch ein meist sehr langes Haptonema gekennzeichnet. Die Zellen sind in zwei Schichten mit nur elektronenoptisch sichtbaren Polysaccharidschüppchen bedeckt (Abb. 10-82A). Die Schüppchen fallen durch ihre radiäre Speichenstruktur auf; diejenigen der äußeren Schicht haben zudem einen emporstehenden Rand. *Chrysochromulina* hat ein sehr langes Haptonema, das bis zu 5mal so lang wie die Geißeln ist. Neben autotropher Ernährung ist auch Phagotrophie möglich, bei der beispielsweise ganze *Chlorella*-Zellen aufgenommen werden. Die Zellen können in eine amöboide Phase übergehen. Die **Fortpflanzung** geschieht durch Längsteilung von begeißelten oder durch Aufteilung von amöboiden Zellen in mehrere Tochterzellen. – *Prymnesium*-Arten verfügen über ein kürzeres, *Chrysochromulina*-Arten über ein längeres Haptonema. *Prymnesium parvum* heftet sich mit seinem Haptonema an den Kiemen von Fischen fest und bewirkt bei Massenvorkommen in salzhaltigen Teichen durch Ausscheiden eines Toxins (ebenso wie *Chrysochromulina polylepis*) **Fischsterben**.

2. Ordnung: **Coccolithophorales**. Das Haptonema ist kurz oder kann auch vollständig fehlen (Abb. 10-82B). Die Zellen tragen auf dem Plasmalemma zwei Schichten feiner Polysaccharidschüppchen. Eine weitere nach außen folgende Schicht ist von sehr mannigfaltig gestalteten Schalen, Plättchen oder Stäbchen (**Coccolithen**) besetzt. Diese werden ebenfalls in Golgi-Vesikeln zunächst als Celluloseplättchen angelegt, auf die dann in erstaunlicher, artspezifischer Formenmannigfaltigkeit Calcit abgelagert wird. Die nach außen geschobenen Coccolithen bilden einen regelrechten Panzer um die Zelle. In dieser Ordnung kennt man auch durch Geißelverlust unbeweglich gewordene Arten (*Coccolithus pelagicus*) bzw. einen Wechsel von begeißelten zu sessilen Stadien (*Syracosphaera*). *Hymenomonas carterae* pflanzt sich in einem heteromorphen **Generationswechsel** fort, wobei der gegenüber dem Sporophyten stärker entwickelte Gametophyt die Gestalt verzweigter Fäden hat. Die Coccolithophorales (bzw. ihre Coccolithen) sind **fossil** vom Jura ab bekannt (Abb. 10-82C), stellen wichtige Mikroleitfossilien dar (128 Gattungen) und haben einen wesentlichen Anteil an der Bildung bestimmter **Kalksedimente** mit bis zu 800 Millionen Coccolithen in 1 cm³ Gestein (Verwendung s. Box 10-5).

Zu S.706: Systematik der Chrysophyceae

1. Ordnung: **Chrysoomonadales**. Die goldbraun gefärbten Einzeller sind begeißelt (Abb. 3, 10-83). Manche Gattungen bilden innerhalb ihrer Zellen endogene Cysten mit meist verkieselter Wand und Stöpselverschluss (D, E). Bei den im Süßwasserplankton häufigen Gattungen *Uroglena* (Abb. 10-83F) und *Synura* bilden zahlreiche Zellen in strahliger Anordnung ein kugelförmiges Coenobium (monadale kolonienbildende Form); bei *Synura* sind die Zellen mit zarten Kieselpplättchen bedeckt (Abb. 10-83G). Bei *Mallomonas* tragen die Kieselschuppen lange Schwebefortsätze. Das im Süßwasser und im Meer häufige *Dinobryon* (Abb. 10-83H) erzeugt um seine lang gestreckten Zellen unter kreisender Bewegung Cellulosegehäuse; nach der Teilung setzen sich die Tochterzellen am Rand des Muttergehäuses fest und bilden neue Gehäuse aus, sodass buschig verzweigte Coenobien entstehen. Zur Kopulation schwimmen zwei einzelne Zellen samt Becher aufeinander zu, verschmelzen und bilden eine verkieselte Cystozygote. *Ochromonas* (Abb. 10-83A– E) und *Monas* sind einander ähnliche Gattungen; letztere hat allerdings Chromatophoren und autotrophe Lebensweise eingebüßt. Heterotroph sind auch die Craspedomonadaceae (‚Choanoflagellata‘); durch Geißelschlag wird Nahrung (Detritus, Bakterien) in einen plasmatischen Kragen geschwemmt, der am oberen Ende der Zelle sitzt.

Nur im Meer kommen die nackten Silicoflagellaten vor, die in einer

2. Ordnung: **Dictyochales** zusammengefasst werden. Sie bilden ein zierliches, im Zellinneren liegendes Kieselskelett, z.B. *Distephanus*, Abb. 11-75A. Fossil sind sie seit der mittleren Kreide bekannt.

3. Ordnung: **Chrysocapsales**. Bei dieser Gruppe leben die Zellen im vegetativen Zustand unbeweglich in Gallertcoenobien (kapsale Organisationsstufe). Die moosartigen Lager von *Hydrurus* sind in kalten Gebirgsbächen auf Steinen festgewachsen (Abb. 10-84B).

4. Ordnung: **Chysostrichales**. Hier sind die Zellen zu einfachen oder verzweigten Fäden verbunden, wie z.B. bei dem im Süßwasser vorkommenden *Phaeothamnion* (trichale Organisationsstufe; Abb. 10-84E). Die Schwärmer dieser Algen verlieren unter besonderen Bedingungen ihre Geißeln, umgeben sich mit einer dicken Hülle und vermehren sich durch Teilung („Palmella-Stadium“; Abb. 10-84G). *Stichochrysis immobilis* hat die Fähigkeit, begeißelte Schwärmer zu bilden, gänzlich verloren, ebenso wie viele Vertreter der folgenden Klasse.

Zu S.708: Bacillariophyceae, Vertreter der Pennales

Die durch ihre Schiffchen-Form gekennzeichnete Gattung *Navicula* ist mit etwa 500 Arten in allen Gewässern verbreitet; die ähnliche linear-elliptische *Pinnularia* (Abb. 10-85A–C) bevorzugt Süßwasser. Das schwach S-förmig gebogene *Pleurosigma* kann mit seiner sehr feinen Schalenstruktur (Abb. 10-86) als Testobjekt zur Prüfung von Mikroskopobjektiven dienen. Bei den vorwiegend limnischen Gattungen *Diatoma*, *Tabellaria* (Abb. 10-85G), *Fragilaria* u.a. bilden die Zellen lange Ketten, bei *Asterionella* (F) sternförmige, bei *Meridion* fächer- bis kreisförmige Kolonien. Manche Arten der Gattung *Synedra* schweben frei im Wasser, andere sitzen, durch Gallertpolster angeheftet, auf größeren Algenfäden (E). Bei der ebenfalls sessilen *Licmophora* bleiben die Zellen nach der Teilung aneinander haften, sodass an Gallertstielen bäumchenförmige Kolonien entstehen (D). – Weitere, an anderer Stelle erwähnte, hierher zu stellende Gattungen sind: *Surirella* (Box 10-6), *Nitzschia* (s. 12.8), *Gomphonema* (Abb. 10-86E) und *Rhopalodia* (Abb. 10-88).

Zu S. 713: Zur Systematik der Phaeophyceae

Die Klasse gliedert sich in 11 Ordnungen, von denen folgende weniger bedeutende nicht näher besprochen werden: **Chordariales** (mit *Chordaria* und *Leptonema*; *Elachista* als Epiphyt auf *Fucus* mit vegetativer Diploidisierung im Gametophyten); die **Desmarestiales** (nachträgliche Vereinigung von Fäden zu einer pseudoparenchymatischen Rinde; heteromorpher Generationswechsel), **Dictyosiphonales** (parenchymatischer Thallus), **Scytosiphonales** [pseudoparenchymatische krustenförmige Mikrothalli (Sporophyt?) wechseln im Lebenskreislauf mit parenchymatischen Megathalli (Gametophyt?) ab], **Sporochneales** und **Sphacelariales** (z.B. *Halopteris*; von den Ectocarpales u.a. durch Besitz einer Scheitelzelle verschieden).

Zu S. 728: Systematik der Bryopsidophyceae

1. Ordnung: **Bryopsidales**: Die Arten dieser Ordnung besitzen keine der Stärkebildung dienenden Amyloplasten. Die namensgebende Gattung *Bryopsis* bildet aus kriechenden dem Substrat anliegenden Schläuchen aufsteigende Äste, die unten baumförmig, nach oben zu fiederig verzweigt sind. Der Lebenszyklus ist haplontisch. Die Zellwand der haploide Gameten bildenden Pflänzchen besteht hauptsächlich aus Xylan, die der Zygote überwiegend aus Mannan. – *Derbesia* (*Halicystis*) kommt an der Atlantikküste vor.

Die **Codiaceae** bilden z.T. mehr als meterlange Thalli (z.B. manche *Codium*-Arten; Abb. 10-113C, D) aus einem Geflecht verzweigter, querwandloser Schläuche, die durch Zellwandringe versteift sind. Die Zellwand besteht überwiegend aus einem Mannan. Die Codiaceen sind fossil bereits aus dem älteren Paläozoikum bekannt.

2. Ordnung: **Halimedales**: Die Zellen führen in dieser Ordnung sowohl Chloroplasten als auch Amyloplasten. Die Zellwände enthalten kein Mannan.

Die **Caulerpaceae** mit der formenreichen, in wärmeren Meeren verbreiteten Gattung *Caulerpa* bilden eine farblose, kriechende, bis 1 m lange Hauptachse, die einerseits Rhizoiden in den Boden entsendet, andererseits mannigfaltig gestaltete, grüne Thalluslappen trägt, die mehrere Dezimeter groß werden können (Abb. 10-113A). Die großen Pflanzen bestehen aus einer einzigen, vielkernigen Riesenzelle, deren Außenwand im Inneren lediglich durch mehrfach verzweigte balkenartige Verstrebungen gestützt wird. Die Zellwand enthält überwiegend Xylan. Ob bei der Bildung der Gameten – sie werden in grünen Wolken entlassen, worauf die entleerten Pflanzen absterben – die Meiose stattfindet, ist ungewiss.

Bei der in wärmeren Meeren verbreiteten Gattung *Halimeda* (B) sind die scheibenförmigen Thallusglieder mit Kalk inkrustiert.

Zu S.751: Systematik der Marchantiopsida

Das ebenfalls auf Felsen und feuchter Erde häufige *Conocephalum conicum* (Conocephalaceae) ist *Marchantia* im Thallusbau ähnlich, besitzt aber einfacher gebaute Atemöffnungen und keine Brutbecher. Die Spermatozoiden werden aus dem Antheridienstand durch Turgordruck mehrere Zentimeter hoch herausgespritzt. *Lunularia* (Lunulariaceae) hat halbmondförmige Brutbecher und ungestielte Antheridienstände. Bei dem kleinsten Vertreter, *Monocarpus sphaerocarpus* (Monocarpaceae; Australien), trägt ein stark reduzierter Thallus ein einziges, kugeliges Sporogon, das von einer relativ gut entwickelten Hülle umschlossen ist.

Die Familie der Ricciaceae zeigt einen einfacheren Bau (Abb. 10-130). Die Gabelteilungen des Thallus mittels 2schneidiger Scheitelzellen (Abb. 10-131) folgen meist rasch aufeinander, so dass kleine Rosetten entstehen (Abb. 10-130A). Bei einigen Arten ist der Thallus gekammert und besitzt einfache Öffnungen; bei den meisten aber löst sich der Thallus oberseits in vertikale Zellreihen auf, die mit einer größeren, farblosen Zelle enden (C). Die Gametangien sind ebenso wie der stiel- und fußlose Sporophyt in den Thallus eingesenkt (C). Die meisten *Riccia*-Arten sind Erdbewohner (A); die dichotom-bandförmige *R. fluitans* (B) lebt submers, *Ricciocarpos natans* schwimmt wie Wasserlinsen auf der Wasseroberfläche.

Zu S.752: Zur Systematik der Jungermanniopsida

1. Ordnung: **Metzgeriales**. Der mit einer Scheitelzelle wachsende, meist gabelig verzweigte Thallus ist aus einer oder mehreren Schichten gleichartiger Zellen aufgebaut; bei einigen Arten besitzt er eine aus verlängerten Zellen bestehende Mittelrippe (Abb. 10-132A, B), bei *Symphyogyna* sogar einen primitiven Zentralstrang.

Fossombronia ist durch zwei Reihen schräg inserierter, am Grunde mehrschichtiger Blättchen gekennzeichnet. Wir haben hier somit eine zwischen thallosen und beblätterten Formen vermittelnde Entwicklungsreihe vor uns. Die Archegonien entwickeln sich hinter der (weiterwachsenden) Scheitelzelle; die von einem Perichaetium umgebenen Sporophyten sitzen auf dem Thallus (A) oder auf kurzen Seitenästen („anakrogyn“). Bei einigen Gattungen haften die Elateren in pinselförmigen Gruppen an den oberen Enden der Kapselklappen (*Metzgeria*, A) oder in der Mitte der Kapselbasis (*Pellia*). Die meisten Gattungen der etwa 500 Arten umfassenden Ordnung, z.B. *Riccardia*, *Pellia*, *Fossombronia*, leben auf feuchtem Erdboden, *Metzgeria* dagegen wächst an schattigen Felsen oder als Epiphyt auf Laubholzrinden.- Die Gattung *Blasia* (Abb. 10-132 C) steht nach neuesten Untersuchungen isoliert zwischen Jungermanniopsida und Marchantiopsida und gehört somit strenggenommen einer eigenen **Klasse (Blasiopsida)** an. Bei *Blasia* ist der mit flaschenförmigen Brutkörperbehältern besetzte Thallus am Rande in blattartige Lappen zerteilt und trägt unterseits kleine Schuppen.

2. Ordnung: **Calobryales**. Die aufrechten Stämmchen tragen drei Reihen gleichartig gebauter Blättchen und wurzeln im Substrat mit fleischigen, verzweigten ‚Rhizomen‘, die keine Rhizoiden besitzen, aber endotroph lebende Pilze führen (Mykorrhiza). Das z.T. auch in Europa vorkommende *Haplomitrium* hat flache, am Grunde mehrschichtige Blättchen und einen Zentralstrang im Cauloid.

3. Ordnung: **Jungermanniales**. Die vorwiegend tropischen, meist kleinen, auf Erde oder an Baumstämmen, in den Tropen auch auf Blättern von Waldbäumen lebenden Jungermanniales machen mit rund 9000 Arten (in Mitteleuropa 250) etwa 90 % der Lebermoose aus. Sie zeigen eine deutliche Gliederung in ein niederliegendes oder aufstrebendes, verzweigtes, dorsiventrales Stämmchen und einschichtige Blättchen ohne Mittelrippe, die in zwei Zeilen an den Flanken des Stämmchens mit schiefer Stellung ihrer Spreiten angeordnet sind (Abb. 10-132D–J). Das Stämmchen besitzt im Innern kein Leitgewebe. Die Jungermanniales haben weder Luftspalten (wie die Marchantiales) noch echte Spaltöffnungen (wie die Anthocerotales).

Zu den Jungermanniales gehören auch: *Scapania*, *Lophozia* und *Trichocolea* (Abb. 10-132); *Lophocolea* (s. 6.1); *Cephalozia* (Abb. 7-38).

Zu S. 763: Systematik der Bryopsida, Bryidae

1. Überordnung: **Polytrichanae**. Peristom noch aus ganzen hufeisenförmigen Zellen oder aus gestreckten Faserzellen bestehend. Achse akrokarp, mit hochdifferenziertem Leitgewebe (geschlossenes Wasserleitungssystem). Die unterirdischen ‚Rhizome‘ unterscheiden sich von den oberirdischen Teilen des Gametophyten durch die annähernd radiäre Anordnung der wasserleitenden Hydroiden und erinnern darin an den Bau der Wurzeln der zweikeimblättrigen Blütenpflanzen. Blättchen oberseits mit chloroplastenreichen, längs verlaufenden Zellbändern („Assimilationslamellen“, Abb. 10-139A).

1.1 Ordnung: **Dawsoniales**. Stattliche, bis zu 70 cm hohe Rasen in Australien und anderen Gebieten der Südhemisphäre bildend.

1.2 Ordnung: **Polytrichales**. Kapselöffnung im Unterschied zu den Arten der vorigen Ordnung zunächst durch eine Membran (Epiphragma) verschlossen. *Polytrichum* (Abb. 10-147T) mit nadelförmigen Blättchen, bis 40 cm

hoch, auf Wald- und Moorboden. *Pogonatum* mit ausdauerndem Protonema. *Atrichum undulatum* mit welligen, zungenförmigen Blättchen ein häufiges Waldbodenmoos.

2. Überordnung: **Dicrananae**. Das Peristom ist, falls nicht vollständig zurückgebildet, einfach (Haplolepidae), die Wuchsform überwiegend akrokarp.

2.1 Ordnung: **Dicranales**. Peristom gewöhnlich aus 16 zweischenkligen Zähnen bestehend. *Dicranum* häufig mit sichelförmigen Blättchen auf Waldböden. Bei *Leucobryum* hat die das Blatt fast ganz ausfüllende Rippe zweierlei Zellen: grüne lebende und tote wasserspeichernde (Abb. 10-148). Auf saurem Waldhumus. Hierher auch *Archidium* (Abb. 10-147A) mit ungestieltem Sporogon, ohne Deckel und ohne Peristom. Die Kapselwand öffnet sich unregelmäßig durch Verwesung (Kleistokarpie).

2.2 Ordnung: **Fissidentales**. Blättchen zweizeilig angeordnet und mit Rückenflügel; bei uns mit den Gattungen *Fissidens* (Abb. 10-147C,D) und *Octodiceras* vertreten.

2.3 Ordnung: **Pottiales**. Blattzellen an ihrer Außenseite mit zapfenförmigen Zellwandverdickungen („Papillen“). *Tortula* mit langem, gedrehtem Peristom (Abb. 10-147F). *Eucladium* (s. Vorkommen der Moose) bildet meist kalkinkrustierte Polster.

2.4 Ordnung: **Grimmiales**. Überwiegend polsterförmige Gesteinsbesiedler. Ohne die Merkmale der beiden vorausgehenden Ordnungen. Blättchen, z.B. *Grimmia* (Abb. 10-147H) und *Rhacomitrium*, häufig in farblose Haare oder Glasspitzen auslaufend.

Die folgenden Überordnungen sind durch doppeltes Peristom (Diplolepidae) gekennzeichnet. Die Vertreter der

3. (Über)ordnung: **Bartramiales** haben akrokarpe Wuchsform. Die Kapseln, z.B. *Bartramia* und *Timmia*, sind meist geneigt, keulenförmig und fast kugelig, gefurcht. Die

4. (Über)ordnung: **Funariales** ist bei uns durch die weltweit verbreitete, häufig auf Brandstellen wachsende *Funaria hygrometrica* (Abb. 10-147J) vertreten. Es handelt sich um akrokarpe Erdmoose mit großen glatten Blattzellen. *Splachnum luteum* (Abb. 10-147K), wie andere Arten der Gattung auf Wiederkäuermist wachsend, ist diözisch und durch die auffallend gefärbte scheibenförmige Apophyse am Sporogon gekennzeichnet. Die Pflänzchen haben gedrungenen Wuchs und größere Blättchen als die , und ihre Archegonien sind von anliegenden Hüllblättern (spreizend) umgeben, sodass eine Knospe entsteht. Bereits die Protonemen zeigen Geschlechtsdimorphismus. Bei *Ephemerum* ist das Protonema ausdauernd.

5. (Über)ordnung: **Bryales**. Die inneren Zähne des doppelten Peristoms sind hier hoch differenziert (Abb. 10-147N), und es gibt Übergänge von der akrokarpen zur pleurokarpen Wuchsform sowie zwischen parenchymatischem und prosenchymatischem Blattzellennetz. Deuter geteilt.

Hierher zählen *Bryum*, *Rhodobryum* (Abb. 10-147L) mit großem Blattschopf und die häufigen Waldbodenmoose aus der Gattung *Mnium* und *Rhizomnium* (Abb. 10-137), sowie *Mittenia plumula* (Australien, Tasmanien, Neuseeland), dessen Protonema Licht sammelt und reflektiert (vgl. ‚Leuchtmoos‘). Bei der

6. Überordnung: **Hypnanae** überwiegt die pleurokarpe Wuchsform. Das Blattzellennetz ist prosenchymatisch. Die Blattrippe (falls vorhanden) ist anders als bei den Arten der vorausgehenden Gruppen homogen, d.h. aus einer Sorte von Zellen aufgebaut.

6.1 Ordnung: **Neckerales**. Das innere Peristom der aufrechten Kapseln ist meist rückgebildet. *Climacium* (Abb. 10-147P) mit bäumchenförmiger Verzweigung. Die in den Tropen häufige epiphytische *Papillaria* (S) und verwandte Gattungen bilden ‚Hängeformen‘. *Fontinalis* (s. Vorkommen der Moose) ist an das Leben im Wasser angepasst. *Macromitrium*-Arten bilden in den Sporenkapseln kleinere und größere Sporen (vgl. Heterosporie). – Hierher ist auch *Orthotrichum* zu stellen.

6.2 Ordnung: **Hookeriales**. Das Peristom ist reduziert; die Blättchen besitzen große Zellen und sind flach ausgebreitet; z.B. *Hookeria lucens* auf feuchtem Waldboden.

6.3 Ordnung: **Hypnales**. Das innere Peristom ist hochdifferenziert. Die langen Seten münden in meist geneigte Kapseln. *Brachythecium*, *Hypnum*, *Hylocomium* (Abb. 10-147Q), *Pleurozium* und *Plagiothecium* mit zahlreichen auf Waldböden häufigen Arten; zu *Cratoneuron* (R) gehören wichtige Kalktuffbildner.

Die systematische Stellung der folgenden Ordnungen ist derzeit noch ungeklärt.

7. Ordnung: **Buxbaumiales**. Protonema langlebig, chlorophyllreich, größtenteils die Ernährung des Gametophyten und Sporophyten übernehmend. Bei *Buxbaumia* kann der weitgehend rückgebildete Gametophyt (Geschlechtsdimorphismus; Abb. 10-141A–C) wenig zur Ernährung des physiologisch selbstständigen, mit Assimilationsgewebe gut ausgerüsteten Sporophyten beitragen. Bei *Diphyscium* (D) sitzt eine ungestielte Sporenkapsel in einer Rosette aus grünen Blättchen.

8. Ordnung: **Tetraphidales**. Die vier Peristomzähne bestehen aus Bündeln von Zellreihen. *Tetraphis pellucida* (Abb. 10-147M–O) häufig auf morschem Holz.

9. Ordnung: **Schistostegales**. Die einzige Art der Ordnung, das ‚Leuchtmoos‘ *Schistostega pennata* (Abb. 10-146), ist gekennzeichnet durch die sekundär zweizeilig gestellten Blättchen, das Fehlen eines Peristoms und das

ausdauernde Protonema, das sich durch mehrzellige Brutkörper vermehrt. Das Protonema wächst in Felshöhlen und Erdlöchern und bildet kugelförmige Zellen aus, durch die das einfallende Licht gesammelt und teilweise reflektiert wird (E, H). Die Blättchen des Gametophyten sind anfangs quer inseriert und schraubig angeordnet, stellen sich aber im Laufe ihrer Entwicklung vertikal und in eine Ebene senkrecht zum Lichteinfall (A, B).

Zu S. 793: Systematik der Filicophytina

In den ersten drei Ordnungen (1–3) fehlt an den Sporangien der Anulus oder er verläuft quer (Abb. 10-182A, B).

1. Ordnung: **Osmundales**. Die Sporangien stehen nicht in Sori und besitzen keinen Anulus; eine Gruppe verdickter Zellen bewirkt das Aufreißen am Scheitel (Abb. 10-182A). Indusium und Spreuschuppen fehlen. Die Prothallien sind langlebig, oft sogar mehrjährig. Die in einer einzigen Familie (Osmundaceae) zusammengefassten Arten tragen ihre Sporangien entweder an eigenen Sporophyllen (*Osmunda cinnamomea*) oder an bestimmten Abschnitten der Trophophylle: Beim Rispen- oder Königsfarn (*O. regalis*) sind die oberen Teile des sonst normal gestalteten Laubblattes umgebildet, bei *O. claytoniana* die mittleren. Die bereits im Oberkarbon auftretende Familie lebt rezent nur noch in wenigen Gattungen.

2. Ordnung: **Gleicheniales**. Die sitzenden Sporangien haben einen oberhalb der Mitte quer verlaufenden Anulus und stehen zu wenigen in einem Sorus beisammen, der aber nicht von einem Indusium geschützt ist. Fossil sind Vertreter dieser Ordnung vom Oberkarbon ab bekannt, gegenwärtig in den Tropen weit verbreitet. Wedel (pseudo-) dichotom mit ‚schlafenden‘ Knospen in den Gabelungen (Abb. 10-183). Die Stellung von *Platyzoma* (mit angedeuteter Heterosporie, Abb. 10-179D, E) innerhalb dieser Ordnung ist umstritten.

3. Ordnung: **Schizaeales**. Die randständigen, sitzenden Sporangien öffnen sich mit einem Längsriss vermittels eines dicht unter dem Scheitel quer verlaufenden Anulus (Abb. 10-182B). Auch diese Ordnung ist fossil vom Oberkarbon ab nachweisbar; heute ist sie vorwiegend auf die Tropen beschränkt. Die Blätter sind bei Schizaeaceae grasartig-dichotom, bei Anemia(-ceae) gefiedert mit unterem fertilem Fiederpaar, bei *Lygodium* (Lygodiaceae) windend.

Die nächsten drei Ordnungen (4–6) haben einen schief verlaufenden Anulus wie z.B. bei *Hymenophyllum* (Abb. 10-182C) in der

4. Ordnung: **Hymenophyllales**, mit fast sitzenden Sporangien. Die Sori stehen am Blattrand jeweils auf einem oft stark verlängertem Receptaculum (Fortsetzung einer Blattader) und werden von einem becherförmigen oder 2-klappigen Indusium geschützt. Blätter meist zart mit einschichtiger Lamina ohne Spaltöffnungen. Sichere Reste sind erst aus dem Tertiär bekannt. Heute leben etwa 650 Arten, vor allem in feuchten Wäldern der Tropen und Subtropen, so z.B. die Gattungen *Hymenophyllum* (jedoch *H. tunbrigense* sehr selten in Europa) und *Didymoglossum*.

5. Ordnung: **Matoniales**. Die sitzenden Sporangien stehen zu wenigen in Sori beisammen, die von einem schildförmigen Indusium überdacht sind. Diese im Mesozoikum verbreitete Ordnung ist heute lediglich durch 3 Arten im malayischen Archipel vertreten.

6. Ordnung: **Cyatheales** (inkl. Dicksoniales). Die gestielten Sporangien stehen in flächen- oder randständigen Sori beisammen. Sie traten im Jura auf und leben heute vorwiegend als Baumfarne (bis 20 m hohe Schopfbäume) in Bergwäldern der Tropen und Subtropen. Artenreiche Gattungen: *Cyathea* (inkl. *Alsophila*, Abb. 10-175), *Dicksonia*, *Cibotium*.

In den folgenden Ordnungen öffnen sich die meist deutlich gestielten Sporangien mittels eines längs verlaufenden (Abb. 10-182D), in seltenen Fällen auch mittels eines vertikalen Anulus.

7. Ordnung: **Polypodiales**. Die Sori bilden sich auf der Blattunterseite; ihnen fehlt ein Indusium. Die Wedel der ausdauernden Pflanzen sind fiederteilig oder einfach gefiedert. Hierher neben *Polypodium* auch *Drynaria* (Abb. 10-159B), *Platyserium* (Abb. 10-159A), *Microsorium* und *Pyrrosia*.

8. Ordnung: **Pteridales**. Die Sori stehen am Rande der Blattpiedern. Ein häufiger Vertreter ist der Adlerfarn, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae), mit 2–4fach gefiederten bis zu 2 m großen Wedeln, die langen, kriechenden Rhizomen entspringen. Die Sori sind einerseits vom umgerollten Blattrand, andererseits vom Indusium bedeckt. Zur gleichen Familie zählt *Acrostichum*. Bei *Adiantum* (Adiantaceae) findet sich als ursprüngliches Merkmal eine Fächeraderung der Blätter (Abb. 4-59A), deren umgerollter Blattrand die Sori schützt; ein Indusium fehlt ihnen. *Ceratopteris* (Parkeriaceae) ist eine Schwimmpflanze mit sterilen Schwimmblättern und fertilen Luftblättern, welche die fast ungestielten, nicht zu Sori vereinigten, kugeligen Sporangien tragen. Diese haben einen senkrecht gestellten Anulus. Hierher auch die Gymnogrammeaceae mit *Anogramma*, die Sinopteridaceae mit *Notholaena* und *Cheilanthes*, und die Davalliaceae mit *Davallia*.

9. Ordnung: **Aspidiales**. Die Sori sind auf der Blattunterseite flächenständig und von einem meist vorhandenen Indusium geschützt. Die Blattspreite ist selten einfach oder gelappt, meist 1- bis 4fach gefiedert. Zu dieser Ordnung mit mehreren Familien gehören die meisten einheimischen Gattungen. Bei den Thelypteridaceae

(*Thelypteris*) sitzen die Sori auf dem Rücken, bei den Aspleniaceae (*Asplenium*, *Ceterach*) seitlich an den Endadern der Fiedern. Zur letzten Familie zählt auch der Hirschzungenfarn, *Phyllitis*, mit ungeteilt zungenförmigen Wedeln (Abb. 10-177C). Die Vertreter der Aspidiaceae bilden an den Sori häufig schild- oder nierenförmige Indusien (z.B. *Dryopteris*; Abb. 10-178C, *Bolbitis*). Ihnen stehen die Athyriaceae mit oft länglichen Sori sehr nahe (so beim Frauenfarn, *Athyrium filix-femina*). Am ebenfalls zur vorigen Familie gerechneten Straußfarn, *Matteuccia struthiopteris*, lassen sich wie bei der folgenden Ordnung Sporophylle von grünen Trophophyllen unterscheiden, die nacheinander in trichterförmiger Stellung angelegt werden.

10. Ordnung: **Blechnales**. Beim einzigen heimischen Vertreter, dem Rippenfarn, *Blechnum spicant*, stehen dunkelbraune Sporophylle zu mehreren in einer Rosette aus grünen Trophophyllen; die Sori erstrecken sich über die ganze Länge der schmalen fertilen Fiedern. Hierher außer *Blechnum* auch *Salpichlaena*.



<http://www.springer.com/978-3-8274-1455-7>

Strasburger - Lehrbuch der Botanik

Bresinsky, A.; Körner, C.; Kadereit, J.W.; Neuhaus, G.;
Sonnewald, U.

2008, XVI, 1176 S. 957 Abb., 465 Abb. in Farbe.,

Hardcover

ISBN: 978-3-8274-1455-7