

Ascomyceten (Schlauchpilze)

Adrian Leuchtmann

1. Einführung

Pilze stellen eine der vielfältigsten Organismengruppe dar mit geschätzten 1.5 Millionen Arten. Beschrieben und mit wissenschaftlichen Namen versehen sind aber nur etwa 100'000 Arten, was sie zu einer der am wenigsten erforschten Gruppen von Lebewesen macht. Pilze spielen zudem in vielen Ökosystemen eine äusserst wichtige Rolle, als Saprobionten beim Zersetzen von organischem Material, als Symbionten bei Mykorrhizen und Flechten, und als Parasiten von Pflanzen und Tieren. Pilze werden erst seit 1969 als eigenes Reich Fungi angesehen (früher hat man sie den Pflanzen zugerechnet), nachdem Whittaker (1969) dieses als „Fünftes Reich“ vorgeschlagen hat. Die Abgrenzung der Pilze gegenüber anderen Eukaryonten war früher nicht einfach, deshalb werden aufgrund von Ähnlichkeiten in Bau und Lebensweise traditionellerweise auch bestimmte Gruppen aus den Reichen Protozoa und Chromista als "Pilze" bezeichnet und in den entsprechenden Lehrbüchern behandelt. Die wichtigsten Gruppen dieser pilzähnlichen Protisten umfassen die Myxomycota (Schleimpilze) und Oomycota (Algenpilze).

Die echten Pilze (Reich Fungi) zeichnen sich durch folgende Merkmale aus:

- Sie sind heterotroph und können keine Photosynthese ausführen (Unterschied zu den Pflanzen).
- Sie sind unbeweglich (Ausnahme Fortpflanzungsstadien von niederen Pilzen).
- Sie bilden feste Zellwände, meist aus Chitin und β -Glucan (Unterschied zu den Tieren).
- Sie vermehren sich durch Sporen (sexuell oder asexuell gebildet), was die Zugehörigkeit zu den Kryptogamen definiert.
- Primärer Reservestoff ist meist Glykogen (keine Stärke), was sie mit den Tieren gemeinsam haben. Zusätzlich kommen typische Pilzzucker, wie Trehalose, und verschiedenen Zuckeralkohole vor.
- Sie ernähren sich durch Absorption von gelösten Stoffen via Zellwand und Plasmamembran, was als osmotroph bezeichnet wird (Unterschied zu den Tieren).
- Lysin wird via Aminoacidpinesäureweg (AAP) hergestellt (Tiere sind Lysin auxotroph).
- Das Wachstum erfolgt mittels Pilzfäden (=Hyphen); diese bilden als Hyphengeflecht (=Myzel) oder sekundär entstandenes zelliges Gewebe (Plectenchym) den Pilzkörper (=Thallus).

Die meisten der oben aufgeführten Merkmale gelten auch für die pilzähnlichen Protisten, mit Ausnahme des Zellwandchemismus und einzelner Reservestoffe.

2. Merkmale und Besonderheiten der Ascomyceten (Schlauchpilze)

Die Ascomyceten (Abteilung *Ascomycota*) umfassen eine der vier Abteilungen der echten Pilze und bilden zusammen mit den Basidiomyceten (Abteilung *Basidiomycota*) das Unterreich Dikarya (siehe Kapitel 3). Ihre Fruchtkörper sind im Vergleich zu den meisten Basidiomyceten (Hutpilze) mehrheitlich relativ klein und unscheinbar (meist weniger als 1 mm im Durchmesser) und nur wenige Arten bilden grössere, auffallende Ascomata (z.B. Morchel, Trüffel). Sie stellen aber bezüglich Artenzahl mit Abstand die grösste Gruppe der Pilze dar (3400 Gattungen mit über 64'000 beschriebenen Arten). Mit eingerechnet sind dabei auch die asexuellen Formen der Ascomycota (Anamorphpilze), welche sich ausschliesslich mit Konidien vermehren. Namengebend für die Abteilung ist das charakteristische, schlauchförmige Fortpflanzungsorgan, der **Ascus** (plural Ascii), in welchem endogen die Ascosporen gebildet werden. Eine Besonderheit im Lebenszyklus der Ascomyceten ist das Auftreten eines kurzen Paarkern-Stadiums

(Dikaryon), welches die Plasmogamie von der Karyogamie trennt (Abb. 1). Die Plasmogamie findet meist im Innern eines haploiden Fruchtkörpers statt und führt immer zur sexuellen Fortpflanzung (Unterschied zu den Basidiomyceten).

Ascomyceten leben vorwiegend terrestrisch als Saprobionten und Parasiten, die vor allem auf Pflanzen spezialisiert sind. Einige Arten bilden auch Mykorrhizen. Ausserdem gehören die meisten Pilzpartner (Mycobiont) von Flechten zu den Ascomyceten. Viele Arten sind kosmopolitisch und spielen wirtschaftlich eine wichtige Rolle als Pflanzenpathogene, als Fäulniserreger von Nahrungsmitteln oder als Nutzpilze der Industrie.

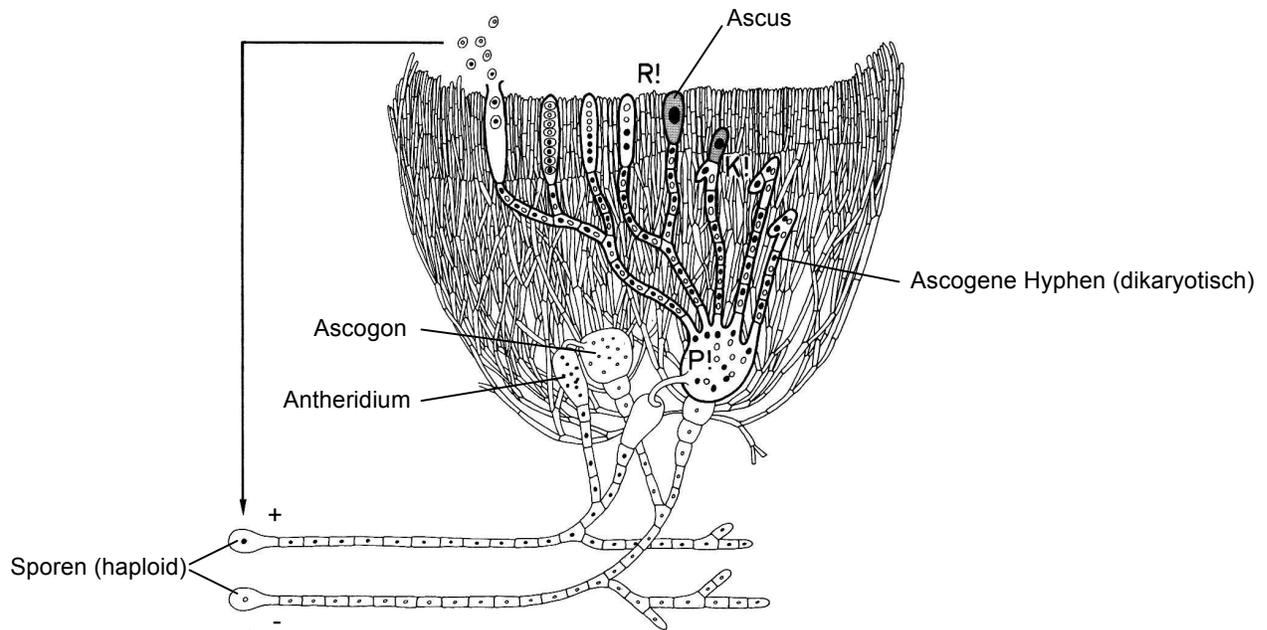


Abb. 1. Lebenszyklus eines typischen Ascomyceten (heterothallischer Becherling). Ausgehend von zwei Ascosporen mit gegensätzlichen Paarungstypen bilden sich haploide Mycelien, die miteinander in Kontakt kommen. Beide bilden Büschel von mehrkernigen Gametangien. Das weibliche **Ascogon** ist kugelig und mit einer wurmförmigen Empfängnishyphe versehen, über die es Kerne vom keuligen männlichen **Antheridien** erhält. Nach dem Kernübertritt vermischen sich die Kerne beider Eltern im Ascogon (**Plasmogamie, P!**). Darauf spriessen aus dem Ascogon zahlreiche **dikaryotische Hyphen**, aus deren Spitzen über den Prozess der Hakenbildung die schlauchförmigen **Asci** hervorgehen. Im Innern der Asci erfolgt die **Karyogamie** und anschliessend die **Meiose (R!)**. Nach der Meiose erfolgt in der Regel noch eine Mitose, so dass die Asci 8 haploide Kerne enthalten, aus denen Ascosporen hervorgehen. Die Ascosporen werden entweder passiv durch Aufbrechen des Ascus freigesetzt oder durch osmotische Vorgänge aktiv durch einen Porus am Ascusscheitel ausgeschleudert. (aus Frohne & Jensen 1992)

Asci

Wandstrukturen und Öffnungsmechanismen der Asci dienen als wichtige Grundlage für die systematische Einteilung der Klassen und Unterklassen der Ascomyceten. Die Sporenfreisetzung erfolgt entweder passiv durch Autolyse der Ascuswand oder aktiv mittels besonderer Einrichtungen am Ascusscheitel (Abb. 2). Es werden drei Haupttypen unterschieden:

- 1) **Prototunicater Ascus:** Ascus meist kugelig mit rundum gleichartig, meist früh sich auflösender Wand (Autolyse); keine aktive Sporenausschleuderung möglich.
- 2) **Unitunicater Ascus:** Ascus mit einer einzigen Wand. Aufgrund der Ausgestaltung im Bereich des Ascusscheitels unterscheidet man einen **operculaten** Typ (Scheitelpartie springt als Deckel entlang

einer präformierten Delle auf) und einen **inoperculaten** Typ (Scheitelpartie mit verschieden gestaltetem Ringwulst, der einen feinen Kanal umschliesst und bei Reife durch mechanische oder lytische Vorgänge die Austrittsöffnung freigibt). Die Ascosporen werden aktiv ausgeschleudert infolge erhöhten osmotischen Drucks im Ascusinnern.

- 3) **Bitunicater Ascus:** Ascus ist von zwei voneinander trennbaren Wandteilen umgeben (fissitunicat), dem starren Exoascus und dem dehnbaren Endoascus. Bei Reife reißt der Exoascus auf und der Endoascus verlängert sich. Die Ascosporen werden dann aktiv mittels osmotischen Drucks durch einen elastischen Porus am Scheitel des Endoascus nach aussen befördert.

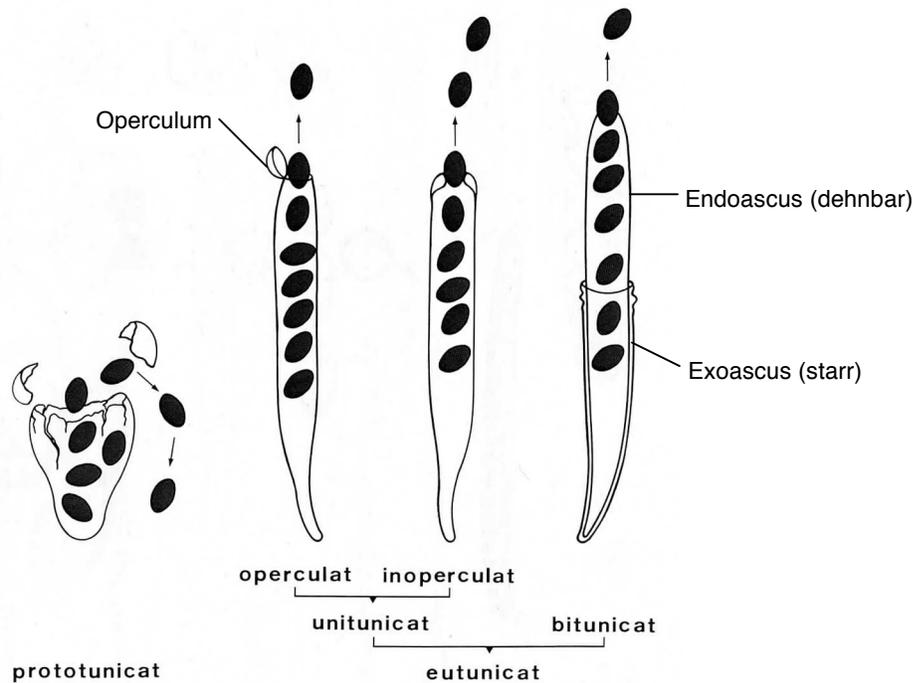


Abb. 2. Wandstruktur und Öffnungsmechanismen verschiedener Ascustypen (aus Esser 2000).

Fruchtkörper (Ascomata)

Entwicklung, Form und Ausgestaltung der Ascomata bilden eine weitere Grundlage für die systematische Einteilung. Ascomata entstehen entweder einzeln oder bilden Komplexe aus mehreren Ascomata, die durch Pilzgewebe verbunden sind (= Stromata). Die wichtigsten Typen sind:

- 1) **Kleistothecium:** Geschlossener, meist kugelig Fruchtkörper. Freisetzung der Sporen nach Zerfall oder Aufreißen der Fruchtkörperwand (Peridie). Asci in der Regel prototunicat.
- 2) **Pseudothecium:** Nach Bildung der meist kugeligen Fruchtkörperanlage entstehen in ein oder mehreren Höhlungen (Loculi) die Gametangien und später die Asci. Sporenfreisetzung durch Öffnung, die lokal am Scheitel durch Ausbröckeln oder Verschleimung der Peridie entsteht. Pseudothecien sind einzeln oder in Stromata angelegt. Asci bitunicat.
- 3) **Perithecium:** Flaschenförmiger Fruchtkörper mit Mündungsporus. Die Asci entstehen in einer Fruchtschicht (Hymenium) zusammen mit sterilen Hyphen (Paraphysen). Ausschleudern der Sporen erfolgt durch präformierte Öffnung des Fruchtkörperhalses (Ostiolum), der mit sterilen Hyphen (Periphysen) ausgekleidet ist. Perithecien können zu mehreren in Stromata angelegt sein. Asci meist unitunicat und inoperculat.

- 4) **Apothecium**: Scheiben bis becherförmiger Fruchtkörper, der im reifen Zustand an der Oberfläche ein freies Hymenium trägt; Asci unitunicat, teils operculat, teils inoperculat.

3. Überblick über das System der Echten Pilze (Reich Fungi)

Reich: **Fungi** (Echte Pilze)

Abteilung: Chytridiomycota (Flagellatenpilze)	706 Arten ¹
Abteilung: Zygomycota (Jochpilze)	1065 Arten
Abteilung: Glomeromycota	160 Arten

Unterreich: **Dikarya**

Abteilung: Ascomycota (Schlauchpilze)	64'200 Arten
Unterabteilung: Taphrinomycotina (Archiascomyceten)	
Unterabteilung: Saccharomycotina (Hefen)	
Unterabteilung: Pezizomycotina (Euascomyceten)	
Klasse: Eurotiomycetes (Plectomyceten, Kleistothecienpilze)	
Klasse: Dothideomycetes (Loculoascomyceten, Bitunicate)	
Klasse: Sordariomycetes (Pyrenomyceten)	
Klasse: Pezizomycetes (Operculate Becherlinge)	
Klasse: Leotiomycetes (Inoperculate Becherlinge)	
Klasse: Orbiliomycetes	
Klasse: Laboulbeniomycetes	
plus 3 weitere Klassen enthalten ausschliesslich lichenisierte Pilze (Flechten)	
Abteilung: Basidiomycota (Ständerpilze)	31'500 Arten
Unterabteilung: Agaricomycotina	
Klasse: Tremellomycetes (Gallertpilze)	
Klasse: Agaricomycetes (Hutpilze)	
Unterabteilung: Pucciniomycotina (Rostpilze)	
Unterabteilung: Ustilaginomycotina (Brandpilze)	

¹Zahl der beschriebenen Arten gemäss ‚Dictionary of Fungi‘, 10. Aufl., 2008

4. Wichtige Merkmale zum Bestimmen von Ascomyceten

1) Substrat oder Wirtspflanze

Für die Bestimmung sind genaue Kenntnisse über das Wachstumssubstrat (z.B. Boden, morsches Holz, Dung etc.) oder bei streueabbauenden und parasitischen Pilzen über die Wirtspflanze des Pilzes wichtig. Dies notiert man sich am besten bereits beim Sammeln im Feld.

2) Fruchtkörper (Ascoma)

Je nach Grösse können Merkmale der Fruchtkörper makroskopisch, mit der Handlupe oder dem Binokular erfasst werden.

- Fruchtkörpertyp (Kleistothecium, Perithecium, Apothecium oder hutpilzartig mit fleischigem Stiel)
- Anzahl [einzeln, mehrere als Verband (=Stroma)]
- Lage zum Substrat (aufsitzend, eingesenkt etc.)
- Farbe (hell, dunkel-kohlig; bei Becherlingen fast alle Farben möglich)
- Grösse
- Haare, Borsten (Setae)

Die folgenden Merkmale sollen mit dem Mikroskop untersucht werden. Meist genügt dazu ein einfaches Quetschpräparat von einem Fruchtkörperfragment in Wasser als Einbettungsmittel; manchmal ist die Verwendung von Farbstoffen (Kongorot oder Baumwollblau), die bestimmte Strukturen besser sichtbar machen, notwendig.

3) Asci

- Wand (prototunicat, unitunicat, bitunicat)
- Apikalapparat (Öffnungsmechanismus am Scheitel des Ascus)
 - inoperculat (Öffnung mit Porus)
 - operculat (Öffnung mit Deckel)
- Färbung mit Melzers Reagenz
 - amyloid (J+)
 - inamyloid (J-)
- Form, Grösse

4) Ascosporen

- Septierung (Zahl der Quer- und Längswände)
- Farbe
- Ornamentierung (Körnchen, Warzen, Netzwerk etc.)
- Schleimhülle, Anhängsel
- Keimspalt oder Keimporen
- Einschlüsse (z.B. Tröpfchen)
- Grösse

5) Sterile Elemente

- Paraphysen (hyphige Strukturen zwischen den Asci)
- Periphysen (Strukturen im Mündungsporus)

6) Bestimmung

Es gibt kein handliches Bestimmungsbuch, welches alle Ascomyceten der Schweiz enthält. Je nach Pilzgruppe benötigt man verschiedene Bücher oder muss auf Spezialliteratur und Einzelpublikationen zurückgreifen (Auswahl von Bestimmungsliteratur am Schluss). Im Rahmen des Kurses werden wir hauptsächlich die folgenden Bücher verwenden:

Pilze der Schweiz Band 1, Ascomyceten

Enthält 390 ausgewählte Arten aus der Schweiz (Mehrzahl sind Becherlinge). Der Aufbau der Schlüssel ist künstlich und basiert vorwiegend auf makroskopischen oder ökologischen Merkmalen. Dies führt auch für Ungeübte relativ schnell zum Ziel, erlaubt jedoch kein kritisches Bestimmen. Die Familieneinteilung und die Nomenklatur der Arten entspricht nicht dem neusten Stand.

Nordic Macromycetes Vol. 1, Ascomycetes (in englisch)

Enthält ca. 1000 Arten von Ascomyceten aus Skandinavien und Dänemark (die meisten auch in der Schweiz vorkommend) mit meist mittleren bis grösseren Ascomata. Die Schlüssel sind hierarchisch gegliedert (Ordnung, Familie, Gattung, Art) und streng dichotom aufgebaut. Folgende Gruppen fehlen ganz oder teilweise: Dothideomycetes (Bitunicate), Erysiphales (Mehltau), Sordariales, Dermateaceae, Diatrypaceae.

5. Ausgewählte Gattungen der Ascomyceten

1) Dothideomycetes (Bitunicate)

Asci bitunicat, meist keulig; Fruchtkörper sind Pseudothecien, typischerweise \pm kugelig mit Mündungsporus (durch Zellauflösung entstanden), meist einzeln, selten in Stromata angelegt; Ascosporen meist septiert.

Pilze der folgenden Gattungen fruchten auf den abgestorbenen Pflanzenteilen und werden deshalb meist als saprob bezeichnet. Infektionen erfolgen aber meist schon bei lebenden Wirtspflanzen, wo die Pilze latent oder endophytisch die Gewebe besiedeln. Viele Arten sind in hohem Masse wirtsspezifisch und auf einzelne Wirtsarten, Gattungen oder Familien beschränkt. Man zählt sie deshalb auch zu den parasitischen Pilzen.

Fam. Pleosporaceae

Pleospora

Fruchtkörper \pm kugelig, dickwandig, eingesenkt in Substrat oder hervorbrechend, am Scheitel mit Porus, der durch Auflösung von Wandzellen entsteht, oft mit Haaren oder Borsten; Ascosporen ellipsoid, mehrzellig mit Längs- und Quersepten (mauerförmig), gelblich bis braun; saprob auf Blättern und Stengeln von Kräutern (seltener Gräser).

Ungefähr 50 Arten sind beschrieben, in der Schweiz kommen mindestens 28 Arten vor. Häufig in der alpinen Stufe ist *P. helvetica* mit goldgelben, 23-35 μ m grossen Sporen mit 7 Quersepten. (Abb. 3)

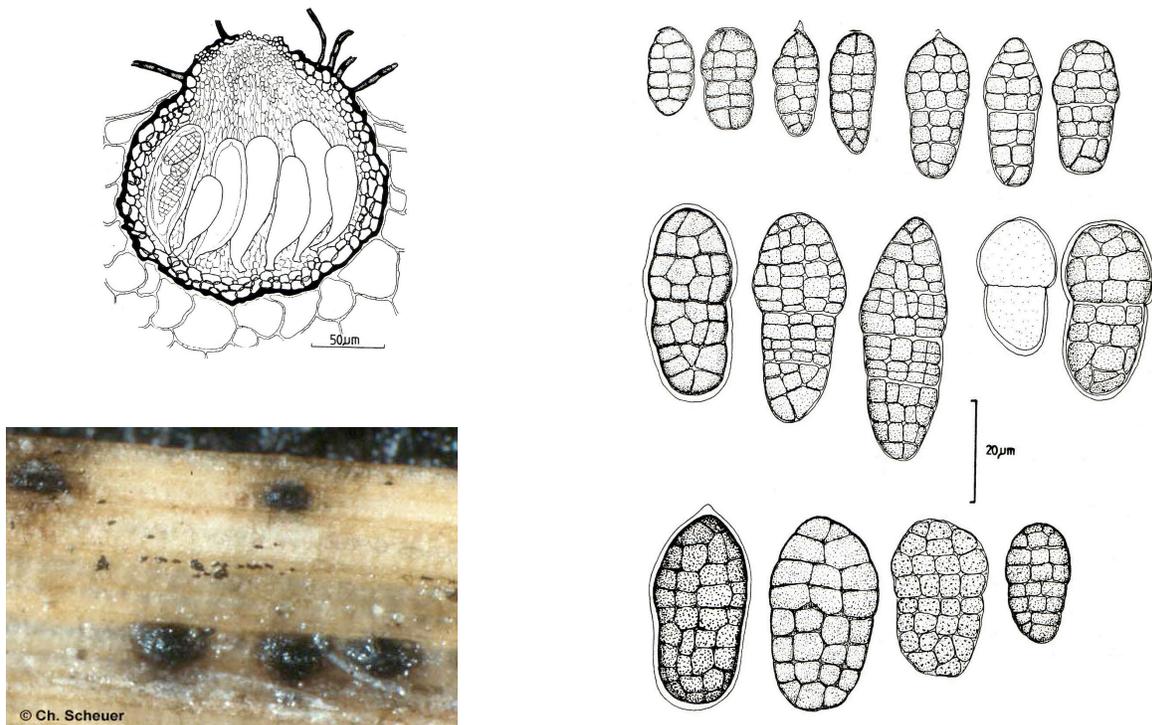


Abb. 3. Gattung *Pleospora* (Crivelli 1983).

Clathrospora

Ascosporen abgeflacht in einer Ebene, mit Längs- und Quersepten; saprob auf Cyperaceae und Juncaceae.

Fam. Cucurbitariaceae*Cucurbitaria*

Fruchtkörper in Gruppen auf Hyphengewebe oder Stroma; Ascosporen mit Längs- und Quersepten; auf abgestorbenen Zweigen von Sträuchern und Bäumen.

Fam. Phaeosphaeriaceae*Phaeosphaeria*

Fruchtkörper ± kugelig, meist dünnwandig aus kleinen, dünnwandigen Zellen aufgebaut, Mündungsporus am Scheitel; Ascosporen ellipsoid bis spindelförmig, querseptiert, meist mit angeschwollener Zelle über der Mitte; saprob, hauptsächlich auf Gräsern, seltener Cyperaceae, Juncaceae, *Equisetum* und *Lycopodium*, Arten meist wirtsspezifisch. Ungefähr 150 Arten sind beschrieben, in der Schweiz kommen mindestens 40 Arten vor. Häufig sind *P. nigrans* (mit 5 Quersepten) und *P. herpotrichoides* (mit 7 bis 10 Quersepten). (Abb. 4)

Nodulosphaeria

Fruchtkörper ± kugelig, mit dunklen Borsten im Mündungsporus; Ascosporen spindel- bis fadenförmig, querseptiert, mit angeschwollener Zelle über der Mitte und schleimigen Anhängseln an den Enden; auf Kräutern und Gräsern. Häufigste Art ist *N. modesta* mit 5 Quersepten.

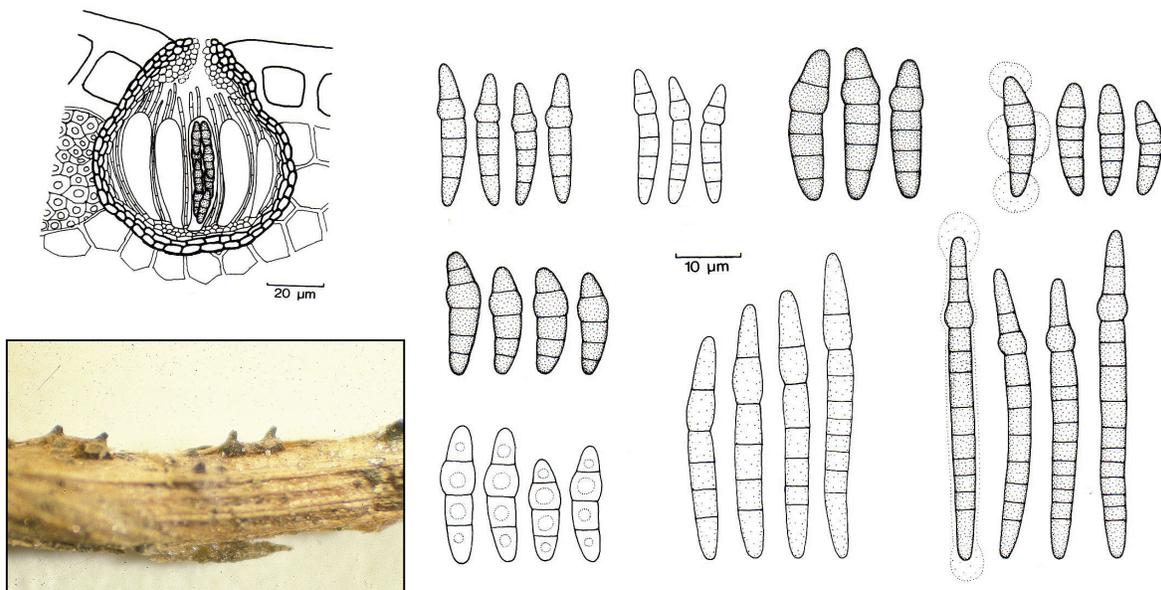


Abb. 4. Gattung *Phaeosphaeria* (Leuchtmann 1984).

Fam. Leptosphaeriaceae

Leptosphaeria

Fruchtkörper konisch oder kugelig, aus kleinen bis grossen, dickwandigen Zellen bestehend; Ascosporen spindelförmig, querseptiert, mit oder ohne angeschwollener Zelle; saprob auf Kräutern. Ungefähr 100 Arten sind beschrieben, in der Schweiz kommen mindestens 40 Arten vor. Häufig ist *L. doliolum* mit 3 Quersepten. (Abb. 5)

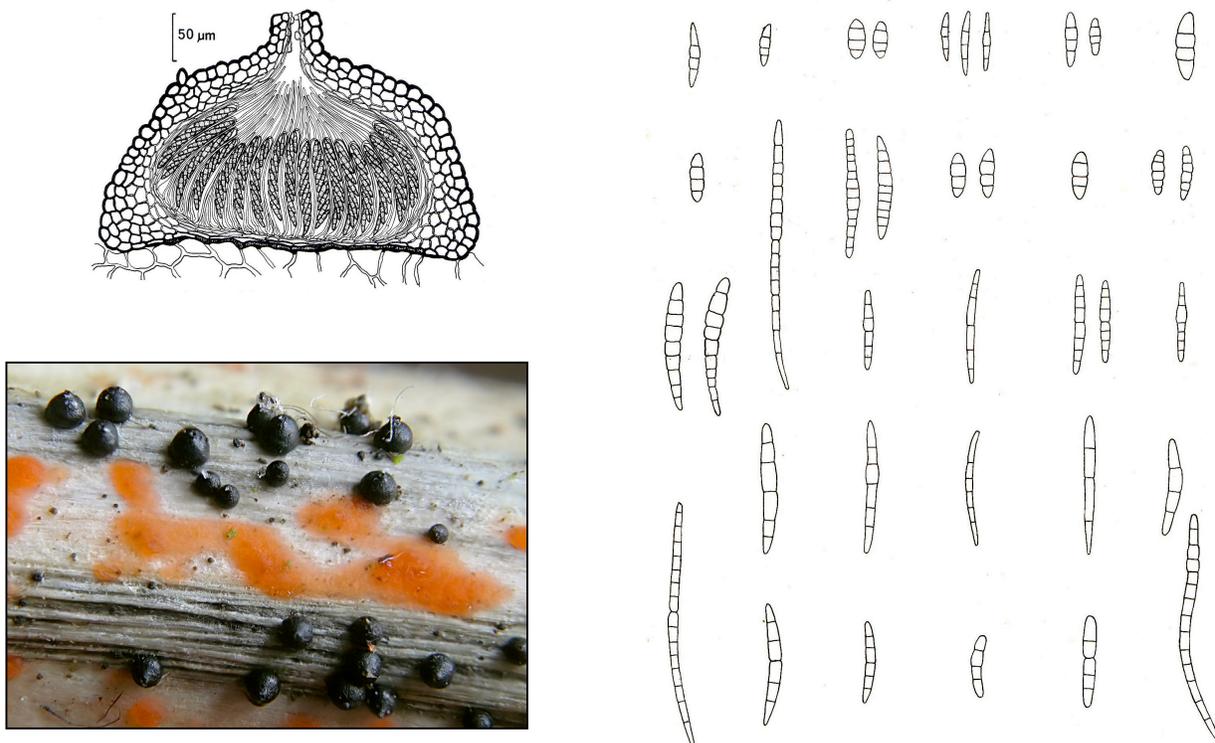


Fig. 5. Gattung *Leptosphaeria* (Holm 1957).

2) Sordariomycetes (Pyrenomyceten)

Ascus unitunicat mit apikalem Porus; Fruchtkörper sind flaschenförmige oder kugelige Peritheccien mit deutlichem Mündungsporus, diese sind einzeln oder können als Verband in einem Stroma angelegt sein; Ascosporen sind oft 1- oder 2-zellig, seltener mehrfach septiert.

Ord. Xylariales

Peritheccien und Stroma kohlig-schwarz; Asci zylindrisch, meist mit J+ apikalem Ring; Ascosporen pigmentiert, meist 1-zellig, mit Keimspalten oder -poren; saprob oder parasitisch auf Rinde oder Holz.

Hypoxylon (Kohlenbeere)

Peritheccien in kugeligem oder flachem Stroma eingebettet, aussen braun, weinrot bis schwarz; meist auf abgestorbenen Ästen von Laubbäumen. (Abb. 6)

Daldinia (Kohliger Kugelpilz)

Stroma unregelmässig kugelig bis kissenförmig, mehrjährig, im Innern mit konzentrischen Wachstumszonen; auf abgestorbenen Laubhölzern, meist in Auenwäldern.

Rosellinia

Peritheccien in Gruppen auf Hyphengewebe (Subiculum) sitzend; Ascosporen oft mit extrazellulären Anhängseln; auf Holz.

Xylaria (Holzkeule)

Stroma aufrecht, keulig bis geweihförmig; auf Holz von Laubbäumen, seltener Kräuter.

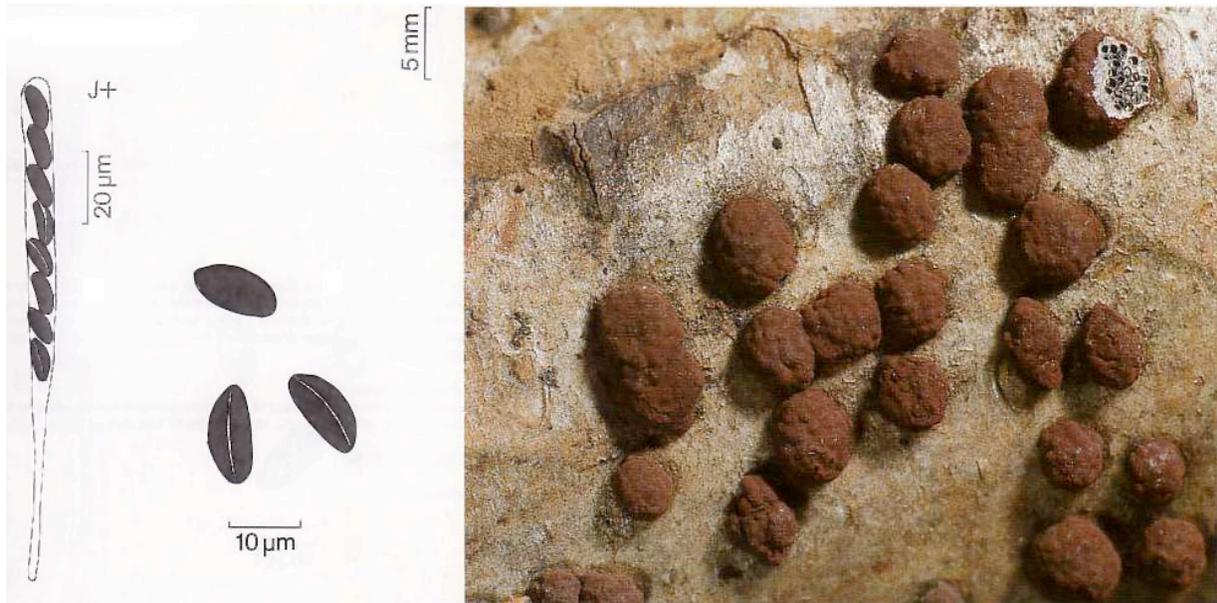


Abb. 6. *Hypoxylon fuscum* (Breitenbach & Kränzlin 1984).

Ord. Hypocreales

Perithezien und Stroma fleischig, meist mit hellen Farben; Asci zylindrisch, ohne oder mit J- apikalem Ring; Ascosporen variabel, meist septiert; saprob oder parasitisch auf Pflanzen, auf anderen Pilzen (fungicol) oder auf Flechten (lichenicol).

Hypocrea

Perithezien in kissen- oder krustenförmiges Stroma eingesenkt; auf morschem Holz oder Rinde.

Nectria (Pustelpilz)

Gruppen von Perithezien auf kissenförmigem Stroma aufsitzend, meist leuchtend orange bis rot gefärbt; auf dünnen Ästen von Laubbölkern oder auf anderen Pilzen. (Abb. 7)

Cordyceps (Kernkeule)

Fruchtkörper in Stiel und einen keuligen oder kugeligen fertilen Teil gegliedert; parasitisch auf unterirdisch wachsenden Hirschtrüffel (*Elaphomyces*) oder auf Insekten (Puppen oder Raupen).

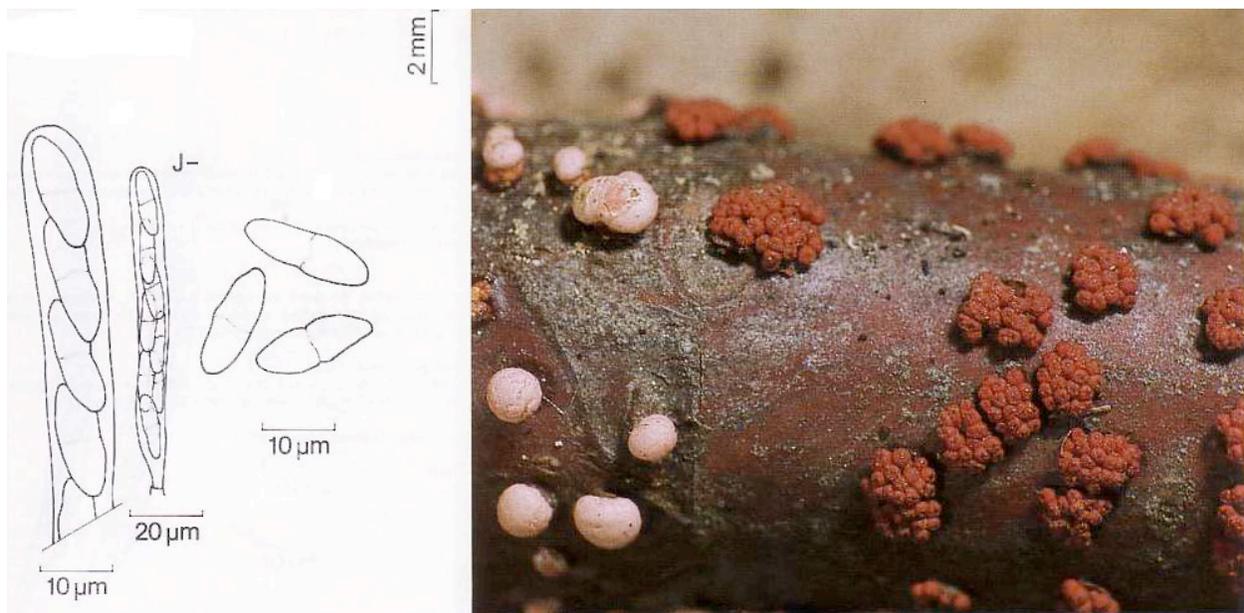


Fig. 7. *Nectria cinnabarina* (Breitenbach & Kränzlin 1984).

3) Pezizomycetes (Operculate Becherlinge)

Asci unitunicat, öffnen sich an der Spitze mit Deckel (operculat); Fruchtkörper sind Apothecien, meist fleischig und kurzlebig; Ascosporen meist gross, 1-zellig, ellipsoid bis kugelig; vorwiegend auf Erde oder Dung.

Fam. Pezizaceae

Peziza (Becherling)

Fruchtkörper becherförmig, sitzend, 0.1 bis 10 cm breit; Hymenium braun, violett bis fast schwarz; Asci mit Jod blaufärbend (amyloid); auf Erde, morschem Holz oder Brandstellen. (Abb. 8)

Fam. HelvellaceaeHelvella (Lorchel)

Fruchtkörper meist deutlich gestielt; Apothecien becher- bis sattelförmig; auf Erde.

Fam. DiscinaceaeGyromitra (Frühjahrslorchel)

Fruchtkörper gestielt, bis 150 mm gross; Hymenium rotbraun, sattelförmig oder unregelmässig eingefaltet; auf Erde oder Baumstrünken. Enthält das wasserlösliche, flüchtige Pilzgift Gyromitrin, Pilz in frischen Zustand giftig.

Fam. MorchellaceaeMorchella (Morchel)

Fruchtkörper deutlich gestielt; Hymenium im Umriss rundlich bis konisch mit tiefen, vielgestaltigen Gruben; auf kalkhaltigen Böden, meist im Frühjahr. Gehört zu den bekanntesten und besten Speisepilzen.

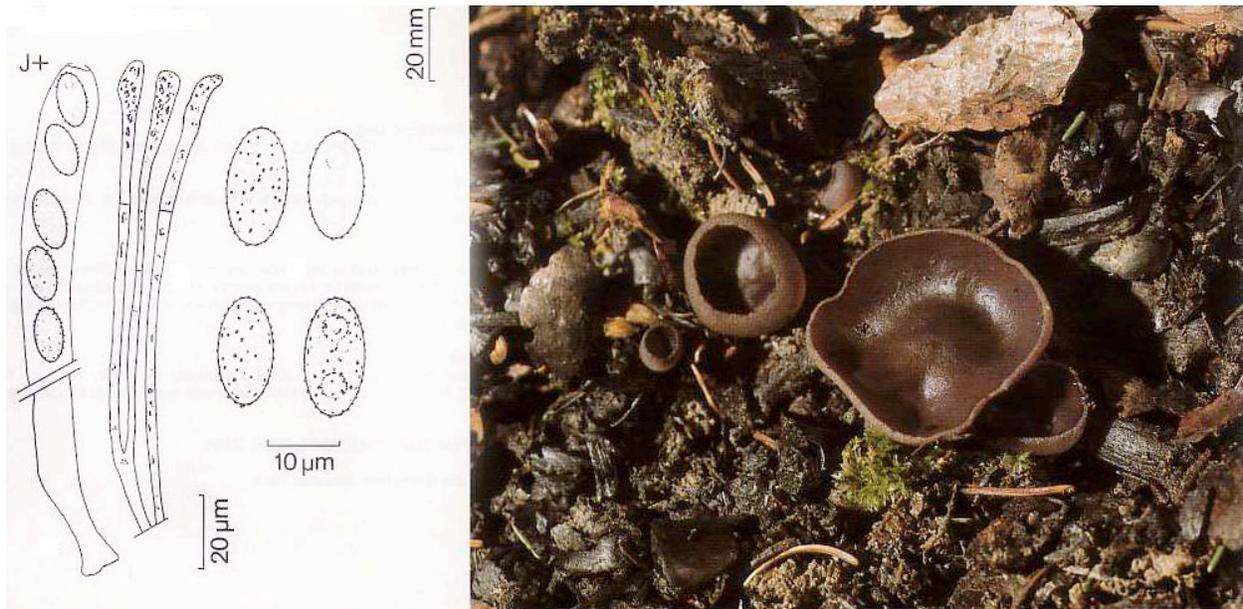


Fig. 8. *Peziza praetervisa* (Breitenbach & Kränzlin 1984).

Fam. Pyronemataceae

Apothecien kissen- schein- oder schüsselförmig, meist klein (selten über 2 cm im Durchmesser); Asci mit Jod nicht blaufärbend (inamyloid).

A) Apothecien aussen mit Borsten

Cheilymenia (Mistborstling)

Apothecien aussen mit an der Basis gabelig verzweigten Borsten besetzt; Hymenium weisslich, gelb oder rötlich; auf Dung oder feuchter Erde.

Scutellinia (Schildborstling)

Apothecien scheibenförmig, Hymenium leuchtend rot bis orange, aussen mit langen, zugespitzten, braunen bis schwarzen Borsten; auf feuchter Erde oder Holz. (Abb. 9)

Trichophaea (Borstling)

Apothecien scheiben- bis leicht becherförmig, Hymenium grau-weiss bis grau-braun, aussen dicht mit kurzen, zugespitzten Haaren besetzt; auf feuchter Erde oder Brandstellen.

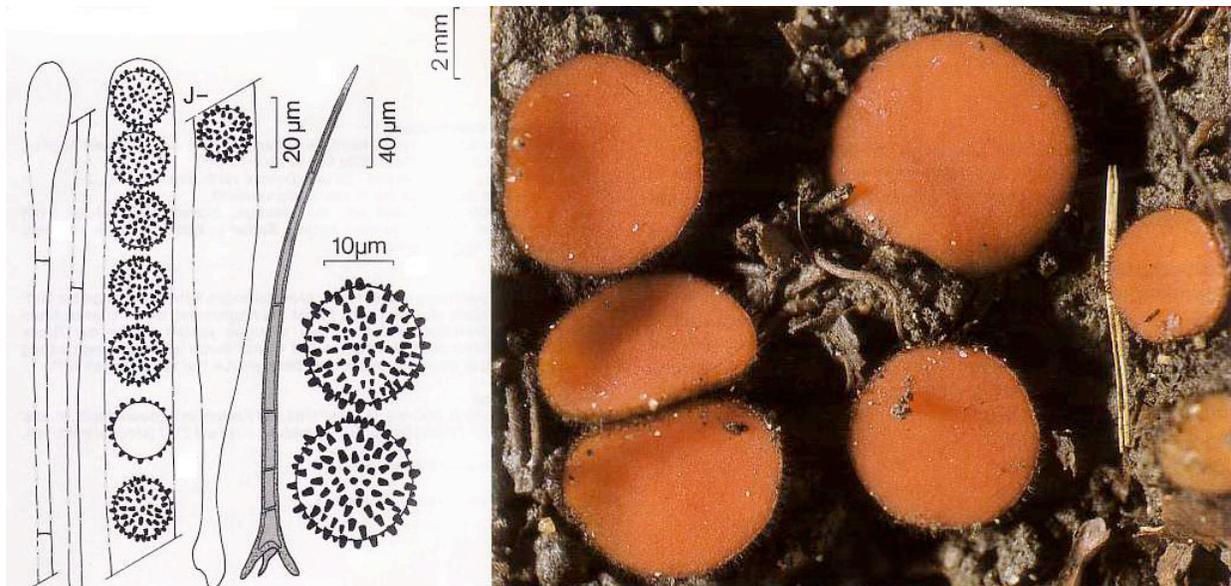


Abb. 9. *Scutellinia trechispora* (Breitenbach & Kränzlin 1984).



Abb. 10. *Marcelleina personii* (Breitenbach & Kränzlin 1984).

B) Apothecien kahl

Coprobria (Rinderdungbecherling)

Apothecien scheibenförmig ohne Borsten, orange-gelb; auf Kuhfladen.

Marcellina (Rundsporbecherling)

Apothecien scheibenförmig, Hymenium violett-braun; Ascosporen kugelig; auf feuchter Erde oder Brandstellen. (Abb. 10)

Otidea (Öhrling)

Apothecien asymmetrisch, unregelmässig verbogen oder ohrförmig, bis 6 cm gross; auf Waldboden.

4) Leotiomycetes (Inoperculate Becherlinge)

Asci unitunicat, entlassen Sporen durch einen Porus (inoperculat); Fruchtkörper sind Apothecien, lang- oder kurzlebig; Ascosporen ellipsoid, spindelförmig oder fädig, 1-zellig oder septiert; überwiegend saprob oder parasitisch auf Pflanzen und deren Streue.

Fam. **Leotiaceae** (sensu lato)

Apothecien klein (wenige Millimeter), meist gestielt, mit hellen Farben; keine Sklerotien oder Stromata vorhanden; auf toten Pflanzenresten oder Holz.

A) Apothecien kahl

Hymenoscyphus (Stengelbecherchen)

Apothecien weichfleischig, gestielt, weiss, gelb, rosa oder braun; Apothecienrand gerade; auf Streue oder Reste von verholzten Früchten. (Abb. 11)

Crociareas

ähnlich Hymenoscyphus; Apothecienwand glasig erscheinend und Rand oft mit Zacken oder kleinen Zähnen besetzt.

Bisporella (Holzbecherchen, Reisigbecherchen)

Apothecien meist sitzend, gelb bis orange; auf Holz.

B) Apothecien aussen mit Haaren

Lachnum (Haarbecherchen)

Apothecien weichfleischig; Haare weiss bis braun, körnig inkrustiert oder mit Kristallen besetzt; auf Pflanzenresten oder Holz. (Abb. 12)

Lachnellula (Nadelholz-Haarbecherchen)

Apothecien zäh, nach Austrocknung wieder belebbar; Fruchtschicht leuchtend gelb bis orange; Haare weiss oder gefärbt; auf Rinde von totem oder lebendem Nadelholz.

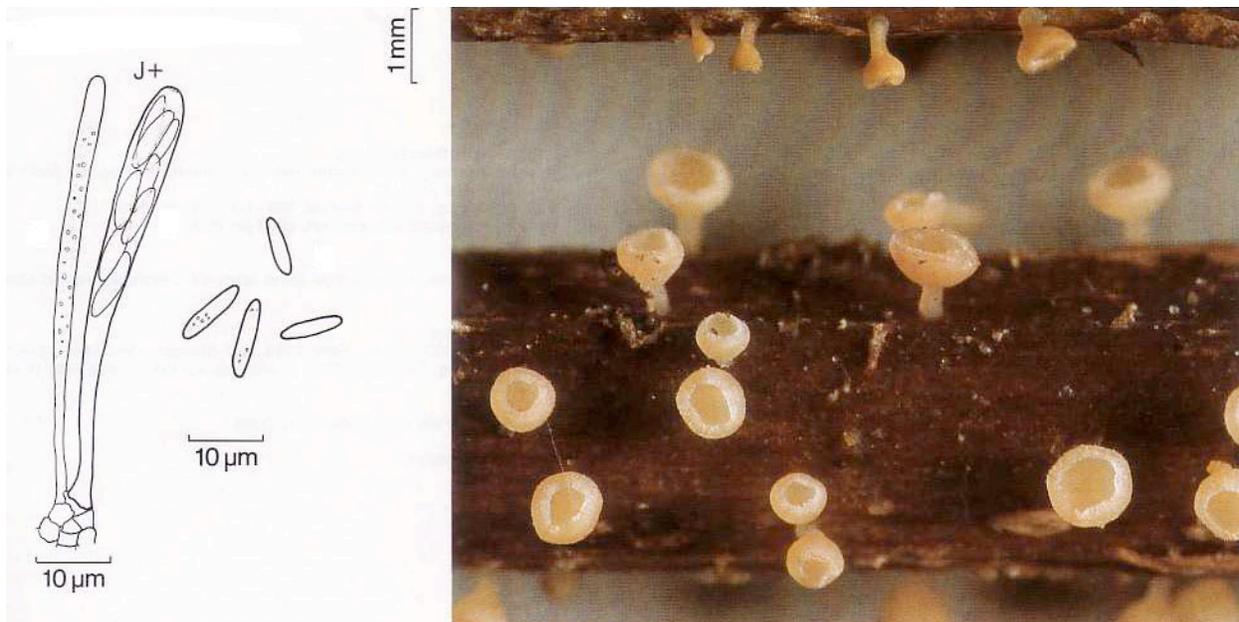


Abb. 11. *Hymenoscyphus repandus* (Breitenbach & Kränzlin 1984).



Abb. 12. *Lachnum rubi* (Breitenbach & Kränzlin 1984).

Fam. **Geoglossaceae**

Fruchtkörper zungenförmig oder mit Stiel und Hütchen, meist >1 cm; Sporen meist lang und mehrfach querseptiert; auf Boden, Streue oder Wiesen.

Cudonia circinans (Helm-Kreisling)

Hymenium auf rundem, abgeflachtem, unregelmässig rundlichem Hütchen. (Abb. 13)

Spathularia flavida (Spateling)

Hymenium auf flachem, fächerartigem Kopfteil.

Geoglossum/Trichoglossum (Erdzungen)

Fruchtkörper keulig, schwarz bis dunkel purpur.

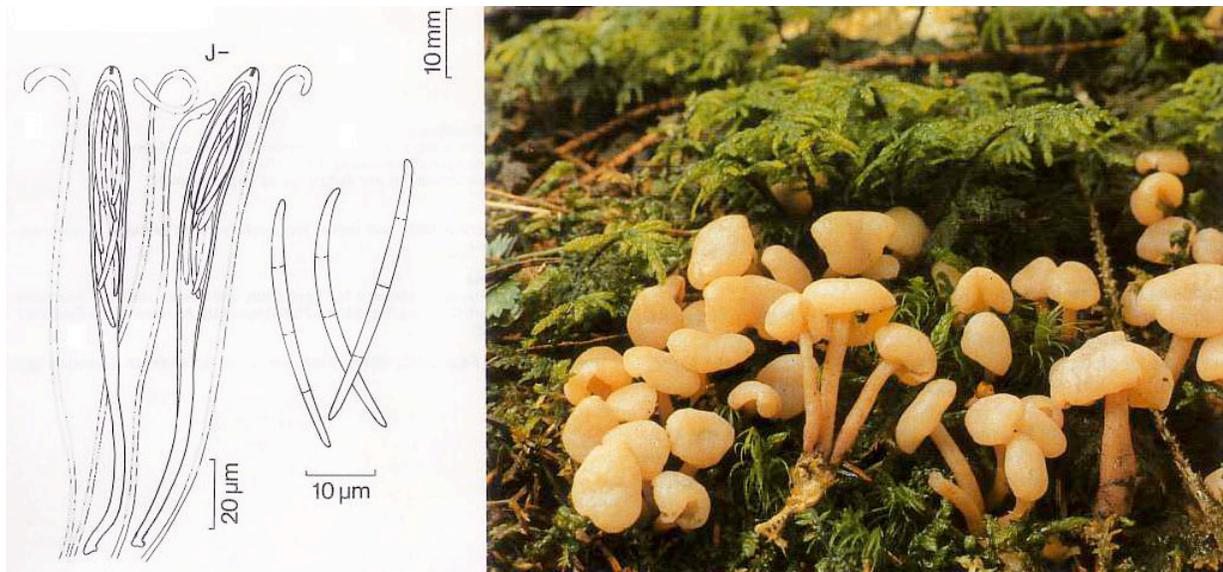


Abb. 13. *Cudonia circinans* (Breitenbach & Kränzlin 1984).

6. Ökologie ausgewählter Pilzgemeinschaften

Pilze benötigen als heterotrophe Organismen eine externe C-Quelle. Weil diese nur in gelöster Form durch Absorption (osmotroph) via Zellwand und Membranen aufgenommen werden kann, scheidet der Pilz spezifische, extrazelluläre Enzyme aus. Art und Funktion der jeweiligen Enzyme bestimmen daher weitgehend Vorkommen und Lebensweise eines Pilzes.

1) Streueabbauer

Pilze sind die wichtigste Organismengruppe für das "Recycling" von totem organischem Pflanzenmaterial (bei tierischem spielen Bakterien eine wichtigere Rolle). Fortpflanzungsstadien dieser Pilze findet man daher auf allen Pflanzenresten, wie Stengel, Blätter, Fruchtkapseln etc. Die Besiedlung von Pflanzen durch Pilze erfolgt aber meist schon in jungem Stadium. Dabei unterscheidet man Blattflächenbewohner auf lebenden Pflanzen und primäre Saprobionten, die meist endophytisch (symptomlos) bestimmte Gewebe der Pflanze besiedeln. Bei den primären Saprobionten gibt es ubiquitäre (weltweit verbreitet) und spezialisierte Arten. Die spezialisierten Arten sind meist Ascomyceten, die auf letztjährigen Pflanzenresten sporulieren und dann die neue Pflanzengeneration infizieren. Damit sichern sie sich einen Startvorteil und können bei Einsetzen der Seneszenz sofort mit dem saproben Abbau beginnen. Die Spezifität dieser Arten ist zum Teil durch das Substrat bedingt (z.B. Koniferennadeln, Kräuter, Gräser) oder ist eine eigentliche Wirtsspezifität, wie bei Pathogenen oder Endophyten. Bei vielen Ascomyceten ist deshalb Kenntnis der Wirtspflanze schon die halbe Bestimmung.

Der vollständige Abbau von Streue dauert meist mehrere Jahre unter Beteiligung von verschiedenen Pilzgruppen, Tieren und Bakterien in einer typischen Sukzession. Zuerst werden nicht lignifizierte Teile, wie Epidermis und Phloem durch primäre Saprobionten abgebaut, im zweiten Jahr werden lignifizierte Zellen von Basidiomyceten befallen und später folgen in mehreren Wellen sekundäre Saprobionten, die typisch für die Bodenmikroflora sind (z.B. *Penicillium*, *Trichoderma*). Bodentiere (Collembolen, Milben) werden aktiv nach dem dritten Jahr und helfen beim Abbau des Pflanzenmaterials durch Frass oder ernähren sich von Pilzhyphen und machen dabei gebundene Nährstoffe wieder verfügbar. Nach etwa fünf Jahren hat die Aktivität der Pilze aufgehört und Bakterien übernehmen den weiteren Abbau.

Beispiele: *Leptosphaeria acuta* auf Brennnessel, *Phaesphaeria* spp. auf Gräsern, *Cucurbitaria berberidis* auf Berberitze, *Hymenoscyphus* spp. auf Kräuterstengeln.

2) Holzabbauer

Holz stellt mengenmässig die wichtigste pflanzliche Biomasse dar (in Wäldern der gemässigten Zone 1-3 t/m², in den Tropen bis 5 t/m²). Hauptverantwortlich für den Holzabbau sind Basidiomyceten der beiden Ordnungen Agaricales und Polyporales (Porlinge), aber auch einige spezialisierte Ascomyceten.

Holz besteht im wesentlichen aus toten, lignifizierten Gefässen oder Tracheiden. Im äusseren, hellen Bereich (Splintholz) sind zudem nicht lignifizierte Parenchymzellen vorhanden, die als Nahrungsspeicher dienen (Stärke, Zucker, Proteine, Vitamine etc.). Man unterscheidet drei Hauptkomponenten des Holzes: (1) Zellulose (Polysaccharid aus Glucose-Einheiten), (2) Hemizellulose (heterogene Gruppe von langkettigen Polysacchariden, die ausser Glucose noch andere Hexosen als Bausteine enthalten), (3) Lignin (komplexes, dreidimensionales Polymer aus Cumaryl-Sinapyl- und Coniferylalkoholen), äusserst schwer abbaubar. Beim Abbau des Holzes entstehen verschiedene Schadbilder (Holzfäulen), abhängig davon welche Komponenten des Holzes abgebaut werden und welche Pilze daran beteiligt sind. Die wichtigsten Fäuletypen sind:

- **Weissfäule**
Alle drei Hauptbestandteile des Holzes werden gleichzeitig abgebaut. Das pigmentierte Lignin verschwindet zuerst und die Reste der Zellulosebestandteile lassen das Holz weiss und längsfaserig erscheinen. Dominiert bei Laubholzbäumen und erfolgt gleichmässig im befallenen Bereich.
Beispiele: Basidiomyceten: *Ganoderma* (Lackporling), *Trametes* (Trameten), *Polyporus* (Porlinge), *Fomes* (Zunderschwamm); Ascomyceten: *Hypoxylon*, *Xylaria*, *Nectria*.
- **Braunfäule**
Es werden nur Zellulose und Hemizellulose abgebaut. Das verbleibenden Lignin bedingt die braune oder rotbraune Färbung, das Holz schrumpft, hat Quer- und Längsrisse (Würfelstruktur) und verliert seine Festigkeit. Dominiert bei Nadelhölzern und erfolgt in unregelmässigen Flecken.
Beispiele: Basidiomyceten: *Fomitopsis pinicola* (Rotrandiger Baumschwamm), Hausschwamm (*Serpula lacrymans*); Ascomyceten: nicht bekannt.
- **Moderfäule** (oder Weichfäule)
Bei Holz mit sehr hohem Wassergehalt (z.B. im Wasser liegendes Holz, Pfähle). Es werden hauptsächlich Zellulose und Hemizellulose abgebaut, aber nur an der Oberfläche und in unmittelbarer Nähe der Pilzhyphen. Das Holz wird weich und ist oft schleimig.
Beispiele: Ascomyceten: *Chaetomium*, *Ceratocystis*, *Alternaria*.

Der Abbau von Holz ist ein kontinuierlicher und dynamischer Prozess, der viele Jahrzehnte in Anspruch nimmt (10-20 Jahre für kleine Äste, bis zu 300 Jahre für dicke Baumstämme). Pilzgemeinschaften, die am Abbau beteiligt sind, ändern sich während des Abbauprozesses und die Muster der dreidimensionalen Mycelien (abgegrenzt durch melanisierte Demarkationslinien) können in jedem Holzabschnitt verschieden sein. Der Abbau folgt demnach nicht einer vorgegebenen Sukzession, sondern lässt verschiedene Optionen für die Entwicklung der Pilzgemeinschaft offen.

3) Bodenpilze

Pilze, die im Boden leben und ihre Fruchtkörper meist an vegetationsfreien Stellen (z.B. Sand, Schlickböden, Böschungsanrisse, nackte Erde unter Pflanzen) bilden. Sie nutzen organisches Material, das sich im Boden befindet, z.B. Humuspartikel, Pflanzenresten, aber auch lösliche Kohlehydrate. Bei den Ascomyceten sind es vor allem Becherlinge der Ordnung Pezizales.

Beispiele: *Humaria*, *Peziza*, *Scutellinia*, *Trichophaea*

Eine besondere Gemeinschaft von Bodenpilzen (pyrophile Pilze) findet man an älteren Brand- und Feuerstellen. Diese Pilze haben sich an die durch Hitze und Feuer entstandenen veränderte Bodenbedingungen angepasst und nutzen Nährstoffe, die durch tote Wurzeln entlassen werden. Zum Beispiel kann die Ascheschicht die Chemie des Bodens (Salze, pH) verändern, oder die Hitze verändert die konkurrierende Mikroflora. Einige Arten sind mit pyrophilen Moosen (z.B. *Funaria*) assoziiert und nutzen direkt Assimilate. Das Auftreten verschiedener Pilze folgt meist einer Sukzession mit frühen und späten Arten (die ersten ab der siebten Woche und letzten nach über einem Jahr).

4) Koprofile Pilze

Koprofile Pilze sind Pilze, die auf Dung von (meist) Pflanzenfressern spezialisiert sind. Die Pilzsporen gelangen in der Regel über die Pflanzennahrung nach Darmassage in den Kot und sporulieren dort. Dung hat einen relativ hohen Nährwert (unverdaute Pflanzenresten, Mikrobenbiomasse, bis 4% N) und ist deshalb ein hervorragendes Substrat für Pilzwachstum. Eine grosse Zahl von Pilzen (Vertreter von Zygomyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten) sind auf Dung spezialisiert. Diese erscheinen und

fruchten meist nacheinander in einer typischen Sukzession (zuerst die Zygomyceten, gefolgt von Ascomyceten und Basidiomyceten). Faktoren für die Sukzession sind die Zeit, die ein Pilz braucht bis zum Sporulieren, sowie die Konkurrenzkraft der einzelnen Pilze, die bei Basidiomyceten am grössten ist. Die Zahl und Identität der Arten unterscheidet sich je nach Herkunft des Kots (auf Säugerkot durchschnittlich 9-12 Arten, auf Vogelkot 3-4 Arten). Viele Arten zeigen ökologische Anpassungen an das Habitat, z.B. Phototropismus (erlaubt gezielte Sporenverbreitung auf Pflanzen der umliegenden Vegetation), Haftorgane an Sporenbehältern oder Sporen, pigmentierte dickwandige Sporen (Schutz vor Ultraviolettlicht und Darmassage). Einige Arten verbreiten sich zudem in zwei Phasen mit verschiedenen Tieren (z.B. Vogelkot – Erde – Würmer – Vogel).

Beispiele: Zygomyceten: *Pilobolus*; Ascomyceten: *Ascobolus*, *Coprobia*, *Sordaria*; Basidiomyceten: *Coprinus*, *Psilocybe*.

5) Anpassungen an alpine Habitate

Eine der wichtigsten Voraussetzung für das Überleben parasitischer Pilzen in alpinen Habitaten ist eine effiziente Sporenbildung, welche Verbreitung und Infektion während der kurzen Vegetationszeit und unter klimatisch oft extremen Bedingungen garantieren. Folgende Tendenzen wurden bei arktischen und alpinen Pilzen beobachtet:

- Vereinfachung des Lebenszyklus, z.B. Unterdrückung des Konidienstadiums (Anamorph) und sofortige Bildung der Ascosporen (Teleomorph), bei Rostpilzen Vorherrschen von mikrozyklischen oder autoeizischen Arten ohne Wirtswechsel.
- Wachstum bei tiefen Temperaturen oder sogar Minusgraden, was beginnende Fruchtkörperbildung schon unter der Schneedecke erlaubt (z.B. Schneeschimmel).
- Bildung von systemischen Infektionen in ausdauernden Pflanzenorganen oder Samen, macht regelmässige Neuinfektion überflüssig.
- Verzögerte Sporenbildung erst im zweiten oder dritten Jahr nach Infektion.

Andere Anpassungen betreffen die Morphologie von Fruchtkörpern und Sporen:

- Pigmentierung der Zellwände bei Fruchtkörpern, Mycelien und Sporen, begünstigt Wärmeabsorption, schützt vor intensiver UV-Strahlung und reduziert Wasserverlust durch Verdunstung.
- Dickere Wände bei Fruchtkörpern und Sporen bietet besseren Schutz.
- Ausstattung der Sporen mit dicken Schleimhüllen, begünstigt Haftung nach Verbreitung der Sporen und kann Wasser speichern was bei der Infektion hilfreich sein kann.
- Bei Basidiomyceten: Zwergwuchs der Fruchtkörper mit kurzen oder fehlenden Stielen (z.B. *Russula nana*), häufig 2-sporige Basidien.

Ausgewählte Bestimmungsliteratur (Ascomyceten)

Schlüssel bis zur Art

- Breitenbach J., und Kränzlin, F. 1984. Ascomyceten. Pilze der Schweiz, Bd. 1, . Verlag Mykologia, Luzern, 313 S.
- Hansen, L. and Knudsen, H. 2000. Nordic Macromycetes Vol. 1. Ascomycetes. Nordsvamp, Copenhagen, 309 S.

Schlüssel bis zur Gattung

- Ainsworth, G. C., Sparrow, F. K., and Sussman, A. S. 1973. The Fungi. Bd. IV A, IV B. Academic Press, New York, London.
- Arx von, J. A., und Müller, E. 1975. A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. Studies in Mycology. Vol. 9, 159 S.
- Dennis, R. W. G. 1968. British Ascomycetes. 2. Aufl., Cramer, Lehre, 455 S.
- Munk, A. 1957. Danish Pyrenomycetes. Danks Botanisk Arkiv, Copenhagen, 491 S.

Schlüssel nach Wirten (Substrat)

- Ellis, M. B. und Ellis, J. P. 1985. Microfungi on land plants. An identification handbook. Croom & Helm, London, 818 S.
- Ellis, M. B., und Ellis, J. P. 1988. Microfungi on miscellaneous substrates. An identification handbook. Croom & Helm, London, 244 S.
- Brandenburger, W. 1985. Parasitische Pilze an Gefässpflanzen in Europa. Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1248 S.

Bestimmte Pilzgruppen oder Gattungen

Echte Mehltaupilze

- Braun, U. 1995. The Powdery Mildews of Europe. Fischer Verlag
- Bolay, A. 2005. Les Oïdiums de Suisse (Erysiphacées). Cryptogamica Helvetica 20: 1-176.

Ascomycetes auf Ericaceae

- Remler, P. 1979. Ascomyceten auf Ericaceae in den Ostalpen. Bibl. Mycol. 68. Cramer, Berlin.

Gnomoniaceae

- Monod, M. 1983. Monographie taxonomique des Gnomoniaceae. Beihefte Sydowia 9: 1-315.

Hypoxylon

- Petrini, L. E., und Müller, E. 1986. Haupt- und Nebenfruchtformen europäischer *Hypoxylon*-Arten (Xylariaceae, Sphaeriales) und verwandter Pilze. Mycol. Helv. 1: 501-627.

Leptosphaeria

- Holm, L. 1957. Etudes taxonomique sur les Pléosporacées. Symb. Bot. Upsal. 14 (3): 1-188.
- Müller, E. 1950. Die schweizerischen Arten der Gattung *Leptosphaeria* un ihre Verwandten. Sydowia 4: 185-319.
- Shoemaker, R. 1984. *Leptosphaeria*. Can. J. Bot. 62: 2688-2729.

Lophiostomataceae

- Holm, L. 1988. Studies in the Lophiostomataceae with emphasis on the Swedish species. Symb. Bot. Upsal. 28 (2): 1-50.

Nodulosphaeria

Shoemaker, R. 1984. *Nodulosphaeria*, *Entodesmium*. Can. J. Bot. 62: 2730-2753.

Phaeosphaeria

Leuchtmann, A. 1984. Über *Phaeosphaeria* Miyake und andere bitunicate Ascomyceten mit mehrfach querseptierten Ascosporen. Sydowia 37: 75-194.

Pleospora

Crivelli, P. 1983. Ueber die heterogene Ascomycetengattung *Pleospora* Rabh.; Vorschlag für eine Aufteilung. Diss, ETH Nr. 7318, 213 S.

Rosellinia

Petrini, L. E. 1992. *Rosellinia* species of the temperate zones. Sydowia 44: 169-281.

Scutellinia

Schumacher, T. 1990. *Scutellina*. Opera Botanica Vol. 101.

Mykologische Begriffe

allantoid (Sporenform)	würstchenförmig, meist einzellig
amerspor (Sporenform)	einzellig, meist ellipsoidisch bis spindelig
amyloid	pilzliche Strukturen, die sich bei Jodzugabe blau oder violett färben
Anamorphe (Entwicklungsstadium)	asexuelles Sporenstadium (Nebenfruchtform, Konidienform)
Appikalapparat (Ascus)	Gesamtheit der zum Öffnungsmechanismus gehörenden Strukturen am Scheitel des Ascus
apiospor (Sporenform)	zweizellige Sporen mit Querwand nahe dem unteren Ende
Apothecium (Entwicklungsstadium)	Ascoma mit weiter apikaler Öffnung, meist scheiben- bis becherförmig (Becherlinge)
Appressorium	spezielle Zellen der Keimhyphen, der Verankerung dienend
Ascoma (Entwicklungsstadium)	Fruchtkörper mit Asci
Ascus (Entwicklungsstadium)	Sporenschlauch der Ascomyceten, Organ der sexuellen Fortpflanzung
Ascosporen (Entwicklungsstadium)	im Ascus gebildete Sporen, meist acht
Ascosporenanhängsel	starre oder biegsame Auswüchse der Ascosporen, fädig oder zellig
biotroph	sich im lebenden Gewebe eines andern Organismus entwickelnd
bitunicat (Ascusform)	Ascus mit zwei im Aufbau und Verhalten unterschiedlichen Wandschichten, äussere Schicht starr, unter innerem Druck brechend, innere Schicht elastisch, sich verlängernd
Conidioma (Entwicklungsstadium)	Fruchtkörper mit Konidien (Anamorphe)
dictyospor (Sporenform)	Spore mit Quer- und Längswänden, oft mauerförmig
didymospor (Sporenform)	zweizellige Spore
distoseptat (Ascosporen)	die Unterteilung der Ascosporen erfolgt durch Zellen mit deutlichen Zellwänden (vgl. euseptiert)
Ectostroma	deutlich abgesetzte äussere Stromapartien
Endo- (Ento-) stroma	deutlich abgesetzte innere Stromapartien
Epithecium	Asci deckende Gewebeschiicht
euseptat	die Unterteilung der Ascosporen erfolgt durch einfache, quer verlaufende Zellwände
Excipulum (Ascoma)	Peridialschicht von Discomyceten
Haustorium (pl. Haustorien)	meist von Hyphopodien ausgehende, ins Wirtsgewebe führende Hyphenauswüchse, dienen der Nahrungsaufnahme
Hymenium	Fruchtschicht, bei Ascomyceten die Asci führende Schicht
Hyphe	Pilzfaden, meist durch Septen in Zellen unterteilt
Hyphopodium	der Nahrungsaufnahme dienende spezielle Zellen oberflächlich wachsender Parasiten
Hypostroma	dem Substrat eingewachsene Stromateile bei oberflächlichen Ascomata
Hypothecium	die Fruchtschicht tragende Gewebeschiicht
inamyloid	pilzliche Strukturen, die sich bei Jodzugabe nicht färben

inoperculat (Asci)	Asci sich mit einem Porus öffnend (Discomyceten, Pyrenomyceten)
Karotinoid	gelbroter Farbstoff, Vorstufe zu Vitamin A
Keimporus (Sporen)	dünne, rundliche Region der äusseren Sporenwand, häufig an einem oder beiden Sporenden, Austrittsstelle der Keimhyphen
Keimspalt (Sporen)	spaltförmige, dünne Struktur der äusseren Sporenwand
Kleistotheций	rundum geschlossener Fruchtkörper ohne Mündung, Freisetzung der Ascosporen durch Zerfall
Klypeus	Stromateil rund um die Mündung
Myzel	Gesamtheit der Hyphen
operculat (Ascus)	Asci, sich mit einem apikalen Deckel öffnend (Pezizales)
Ornament, Ornamentierung (Spore)	Ausgestaltung der Sporenoberfläche, körnig, mit Gräten, mit Gruben, mit Netzwerk, usw.
Ostiolum (Ascoma)	Mündung
Paraphyse	basal entstehende Hyphen zwischen Asci
Peridie (Ascoma)	Fruchtkörperwand
Periphyse	den Mündungskanal ausgestaltende Hyphen
Peritheций	Ascoma mit Mündung, sonst ringsum mit Wand (meist nur für Ascomyceten mit unitunicaten Asci verwendet)
phragmospor (Sporenform)	mehrzellige Spore, nur mit Quersepten
plectenchymatisch	aus verwobenen Hyphen aufgebautes Gewebe, oft nicht klar erkennbar
prosenchymatisch	Gewebe aus deutlich erkennbaren, verwobenen Hyphen bestehend
prototunicat (Ascusform)	Ascus mit rundum gleichartiger, zarter Wand, Freisetzung der Ascosporen durch Auflösung der Wand
pseudoparenchymatisch	zelliges Gewebe, bei dem Hyphen nicht mehr sichtbar sind
Pseudostroma	Stroma, welches auch pflanzliche Gewebe einschliesst
Pseudotheций	Ascoma ähnlich Peritheций, Asci entstehen in Höhlungen der meist kugeligen Fruchtkörperanlagen (nur für Dothideomycetes verwendet)
Querseptum (Sporen)	Wandstrukturen quer zur Wachstumsrichtung
Schleimhülle (Sporen)	Sporenhülle aus gelatinöser Masse
Septum, Septierung (Sporen, Hyphen)	Unterteilung durch Wandstrukturen (quer oder längs)
Seta (ae)	steifes Haar an Sporen, Ascomata, seltener an Hyphen oder Stromata
Skulptierung (Spore)	wie Ornamentierung mit vorstehenden Strukturen der Sporenoberfläche
Stroma	bei Ascomyceten alle tragenden Gewebestrukturen, welche nicht aus den Geschlechtszellen hervorgegangen sind
Subiculum	hyphiges Basalstroma
systemisch	pilzliche Parasiten, die ganze Pflanzenteile oder ganze Pflanzen durchwuchern und sich oft über Jahre halten
unitunicat (Ascus)	Ascusformen, die nicht von zwei in ihrer Elastizität verschiedenen Wandschichten umgeben sind
Textur (Ascomawand)	Art der Zellverbände