

Teliomycetes – Ustomycetes – Basidiomycetes: Gedanken zur Klassifizierung der höheren Pilze

H. KREISEL

Sektion Biologie der Ernst-Moritz-Arndt-Universität, 2200 Greifswald, DDR

Summary. – After a discussion of the contemporary trend of “taxonomic inflation”, the author proposes to classify the subphylum Basidiomycotina (fungi with exogenous meiospores) into three classes: Teliomycetes (rusts and related fungi), Ustomycetes (smuts, heterobasidiomycetous yeasts, and related groups), and Basidiomycetes, in the original circumscription of DE BARY and SACHS, including the jelly fungi. Septal pore structures, dicaryotization by spermatia or by somatogamy, presence of clamp connections, tendency for budding, basidiome formation are among the main characters to discriminate the three classes.

Class Basidiomycetes s. str., characterized by dolipore septa with parentheses and basidiome formation, may be divided into the subclasses Heterobasidiomycetidae, Hymenomycetidae, and Gasteromycetidae, the latter being an artificial polyphyletic group.

Phylogenetic relationships between the mentioned groups are discussed. The author regards holobiotrophic taxa with plugged septal pores and spermatogamy (Pucciniales) as primitive. Metabiotrophic Ustomycetes may be derived from Teliomycetes, saprophytic yeast-like taxa being interpreted as result of extreme neoteny. Basidiomycetes s. str. can be linked with Ustomycetes by Heterobasidiomycetidae. Secotioid and gasteroid Basidiomycetes can have evolved from lower as well as from higher organization levels of Hymenomycetidae, but mainly from agaricoid or boletoid forms.

In jüngster Zeit hat die Taxonomie der Pilze eine bemerkenswerte Entwicklung erfahren, die man als „Verschleiss taxonomischer Kategorien“ oder „taxonomische Inflation“ charakterisieren kann. Stimuliert offenbar durch die Systemvorschläge von WHITTAKER (1969) und LEEDALE (1974), welche den Pilzen im weitesten Sinne den Status eines den Plantae und Animalia gleichwertigen – allerdings mehr ökologisch als phylogenetisch begründeten – Naturreiches zuerkennen (regnum *Fungi*), haben mehrere Autoren die ein Jahrhundert lang als Klassen bewerteten Einheiten in höhere Rangstufen erhoben. So sind innerhalb weniger Jahre aus den Klassen Ascomycetes und Basidiomycetes die Unterabteilungen = Subphyla Ascomycotina und Basidiomycotina (AINSWORTH & al., 1973; WEBSTER, 1980), die Abteilungen = Phyla Gymnascicea und Sclerodermaticea (CASPER, 1974) bzw. Ascomycota und Basidiomycota (JÜLICH, 1981; MÜLLER & LOEFFLER, 1982), ja sogar die Überabteilungen = Superdivisiones Ascomycotera und Basidiomycotera (MOORE, 1980) geworden. Für ein Phylum Eumycota (Chitinpilze mit Ein-

oder Ausschluss der Chytridiomycetes) bleibt in derartigen Systemdarstellungen kein Raum mehr.

Zweifellos werden solche Klassifizierungen durch die rasch zunehmende Kenntnis und Gewichtung zytologischer, biochemischer und physiologischer Fakten begünstigt, da die angewachsene Information den Abstand zwischen Asco- und Basidiomycetes grösser als bisher erscheinen lässt. Ähnliches gilt für die Aufwertung der bisher mit den Rangstufen Ordnung, Familie und Tribus bewerteten Taxa, wie dies in extremer Weise in dem detaillierten Systemvorschlag von JÜLICH (1981) zum Ausdruck kommt.

Indessen ist mit einer generellen Anhebung der Rangstufen nichts für die Systemdarstellung gewonnen. Das Bekanntwerden zusätzlicher Merkmale für Taxa aller Rangstufen ist schliesslich ein allgemeiner Prozess, welcher den Fortschritt der Taxonomie widerspiegelt, die bei ihrem heutigen Entwicklungsstand die Erkenntnisse aller biologischen Disziplinen zu sammeln und zu verarbeiten bestrebt ist, auch wenn dem morphologischen Merkmal aus Gründen der Arbeits- und Materialökonomie, wegen der leichten Überprüfbarkeit an einer grossen Anzahl von Taxa, Kollektionen und Individuen immer ein Vorrang vorbehalten sein wird.

Wertvoller für den taxonomischen Fortschritt ist eine Verschiebung der Rangstufen in dem Sinne, dass einzelne Taxa im Vergleich zu ehemals gleichrangigen höher oder niedriger bewertet, oder dass zusätzliche gleichrangige Taxa geschaffen werden. So liegt in der Auflösung der Klassen „*Phycomycetes*“ und „*Archimycetes*“ (so noch bei GÄUMANN, 1964) und ihrer Verteilung auf die Phyla Myxomycota, Oomycota und Chytridiomycota (so bei v. ARX 1976; 1981) ein wirklicher Fortschritt, da er die heute fast allgemein anerkannte Polyphyly der „Fungi“ widerspiegelt und es erlaubt, die heterogenen niederen Pilze der von ihnen wahrscheinlich ganz unabhängigen Hauptmasse der Pilze, dem Phylum Eumycota, gegenüberzustellen.

Die folgenden Ausführungen sollen sich im wesentlichen auf die Basidiomycetes im weiten Sinne beschränken, so wie sie von WINTER (1884), PATOULLARD (1900), GÄUMANN (1926 ff.), CLAUSSEN (1928), BESSEY (1950), CEJP (1958), ALEXOPOULOS (1962), ZEROV (1972) u. v. a. verstanden wurden. Unlängst hat OBERWINKLER (1978) versucht, die Basidiomycetes im herkömmlichen weiten Sinne, jedoch unter Einschluss der heterobasidialen Hefen, durch eine der aktuellen Kenntnis gemässe Definition zu verteidigen. Von den 7 von OBERWINKLER genannten Kriterien treffen jedoch höchstens 2 für wirklich alle Basidiomycetes in dem geschilderten Umfange zu: die exogene Meiosporenbildung und die lamelläre Schichtung der Hyphenwände und Septen. Die Wandschichtung ist allerdings an noch zu wenigen Objekten untersucht, um als generelles Merkmal der von OBERWINK-

LER als „*Basidiomycetes*“ verstandenen Taxa gelten zu können. Alle übrigen von OBERWINKLER genannten „Basidiomycetenmerkmale“ (Ballistosporen, Schnallen, Doliporen, Parenthesome, Fähigkeit zur Sprossung, Fruchtkörperbildung) sind jedoch bei weitem nicht in allen Gruppen der Basidiomycetes präsent oder (Karyogamie und Meiosis in der Meiosporozyste) treffen auch auf Ascomycetes zu. Somit bliebe für die Definition der Basidiomycetes nicht viel Grundsätzliches übrig.

Zu klareren Definitionen kommt man, wenn man die Basidiomycetes als Klasse in einem engeren Sinne fasst. Einige aktuelle Systemvorschläge akzeptieren entweder eine Sonderstellung der Brandpilze und der mit ihnen verwandten „heterobasidialen“ oder „hemibasidialen“ Hefen (als Phylum Ustomycota: MOORE, 1972; als Klasse Ustomycetes: v. ARX, 1981 [unter Einschluss der Taphrinales], MÜLLER & LOEFFLER, 1982 [ohne Taphrinales]) oder der Rostpilze (als Phylum „Pucciniacea“: CASPER, 1974), oder der Brand- und Rostpilze samt heterobasidialen Hefen (als Klasse Teliomycetes: AINSWORTH & al. (1973), WEBSTER (1979); Heterobasidiomycetes; JÜLICH, 1981 [unter Einschluss der Gallertpilze]).

Eine Vereinigung der Brandpilze und heterobasidialen Hefen mit den askogenen Hefen und den Taphrinales in einer Klasse Endomycetes (v. ARX, 1967, 1976; KREISEL, 1969; URBAN & KALINA, 1980) war ein Irrweg und ist aus heutiger zytologischer und biochemischer Sicht nicht mehr haltbar. Die Kluft zwischen askogenen und heterobasidialen Hefen ist so bedeutend, dass eine nähere Verwandtschaft zwischen ihnen ausgeschlossen werden muss und die Hefeform als Ergebnis konvergenter Entwicklungen zu interpretieren ist (vgl. u. a. LODDER, 1970; KREGER-van RIJ & VEENHUIS, 1971 b; van der WALT & HOPUSU-HAVU, 1976).

Ich halte es daher für eine vernünftige Konsequenz aus den heute bekannten Fakten, wenn man die Basidiomycetes s. l. in 3 gleichrangige Taxa auf der Rangstufe von Klassen auflöst, für welche ich die Namen Teliomycetes, Ustomycetes und Basidiomycetes (im ursprünglichen Sinne) vorschlage. Wichtigstes Kriterium ihrer Unterscheidung ist der Bau der Septen, doch sind diese 3 Klassen auch durch weitere Merkmale gekennzeichnet. Sie können als Subphylum Basidiomycotina (Pilze mit exogener Meiosporenbildung) zusammengefasst werden.

Teliomycetes

Die Sonderstellung der Rostpilze (Pucciniales) und der ihnen verwandten Gruppen ist bisher fast in sämtlichen Systemvorschlägen verschleiert worden, da sie entweder mit den Brandpilzen (wegen der Teleutosporen, des Fehlens von Fruchtkörpern und der parasitischen Lebensweise) oder mit den Gallertpilzen, speziell den Auriculariales (wegen der quer septierten Basidien mit aktiver Sporenschleuderung) in Verbindung gebracht wurden. Hinweise auf

ihre Eigenständigkeit finden sich u. a. bei DEMOULIN (1974), der sie als den Rotalgen nahestehend interpretiert, und bei WEBSTER (1980), der sie zwar mit den Brandpilzen in der Klasse Teliomycetes vereinigt, zugleich aber (S. 483 und 495) deutliche Vorbehalte äussert, ob diese zwei Gruppen wirklich miteinander verwandt seien. In der Tat sind die Pucciniales durch zahlreiche Merkmale von den übrigen Basidiomycota verschieden:

1. Ihre Septen sind zum Porus hin verjüngt; der Porus ist mit einem elektronendichten „plug“ verschlossen und hat kein Parenthesom (EHRlich & al., 1968: *Puccinia*; LITTLEFIELD & BRACKER, 1971: *Melampsora*; JONES, 1973: *Uromyces*, etc.).
2. Sie haben keine Schnallen.
3. Sie haben keine Hefestadien oder fakultative Sprossung.
4. Sie bilden keine Ballistokonidien und haben folglich auch keine repetitive Sporenkeimung.
5. Befruchtung durch Spermastien ist die Regel.
6. Sie bilden keine plektenchymatischen Fruchtkörper (Basidiomata).
7. Sie sind holobiotrophe Parasiten, d. h. alle Entwicklungsstadien sind auf den lebenden Wirt angewiesen.

Gleiche Kriterien gelten für die mit Schildläusen assoziierte Ordnung Septobasidiales (Septen allerdings ohne plug: DYKSTRA, 1974) sowie für die gewöhnlich den Auriculariales zugerechneten, holobiotroph auf Moosen bzw. Farnen parasitierenden Gattungen *Eocronartium* und *Herpobasidium* (KHAN & KIMBROUGH, 1980).

Wichtig ist ein Hinweis von CAIN (1972), wonach die Äzidien der Pucciniales den Askokarpn (Ascomata) der Ascomycetes homolog sind, da sich diese wie jene im Ergebnis einer Dikaryotisierung unmittelbar bilden. Weitere „Askomyzetenmerkmale“ der Pucciniales sind die Spermatiogamie (vergleichbar mit den gleichfalls holobiotrophen Laboulbeniales, den lichenisierten Lecanorales u. a.) und der „plug“ im Septenporus, der z. B. auch bei *Chaetomidium*, *Monilinia*, *Neurospora* und *Sporormia* bekannt ist. Allerdings fehlen den Pucciniales die für Ascomycetes (einschl. Laboulbeniales) typischen Woronin-Körper in der Nähe der Septen.

Eine phylogenetische Beziehung der Teliomycetes zu primitiven, biotrophen oder lichenisierten Ascomycetes scheint daher diskutabel, nicht jedoch ein Anschluß an die Auriculariales, wie ihn u. a. GÄUMANN (1964), LEPPIK (1973) und SAVILE (1976) erwogen haben.

Ustomycetes (im Sinne von MÜLLER & LOEFFLER, 1982)

Die Einheitlichkeit dieser durch die Entdeckungen von BANNO (1967) und nachfolgenden Autoren offenkundig gewordenen Verbindung von metabiotrophen Brandpilzen (Ustilaginales, Tilletiales), weiteren metabiotrophen Pflanzenparasiten (Exobasidiales etc.) und saprophytischen heterobasidialen Hefen wie *Rhodosporidium* (*Rhodotorula*), *Leucosporidium* (*Vanrija* = „*Candida*“ p. p.), *Aessosporon* (*Bullera*, *Sporobolomyces*) und *Filobasidiella* (*Cryptococcus*)

ist zuerst von MOORE (1972) durch Aufstellung des Phylums Ustomycota betont worden und wird im Grunde auch von OBERWINKLER (1978) anerkannt, wobei auch Ergebnisse von BLANZ (1978) genutzt wurden. Die Merkmale dieser Klasse sind:

1. Die Septen sind gleichdick mit offenem Porus ohne „plug“ (Ausnahmen: *Microstroma juglandis* mit „plug“: BLANZ, 1978; *Trichosporum beigelii*, *Filobasidium floriforme* und *Filobasidiella neoformans* mit Doliporus, jedoch ohne Parenthesom: KREGER-VAN RIJ & VEENHUIS, 1971 a; MOORE & KREGER-VAN RIJ, 1972; MOORE, 1978).

2. Schnallen kommen teilweise vor, so bei *Entyloma*, *Filobasidium*, *Itersonilia*, *Rhodosporeidium* und *Ustilago*, fehlen aber *Exobasidium*, *Tilletia* u. a.

3. Die meisten Ustomycetes haben ein haploides, saprophytisches Hefestadium (Ustilaginales, Exobasidiales). Die heterobasidialen Hefen sind in ihrem Entwicklungsgang praktisch auf dieses Hefestadium beschränkt und damit von einer Wirtsbindung emanzipiert.

4. Mehrere Gattungen bilden vegetativ am Myzel bzw. an den Hefezellen Ballistokonidien (*Aessosporon*, *Bullera*, *Sporobolomyces*, *Tilletia*, *Tilletiaria*, *Itersonilia*); die aus der Meiose resultierenden Basidiosporen bzw. (bei Ustilaginales) Sporidien werden jedoch nur bei *Tilletiaria* aktiv abgeschleudert.

5. Die Befruchtung ist somatogam; Spermatogamie kommt nicht vor.

6. Sie bilden keine plektenchymatischen Fruchtkörper (Basidiomata).

7. Sie sind metabiotrophe Pflanzenparasiten mit einer meist hefeartigen, saprophytischen Phase, oder hemibiotrophe Tierparasiten, oder (meist hefeartige) Saprophyten.

Die phylogenetischen Beziehungen der Ustomycetes sind nicht restlos klar. Die hefeartigen Vertreter werden wegen ihrer Einzelligkeit und ihrer relativ kleinen Genome (*Rhodosporeidium toruloides* $30 \cdot 10^6$ Nukleotidpaare, dagegen *Ustilago maydis* $170 \cdot 10^6$ Nukleotidpaare) von Genetikern und Molekularbiologen für primitiv gehalten, doch kann man diese Befunde auch als Ergebnis einer Rationalisierung, z. B. einer Einsparung nicht-kodierender DNS, deuten. Neotenische Prozesse sind bei Pilzen wie auch sonst in der Natur verbreitet; man vergleiche z. B. die Entstehung mikrozyklischer autözischer aus makrozyklischen heterözischen Rostpilzen (*Uromyces rumicis* → *U. ficariae*, vgl. GÄUMANN, 1964, S. 460).

Somit erscheint es sinnvoll, die metabiotrophen Vertreter der Ustomycetes mit ihrem dimorphen Entwicklungsgang an die Basis der Klasse zu stellen. Es ist verführerisch, sie mit v. ARX (1976) mit den gleichfalls dimorph-metabiotrophen und mit einer Dikaryophase in vegetativen Hyphen ausgestatteten Taphrinales in Verbindung zu bringen; solchen Spekulationen ist jedoch der Boden entzogen, seit SVROP & BECKETT (1976) bei *Taphrina* typische Askomyzeten-Ultrastrukturen nachgewiesen haben. Realistischer erscheint der u. a. von DEMOULIN (1974) erwogene Anschluss der Brandpilze an die Rostpilze, wobei die – allerdings saprophytische – Gattung *Tilletiaria* (BANDONI & JORI, 1972) in mancher Hinsicht als Bindeglied erscheint, da sie den

dimorphen Entwicklungsgang und die Bildung von Ballistokonidien der Ustomycetes mit den quer septierten Basidien und Ballisto-Basidiosporen der Teliomycetes vereinigt; ihre Ultrastruktur ist leider noch kaum bekannt.

Andererseits bieten die Ustomycetes hier und dort Merkmale, welche eine Weiterentwicklung zu primitiven Basidiomycetes s. str., namentlich den Auriculariales, plausibel erscheinen lassen: Schnallenbildung, Ballistosporenbildung, vereinzelt sogar dolipore Septen, Tendenzen zu saprophytischer Lebensweise.

Basidiomycetes s. str.

Die eigentlichen Basidiomycetes, wie ich sie hier auf der Rangstufe einer Klasse verstehe, umfassen die Hymeno- und Gasteromyceten einschliesslich der Gallertpilze, d. h. die Basidiomycetes im ursprünglichsten Sinne (DE BARY, 1866; SACHS, 1874) bzw. die Klasse Homobasidiomycetes von JÜLICH (1981) plus einen Teil seiner Heterobasidiomycetes. In dem so vorgegebenen Umfange sind die Basidiomycetes sowohl zytologisch als auch morphologisch gut charakterisiert, und zwar durch folgende Merkmale:

1. Ihre Septen sind bei allen bisher untersuchten Vertretern dolipor und beiderseits durch ein Parenthesom (Porenkappe) verschlossen.

2. Schnallen kommen in der Regel vor, fehlen aber einzelnen Gattungen und sogar ganzen Familien (Laetiporaceae, Hymenochaetaceae, Lycoperdaceae) oder sogar Ordnungen (Russulales, mit einer Ausnahme).

3. Ausschliesslich hefeartig wachsende Vertreter sind nicht bekannt, doch können bei der Sporenkeimung primitiver Gruppen (*Tremella*, Dacryomycetales) Sprosstadien auftreten und sogar hefeartige Kolonien bilden. Die höheren Basidiomycetes haben grundsätzlich kein Hefestadium.

4. Ballistokonidien kommen nur bei der Sporenkeimung niederer Basidiomycetes mit nicht geotropisch orientierten Hymenien vor (repetitive Sporenkeimung der Auriculariales, Tremellales, Dacryomycetales, Tulasnellales), aber Ballisto-Basidiosporen bei den genannten Ordnungen und bei allen hymenial organisierten Gruppen der höheren Basidiomycetes, nicht jedoch bei secotioïd und gasteral organisierten Gruppen.

5. Die Befruchtung ist somatogam; Spermastien fehlen.

6. Fruchtkörper (Basidiomata) werden grundsätzlich gebildet, wobei ihre Organisationshöhe von lockeren filzigen Überzügen bis zu den hochorganisierten Basidiomata der Agaricales und Phallales einerseits, der hypogäischen Gasteromycetidae andererseits variiert. Ausnahmen bilden nur die „intra-hymenialen“ Vertreter der Gattungen *Sebacina* bzw. *Exidiopsis* (Tremellales), welche ihre Basidien in den Hymenien anderer Basidiomycetes bilden, sowie die Art „*Filobasidium capsuligenum*“.

7. Sie sind Saprophyten und Perthophyten, einige auch (hemibiotrophe) Schwächeparasiten; bestimmte Gattungen der Basidiomycetes bilden Mykorrhiza, wobei niedere Basidiomycetes an der Endomykorrhiza der grünen Orchideen und Pyrolazeen, höhere Basidiomycetes teils (vermutlich ganz unspezifisch) an der Endomykorrhiza der nichtgrünen Orchideen, teils (und zwar oft hochgradig wirtsspezifisch und -abhängig) an der Ektomykorrhiza der Gehölze bestimmter Familien beteiligt sind.

Über die Evolution der Fruchtkörperformen besteht heute prinzipielle Klarheit (vgl. KREISEL, 1983): sie führt von einfachen krustenförmigen (effusen und effusreflexen) – oder nach den Auffassungen von CORNER und JÜLICH korallenförmigen – über keulenförmige und kreiselförmige zu hutförmigen (pileaten) Basidiomata mit immer deutlicherer Abtrennung des Hymenophors vom Stiel, zunehmender Ausbildung von Hüllen (Velum) und zunehmender Zweiphasigkeit des Wachstums (Primordium – Streckungswachstum). Fast auf jeder Entwicklungshöhe, aber besonders bei den pileaten Formen, ist ein Trend zu secotioider und weiter zu gasteraler Organisation möglich, wobei epigäische und bei höheren, zweiphasig wachsenden Basidiomycetes auch hypogäische Wege beschrritten werden. Das bei Agaricales, Boletales und Russulales vorhandene hypogäische Primordialstadium lässt grundsätzlich die Alternative des „Aufschirmens“ zur pileaten Form oder des „Steckenbleibens“ als hypogäische gasterale Form zu, wie die von mehreren Autoren in Reinkulturen von Blätterpilzen erhaltenen teratologischen Bildungen beweisen.

Mit dem Übergang von hymenialer zu secotioider bzw. gasteraler Organisation ist der Verlust der aktiven Abschleuderung der Basidiosporen verbunden: sie werden in Anpassung an andere Vektoren ihrer Verbreitung von Ballistosporen zu Statismosporen, sobald die Hymenien nicht mehr freiliegen. Damit erweisen sich die „Gasteromyzeten“ (Unterklasse Gasteromycetidae) als polyphyletisch von den Hymenomycetidae abgeleitet und sind als Taxon aus mehreren neueren Systemvorschlägen (v. ARX, 1967 ff.; OBERWINKLER; JÜLICH) bereits völlig eliminiert. In der Praxis wird eine Unterklasse Gasteromycetidae jedoch noch lange beibehalten werden müssen, da für die Mehrzahl ihrer Ordnungen der phylogenetische Anschluss nur spekulativ oder überhaupt nicht geklärt ist.

Der Bau der Porenkappe (Parenthesom) ist bei niederen Basidiomycetes variabel (MOORE, 1978; PATTON & MARCHANT, 1978), bei höher organisierten Gruppen ist er sehr einheitlich. Für letztere, und das ist die Hauptmasse der Basidiomycetes, sind perforierte Parenthesome typisch. Solche sind u. a. bei *Agaricus*, *Amanita*, *Auricularia*, *Boletus*, *Ceratobasidium*, *Climacodon*, *Coprinus*, *Digitatispora*, *Heteroporus*, *Hirneola* (z. T.), *Lycoperdon*, *Nia*, *Nidularia*, *Phallus*, *Phellinus*, *Schizophyllum*, *Stropharia*, *Thanatephorus*, *Trametes* und *Xerula* nachgewiesen, also praktisch bei allen untersuchten höheren und einigen niederen Basidiomycetes. Allerdings sind noch keine Vertreter der Russulales und mehrerer gasteraler Ordnungen untersucht worden, so dass Überraschungen nicht ausgeschlossen werden können.

Unperforierte Parenthesome wurden bei *Calocera*, *Dacryomyces*, *Exidia*, *Hirneola* (z. T.) und *Tulasnella* gefunden, während *Tremella* und „*Filobasidium*“ *capsuligenum* aus konischen Vesi-

keln aufgebaute Parenthesome haben, ähnlich auch *Sirobasidium* (MOORE, 1978). Es zeichnet sich also ab, dass die zugleich durch „repetitive Sporenkeimung“ (mittels Ballistokonidien, s. oben!) ausgezeichneten und durch eine besondere Mannigfaltigkeit an – meist septierten – Basidienformen ausgezeichneten Ordnungen Auriculariales, Dacryomycetales, Tremellales und Tulasnellales auch durch variable und manchmal schon innerhalb einer Gattung wechselnde Parenthesomtypen vom Gros der Basidiomycetes abgegrenzt sind und zu einer Unterklasse zusammengefasst werden sollten, für welche der Name *Heterobasidiomycetidae* (RAJTVIJR, 1967) zur Verfügung steht. Schwierigkeiten macht vorerst die Abgrenzung der Tulasnellales gegenüber dem ungeheuer mannigfaltigen Konglomerat von effusen, kein Hymenophor bildenden Gattungen, welche DONK, ERIKSSON, HJORTSTAM, RYVARDEN u. a. vorerst unter dem traditionellen Namen „Corticiaceae“ zusammenfassen, und von dem wenigstens einige Gattungen (*Ceratobasidium*, *Oliveonia*, *Thanatephorus*, *Uthatabasidium*) das Phänomen der repetitiven Sporenkeimung zeigen. Von diesen haben *Ceratobasidium* und *Thanatephorus* („*Rhizoctonia solani*“) ein perforiertes Parenthesom (BRACKER & BUTLER, 1963; PATTON & MARCHANT, 1978), während *Oliveonia* und *Uthatabasidium* m. W. noch nicht daraufhin untersucht sind.

In Konsequenz der vorstehenden Ausführungen schlage ich folgende Einordnung und Gliederung der Basidienpilze vor:

Regnum **Protobionta** ROTHMALER, 1948 (Protoctista HOGG, 1860 emend. H. F. COPELAND, 1938): Niedere Eukaryonten, Protisten.

Phylum *Eumycota* v. ARX, 1967 (Inophyta HAECKEL, 1866; subregnum Fungi superiores MOORE, 1980): Echte Pilze.

Subphylum *Basidiomycotina* AINSWORTH, SPARROW & SUSSMAN, 1973.

Basidienpilze: Pilze mit exogen an Basidien oder Promyzelien gebildeten Meiosporen. Der Entwicklungsgang schliesst eine (meist ausgedehnte) Dikaryophase ein.

Classis *Teliomycetes* AINSWORTH, SPARROW & SUSSMAN, 1973 emend. KREISEL („*Aecidiomyceten*“ SACHS, 1874; „subclass *Teliosporae*“ BESSEY, 1950 pro parte).

Rostpilze: Hyphen ohne Schnallen. Septen mit einfachem, meist durch einen „plug“ verschlossenem Porus ohne Parenthesom. Befruchtung meist durch Spermation. Keine Fruchtkörperbildung. Kein hefeartiges Wachstum. Ballistokonidien nur an keimenden Basidiosporen auftretend. Basidiosporen sind Ballistosporen. Holobiotrophe Pflanzenparasiten oder Symbionten von Schildläusen.

Ordnungen: Pucciniales CLEMENTS & SHEAR, 1931 (= Uredinales ARTHUR, 1907), Septobasidiales COUCH ex DONK, 1964.

Classis *Ustomycetes* MOORE, 1980 emend. MÜLLER & LOEFFLER, 1982.

Brandpilze: Hyphen mit oder ohne Schnallen. Septen mit einfachem, meist offenem Porus, selten dolipor, stets ohne Parenthesom. Befruchtung somatogam. Keine Fruchtkörperbildung. Hefeartiges Wachstum oder fakultative Sprossung häufig. Ballistokonidien teilweise an vegetativen Zellen vorkommend. Basidiosporen bzw. Sporidien sind keine Ballistosporen (Ausnahme: *Tilletiaria*). Metabiotrophe Pflanzenparasiten, hemibiotrophe Tierparasiten und Saprophyten.

Ordnungen: Brachybasidiales DONK, 1964 – Cryptobasidiales JÜLICH, 1982 – Exobasidiales LINDAU, 1897 – Filobasidiales JÜLICH, 1982 – Tilletiales KREISEL, 1969 – Ustilaginales BESSEY, 1907.

Classis *Basidiomycetes* DE BARY, 1866 (nomen nudum) ex SACHS, 1874.

Ständerpilze i. e. S.: Hyphen mit oder ohne Schnallen. Septen mit Doliporus und Parenthesom. Befruchtung somatogam. Fast immer Bildung von Fruchtkörpern (Basidiomata). Hefeartiges Wachstum und fakultative Sprossung selten. Ballistokonidien nur an keimenden Basidiosporen, überwiegend fehlend. Basidiosporen sind Ballistosporen oder Statismosporen. Hemibiotrophe Pflanzenparasiten, Perthophyten, Saprophyten und Mykorrhiza-Symbionten.

Subclassis: *Heterobasidiomycetidae* MARTIN, 1961 emend. RAJTVIJR, 1967; (*Hétérobasidiés* PATOUILLARD, 1887 emend. BOURDOT & GALZIN, 1927; *Heterobasidiae* BESSEY, 1950; „Unterklasse *Heterobasidiomycetes*“ CEJF, 1958.

Gallertpilze, Niedere Basidiomyzeten: Parenthesom meist perforiert. Basidien verschieden gestaltet, oft septiert oder dichotom. Basidiosporen sind Ballistosporen, zu repetitiver Keimung (mit Ballistokonidien) fähig. Fruchtkörper hymenial organisiert.

Ordnungen: Auriculariales SCHROETER, 1885 – Dacryomycetales LINDAU, 1897 – Tremellales DUMORTIER, 1829 – Tulasnellales (HERTER, 1910) REA, 1922.

Subclassis: *Hymenomycetidae* (FR., 1821) KREISEL 1969.

Hutpilze: Parenthesom perforiert. Basidien unseptiert. Basidiosporen sind Ballistosporen oder (bei secotioiden Taxa) Statismosporen; nicht repetitiv keimend. Fruchtkörper hymenial oder secotioid organisiert.

Ordnungen: Agaricales CLEMENTS, 1909 – Boletales GILBERT, 1931 – Cantharellales GAUMANN, 1926 – Polyporales (HERTER, 1910) GAUMANN, 1926 emend. KREISEL, 1969 – Poriales LOCQUIN, 1957 – Russulales KREISEL, 1969.

Subclassis: Gasteromycetidae (Fr., 1822) KREISEL, 1969.

Bauchpilze: Parenthesom perforiert. Basidien unseptiert. Basidiosporen sind Statismosporen, nicht repetitiv keimend. Fruchtkörper gasteral organisiert. Künstliche, polyphyletische Gruppe; zahlreiche Ordnungen (vgl. KREISEL, 1969).

Literatur

- AINSWORTH, G. C., SPARROW, F. K. & SUSSMAN, A. S., Hersg. (1973). The Fungi: An Advanced Treatise. Vol. IV A, IV B. – New York und London.
- ALEXOPOULOS, C. J. (1962). Introductory Mycology. 2nd ed. – New York.
- ARX, J. A. von (1967). Pilzkunde. – Lehre.
- (1976). Pilzkunde. 3. Aufl. – Vaduz.
- (1981). The Genera of Fungi Sporulating in Pure Culture. 3rd ed. – Vaduz.
- BANDONI, R. J. & JOHRI, B. N. (1972). *Tilletiaria*: A new genus of the Ustilaginales. – Canad. J. Bot. 50: 39–43.
- BANNO, I. (1967). Studies in the sexuality of *Rhodotorula*. – J. Gen. Appl. Microbiol. 13: 167–196.
- BESSEY, E. A. (1950). Morphology and Taxonomy of Fungi. – Philadelphia und Toronto.
- BLANZ, P. (1978). Über die systematische Stellung der *Exobasidiales*. – Zschr. Mykologie 44: 91–107.
- BRACKER, C. E. & BUTLER, E. E. (1963). The ultrastructure and development of septa in hyphae of *Rhizoctonia solani*. – Mycologia 55: 35–58.
- CAIN, R. F. (1972). Evolution of the fungi. – Mycologia 64: 1–14.
- CASPER, S. J. (1974). Grundzüge eines natürlichen Systems der Mikroorganismen. – Jena.
- CEJP, K. (1958). Houby II. – Praha.
- CLAUSSEN, P., Hersg. (1928). Abteilung Eumycetes (Fungi). Klasse Basidiomycetes. – In: ENGLER, A.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd. 6. – Leipzig.
- DE BARY, A. (1866). Morphologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. – Leipzig.
- DEMOULIN, V. (1974). The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. The case for a red algal ancestry. – Bot. Review 40: 315–345.
- DYKSTRA, M. J. (1974). Some ultrastructural features in the genus *Septobasidium*. – Canad. J. Bot. 52: 971–972.
- EHRlich, M. A., EHRlich, H. G. & SHAFER, J. F. (1968). Septal pores in the Heterobasidiomycetidae, *Puccinia graminis* and *P. recondita*. – Amer. J. Bot. 55: 1020–1027.
- GÄUMANN, E. (1926). Vergleichende Morphologie der Pilze. – Jena.
- (1964). Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. – Basel und Stuttgart.
- JONES, D. R. (1973). Ultrastructure of septal pores in *Uromyces dianthi*. – Trans. Brit. Myc. Soc. 61: 227–235.
- JÜLICH, W. (1981). Higher Taxa of Basidiomycetes. – Vaduz.
- KHAN, S. R. & KIMBROUGH, J. W. (1980). Ultrastructure and taxonomy of *Eocronartium*. – Canad. J. Bot. 58: 642–647.
- KREGER-VAN RILJ, N. J. W. & VEENHUIS, M. (1971 a). Septal pores of *Trichosporon cutaneum*. – Sabouraudia 9: 36–38.
- & — (1971 b). A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. – J. Gen. Microbiol. 68: 87–95.
- KREISEL, H. (1969). Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. – Jena bzw. Lehre.
- (1983). Abstammung und Evolution der Pilze. In: MICHAEL – HENNIG – KREISEL, Handbuch für Pilzfreunde, Bd. V, 2. Aufl. – Jena.

- LEEDALE, G. F. (1974). How many are the kingdoms of organisms? – Taxon 23: 261–270.
- LEPPIK, E. E. (1973). Origin and evolution of conifer rusts in the light of continental drift. – Mycopath. Myc. Appl. 49: 121–136.
- LITTLEFIELD, L. J. & BRACKER, C. E. (1971). Ultrastructure of septa in *Melampsora lini*. – Trans. Brit. Myc. Soc. 56: 181–188.
- LODDER, J., HERSG. (1970). The Yeasts. A Taxonomic Study. – Amsterdam.
- MOORE, R. T. (1972). Ustomycota, a new division of higher fungi. – Antonie van Leeuwenhoek 38: 567–584.
- (1978). Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi. – Mycologia 70: 1007–1024.
- (1980). Taxonomic proposals for the classification of marine yeasts and other yeast-like fungi including the smuts. – Bot. Marina 23: 361–373.
- MÜLLER, E. & LOEFFLER, W. (1982). Mykologie. Grundriss für Naturwissenschaftler und Mediziner. 4. Aufl. – Stuttgart und New York.
- OBERWINKLER, F. (1978). Was ist ein Basidiomycet? – Zschr. Mykologie 44: 13–29.
- PATOUILLARD, N. (1900). Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyméno-mycètes. – Lons-le-Saunier.
- PATTON, A. M. & MARCHANT, R. (1978). A mathematical analysis of dolipore/parenthesome structure in Basidiomycetes. – J. Gen. Microbiol. 109: 335–349.
- RAJTVIJR, A. G. (1967). Opređelitel' geterobazidial'nych gribov SSSR. – Leningrad.
- SACHS, J. (1874). Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. – Leipzig.
- SAVILE, D. B. O. (1976). Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems. – Evol. Biol. 9: 137–207.
- SYROP, M. & BECKETT, A. (1976). Leaf curl disease of almond caused by *Taphrina deformans*. III. Ultrastructural cytology of the pathogen. – Canad. J. Bot. 54: 293–305.
- URBAN, Z. & KALINA, T. (1980). Systém a evoluce nižších rostlin. – Praha.
- VAN DER WALT, J. P. & HOPUSU-HAVU, V. K. (1976). A colour reaction for the differentiation of ascomycetous and hemibasidiomycetous yeasts. – Antonie van Leeuwenhoek 42: 157–163.
- WEBSTER, J. (1980). Introduction to Fungi. 2nd ed. – Cambridge etc.
- WHITTAKER, R. H. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. – Science 163: 150–160.
- WINTER, G. H. (1884). Pilze. In RABENHORST's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl., Bd. I, 2. Abt. – Leipzig.
- ZEROV, D. K. (1972). Očerki filogenii bessosudistykh rastenij. – Kiev.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Kreisel Hanns

Artikel/Article: [Teliomycetes - Ustomycetes - Basidiomycetes: Gedanken zur Klassifizierung der höheren Pilze. 154-164](#)