

ENGLER / PRANTL

NATÜRLICHE
PFLANZENFAMILIEN

BAND 5a I

DIE NATÜRLICHEN PFLANZENFAMILIEN

NEBST IHREN GATTUNGEN
UND WICHTIGEREN ARTEN, INSBESONDERE
DEN NUTZPFLANZEN

UNTER MITWIRKUNG ZAHLREICHER HERVORRAGENDER FACHGELEHRTEN

BEGRUNDET VON

A. ENGLER UND K. PRANTL

ZWEITE STARK VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE

HERAUSGEGEBEN VON

ADOLF ENGLER(†)

FORTGESETZT VON

HERMANN HARMS UND JOHANNES MATTFELD

*

BAND 5a I

EUMYCETES: Allgemeiner Teil

Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze

Bearbeitet von Hans Greis

Mit 189 Figuren im Text



DUNCKER & HUMBLLOT / BERLIN

Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdrucks,
der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, vorbehalten

Unveränderter Nachdruck des 1943 erschienenen Bandes

© 1959 Duncker & Humblot, Berlin

Gedruckt 1959 bei fotokop GmbH., Darmstadt

Printed in Germany

Inhalt

Eumycetes

Allgemeiner Teil: Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze

Allgemeine Merkmale	1
I. Morphologie und Anatomie	2
Literatur	2
Die Zelle	3
Zellinhaltsstoffe (Säuren, Zucker, Farbstoffe, Pilzgifte, Fermente)	6
Der Zellkern	11
Das Mycel	15
Die Gewebeformen S. 17. — Faserhyphen S. 21. — Haarbildungen S. 21. — Paraphysen S. 21	
— Cystiden S. 23. — Mycelborsten S. 26. — Zusammengesetzte Stacheln S. 27. — Dendrophysen S. 27. — Pseudophysen S. 27. — Capillitium S. 27. — Krallenhyphen S. 30. — Haft-	
hyphen S. 30. — Appressorien S. 30. — Hyphopodien, Stomatopodien, Haustorien S. 31. —	
Rhizoiden S. 31. — Stelzfüße S. 33. — Gefäßhyphen S. 33. — Milchgefäße S. 34. — Gloeozystiden S. 35. — Haken S. 36. — Die Schnallen S. 37	
Die Sporen und Sporenträger	40
Oidien S. 40. — Sproßzellen S. 41. — Gemmen S. 42. — Chlamydosporen S. 42. — Zoosporen und Zoosporangien S. 42. — Sporangiosporen und Sporangien S. 50. — Konidien S. 52. — Pycnosporen S. 60. — Ascosporen und Ascus S. 61. — Basidiosporen und Basidien S. 71. — 1. Die Holobasidie S. 75. — 2. Die Phragmobasidie S. 76	
Phylogenetische Beziehungen zwischen dem Ascus und der Basidie und zwischen der Holo- und Phragmobasidie	77
1. Ableitung der Holobasidie aus dem Holoascus S. 78. — 2. Ableitung der Phragmobasidie aus der Holobasidie S. 79	
II. Die geschlechtliche Fortpflanzung	86
Literatur	86
Zur Geschichte der Sexualität	92
Allgemeines über die Sexualvorgänge	95
Die Archimycetes	103
Die Phycomycetes	109
1. Die Chytridiales	109
2. Die Oomycetes	113
A. Die Monoblepharidineae	113
a) Die Monoblepharidaceae	113
b) Die Blastocladiaceae	116

B. Die Oomycetinae	119
a) Die Ancylistaceae	120
b) Die Saprolegniaceae	122
c) Die Peronosporaceae	127
8. Die Zygomycetes	133
a) Die Mucoraceae	133
b) Die Endogonaceae	141
c) Die Entomophthoraceae	143
d) Die Basidiobolaceae	144
Die Ascomycetes	144
I. Die Protascomycetes	147
II. Die Euascomycetes	156
1. Die Taphrinales	156
2. Die Plectascales	158
3. Die Myriangiales	162
4. Die Pseudosphaeriales	163
5. Die „Perisporiales“	164
6. Die Hypocreales	166
7. Die Sphaeriales	168
8. Die Phacidiales	177
9. Die Pezizales	178
10. Die Helotiales	183
11. Die Helvellales	183
12. Die Tuberales	185
Anhang: Die Laboulbeniales	186
Rückblick auf die Ascomycetes	189
Die Basidiomycetes	190
I. Die Hemibasidiomycetes	192
1. Die Uredinales	192
2. Die Ustilaginales	207
II. Die Eubasidiomycetes	216
1. Die Tremellales (Auriculariales, Tremellales, Dacryomycetales)	219
2. Die Hymenomycetes und Gastromycetes	219
III. Die Fruchtkörper	232
Literatur	232
Allgemeines	233
I. Die Fruchtkörper der Zygomycetes	235
II. Die Fruchtkörper der Ascomycetes	236
1. Die Perithezien	236
2. Das Pseudoperithecium	246
3. Die Stromatothecien	251
4. Das Hysterothecium	253
5. Pycnothecien, Thyriothecien, Katothecien	253
6. Die Apothecien	256
III. Die Fruchtkörper der Basidiomycetes	265
1. Die flächen- und krustenförmigen Fruchtkörper	265
2. Die Fruchtkörper der Auriculariales, Tremellales, Tulasnellales und Dacryomycetales	270
3. Die Fruchtkörper der Hymenomycetes	272

a) Das Hymenium	274
b) Der Hymenophor	275
c) Die Fruchtkörperhüllen der Hymenomycetinae	278
4. Die „Fruchtkörper“ der Uredinales und Ustilaginales	284
5. Die Fruchtkörper der Gastromycetes	284
Anhang: 1. Die Fruchtkörper der „Fungi imperfecti“	295
2. Die Fruchtkörper der Laboulbeniales	300
IV. Phylogenie	301
Literatur	301
1. Verwandtschaftliche Beziehungen der Eumycetes	302
2. Pilze aus früheren Erdperioden	310
Übersicht über das System der Eumycetes	311
V. Verbreitung der Pilze	315
Zahl der Pilze	315
Geographische Verbreitung der Pilze	316
VI. Ökologie der Pilze	319
Literatur	319
a) Brackwasserbewohner	320
b) Süßwasserpilze	321
c) Bodempilze	321
α) Hexenringe S. 321. — β) Wassergehalt des Substrates und Pilzwachstum S. 322. —	
γ) Wasserabgabe der Pilze S. 322. — δ) Bodenbeschaffenheit und Pilzvorkommen S. 323. —	
ε) Lichteinfluß auf das Pilzwachstum S. 323. — ζ) Wärme und Pilzwachstum S. 324	
d) Symbiose	324
α) Peritrophe Mycorrhiza S. 324. — β) Ektotrophe Mycorrhiza S. 325. — γ) Endotrophe	
Mycorrhiza S. 327. — δ) Pilzsymbiose mit Tieren S. 330	
e) Nutzen und Schaden der Pilze	332
α) Pilze der Technik (Hefen, Gärung) S. 332. — β) Speise- und Giftpilze S. 336. — γ) Pilze	
als Holzzerstörer S. 338. — δ) Parasitische Pilze S. 340	
Nachträge	344
Register	347

EUMYCETES (FUNGI).

Allgemeiner Teil.

Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze.

Von

Hans Greis.

Mit 189 Figuren.

Allgemeine Merkmale.

Die Pilze sind chlorophyllose Organismen, deren Zellverbände zu lagerartigen Gebilden (Thalli) verbunden sind. Infolge des Mangels an Chlorophyll ist die Ernährungsweise der Pilze eine heterotrophe. Sie leben von lebender oder toter organischer Substanz; im ersten Falle ist die Lebensweise eine parasitische, im letzten Falle eine saprophytische. Außerdem leben manche Pilze in Symbiose mit höheren Pflanzen oder mit Tieren oder mit Algen; die letztere Symbiose bezeichnet man als Flechtenbildung. Die Zellen der Pilze besitzen außer Plasma echte Zellkerne, die sich mitotisch teilen. Die Zellkerne sind wie bei den übrigen Pflanzen gebaut und bestehen aus einer chromatischen Substanz, die im Ruhekern oft nicht färbbar ist, so daß der Kern leer erscheint, und aus einem oder mehreren Nukleolen. In den Zellen findet sich noch eine Reihe von Einschlüssen, aber keine Chromatophoren und keine Stärkekörner. Stärke fehlt bei den Pilzen vollkommen. Als Reservestoffe sind Glykogen und Fett verbreitet. Die Zellwände bestehen aus Zellulose oder Chitin, oder aus beiden Stoffen. Die *Archimycetes* haben nackte Protoplasten.

Die Pilze sind in ihren niedersten Vertretern einzellig, sonst mehrzellig. Die Zellen sind bei den höheren Pilzen langgestreckt, schlauchförmig, und teilen sich nur in einer Richtung, so daß sie fadenförmig hintereinander liegen. Solche Fäden heißen Hyphen und ihre Gesamtheit nennt man Mycel. Die Hyphen haben Spitzenwachstum; sie können unseptiert sein, wie bei den *Phycomycetes*, oder durch echte Querwände oder Pseudosepten — letzteres besonders bei manchen *Oomycetes* in hohem Alter — in Zellen unterteilt sein. Besteht das Mycel nur aus einer einzigen Zelle, so spricht man von cönozytischen Mycelien. Die Zellen der Pilze sind ein- oder mehrkernig.

Bei den höheren Pilzen, den *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* und *Fungi imperfecti*, entstehen auf den Mycelien verschiedengestaltige Fruchtkörper. Die Fruchtkörper der *Ascomycetes* gehören der Haplophase an, die der *Basidiomycetes* der Dikaryophase, d. i. der Paarkernphase, die sich dadurch auszeichnet, daß die Zellen zu Paaren angeordnete Kerne besitzen. Die Paarkernigkeit verdankt ihre Entstehung einem echten Befruchtungsvorgang oder einem Ersatz-Befruchtungsvorgang. Die Dikaryophase besitzen nur die Pilze. Die Pilze sind Haplobionten oder Haplodiplobionten. Bei den *Phycomycetes* und den *Ascomycetes* überwiegt die Haplophase, bei den *Basidiomycetes* die Dikaryophase. Die Diplophase ist in allen Fällen nur von kurzer

Dauer, lediglich bei einigen Formen mit einem antithetischen Generationswechsel erreicht sie einen größeren Umfang. Kernphasenwechsel, das Abwechseln zwischen Zellen mit haploiden und solchen mit diploiden Kernen, ist bei den Pilzen mit Ausnahme einiger parthenogenetischer Formen stets vorhanden. In manchen Fällen geht mit dem Kernphasenwechsel ein Ernährungswechsel Hand in Hand, besonders bei den Rostpilzen, bei denen es neben Formen, die sowohl in der Haplo- wie Dikaryophase auf dem gleichen Wirt leben, auch solche gibt, die in der Dikaryophase auf einem anderen Wirt leben als in der Haplophase. Solche Formen nennt man wirtswechselnde oder heterözische im Gegensatz zu den autözischen, die immer auf dem gleichen Wirt leben. Der Kernphasenwechsel ist stets mit einer Reduktion der Chromosomenzahl verbunden, die in der Meiosis erfolgt. Die Meiosis erfolgt entweder bei der Sporenbildung oder bei der Zygotenkeimung.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der Pilze zeigt die mannigfaltigsten Formen auf und besteht in zwei Hauptteilvergängen, in der Zytogamie oder Zellverschmelzung, der früher oder später die Karyogamie oder Kernverschmelzung folgt. Zytogamie und Karyogamie sind bei den niederen Pilzen, so den *Phycomycetes*, in der Regel enge miteinander verbunden, doch verzögert sich bei den höheren *Phycomycetes*, so den *Zygomycetes*, die Karyogamie zeitlich und bei den *Asco-* und *Basidiomycetes* auch räumlich, voneinander getrennt durch die Dikaryophase. Der Ort, an dem die Karyogamie stattfindet, heißt Zeugite, der Ort, an dem die Reduktionsteilung abläuft, Gonotokont (= Ort der Gonen- (= Tetraden, Sporen-) bildung). Die Sporen entstehen entweder endogen in bestimmt gestalteten Behältern, oder exogen an Sporenträgern. Geht der gesamte Vegetationskörper in der Fruchtkörper- bzw. Sporenbildung auf, so spricht man von holokarpischen Formen; werden die Fruchtkörper und Sporen nur von einem Teil des vegetativen Gewebes gebildet, so nennt man die betreffenden Pilze eukarpisch.

Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt bei einigen Wasserpilzen durch Zoosporen, sonst durch endogene Sporen in Sporangien, oder durch abgeschnürte Zellen (Konidien, exogene Sporen), oder durch Zerfall von Hyphen (Oidien), oder auch durch Zerfall von Mycelien. Ganze Mycelien oder Mycelteile können zu Dauergewebe (Sklerotien) umgebildet sein; oder einzelne Zellen werden zu derbwandigen Dauersporen (Gemmen, Chlamydosporen).

I. Morphologie und Anatomie.

Zitierte Literatur.

Allgemeine Werke. DeBary, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884. — Brefeld, O., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze I—IV, Leipzig 1872, 1874, 1877; V. Botanische Untersuchungen über Hefenpilze, 1880; VI—X. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, 1887—1891. — Clements, Fr. E. and Shear, C. L., The Genera of Fungi, New York 1931. — Gäumann, E., Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena 1927. — Gwynne-Vaughan, H. C. L., The Structure and Development of the Fungi, 2. Aufl. Cambridge, Univ. Press 1937. — Kniep, H., Die Sexualität der niederen Pflanzen, Jena 1928. — L. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl. I. Pilze, I.—II. Abteilung, bearb. v. Winter, G. 1880—1887; III. Abt. bearb. v. Rehm, H. 1887—1892; IV. Abt. bearb. v. Fischer, A. 1892 — Saccardo, P. A., Sylloge Fungorum I—XXIV, Padua 1890—1941. — v. Tavel, F., Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena 1892. — Zopf, W., Die Pilze, in Schenk's Handbuch der Botanik 4, 1890. — Während des Druckes erschien: Lohwag, H., Anatomie der Asco- und Basidiomyceten, in Linsbauer, Handb. Pflanzenanatomie VI, 1941, 572 S.; hier wird eine physiologische Anatomie der höheren Pilze gegeben.

Spezielle Literatur. Andrus, C. F. and Harter, L. L., Organisation of the unwallled ascus in two species of *Ceratostomella*, in Journ. Agr. Res. 54, 1937. — v. Büren, G., Die schweizerischen Protomycetaceen mit bes. Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte u. Biologie, in Beitr. z. Kryptogamenflora der Schweiz 5.1, 1915. — Buller, A. H., The function and the fate of the cystidia, in Ann. of Bot. 4, 1910; Researches on Fungi I, 1909; II, 1922; III, 1924; IV, 1931; V, 1933 (London). — Castle, E. S., Orientation of the structure in the cell wall of *Phycomyces*, in Protoplasma 31, 1938. — Craigie, J. H., Function of pycnia in the Rust Fungi, in Nature 120, 1927. — Emmons, C. W., The ascocarps in species of *Penicillium*, in Mycologia 27, 1935. — Falk, R., Die Lenzitesfäule des Koniferenholzes; Hausschwammforschungen, herausgeg. v. Möller, 3, 1909; Die Meruliusfäule des

Bauholzes, ebenda 6, 1912. — Gaillard, A., Le genre *Meliola*, Thèse, Paris 1892. — Greis, H., *Nidulariopsis melanocarpa* Greis, in Hedwigia 75, 1935; Entwicklungsgeschichtl. Unters. an Basidiomyceten I, Z. Entwicklungsgeschichte v. *Lepiota acutesquamosa* Weinm., in Jahrb. f. wiss. Bot. 84, 1937; Entw. Unters. an Bas. II, Fruchtkörperbildung u. Basidienentwicklung v. *Tylostoma mammosum* Fr., ebenda 84, 1937; Entw. Unters. an Bas. III, Die Entstehung d. Wirtelschnallen bei *Coniophora cerebella*, ebenda 84, 1937; Die Entstehung d. Basidiomycetenschnallen aus den Ascomyceten-haken, ebenda 86, 1938; Die Sexualvorgänge bei *Tuber aestivum* und *Tuber brumale*, in Biol. Zentralbl. 58, 1938; Ascusentwicklung von *Tuber aestivum* u. *Tuber brumale*, in Ztschr. f. Bot. 34, 1939. — Har-der, R., Über das Vorkommen von Chitin und Zellulose und seine Bedeutung für die phylogenetische und system. Beurteilung der Pilze, in Ges. d. Wiss. z. Göttingen, Nachr. aus d. Biologie 3, 1937. — Harper, R. A., Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain Mildews, Publ. Carnegie Inst. Washington, 1905. — Hoehnck, W., On three pythiaceae *Oomycetes*, in Beih. Bot. Centralbl. 55, 1936. — Hopkins, E. W., Microchemical tests on the cell walls of certain Fungi, Cellulose and Chitin, in Trans. Wisconsin Acad. Madison 24, 1929. — Jahn, A., Über Wachstum, Plasmaströmung und veg. Fusionen bei *Humaria leucoloma*, in Ztschr. f. Bot. 27, 1934. — Juel, H. O., Die Kernteilungen in den Basidien, in Jahrb. f. wiss. Bot. 32, 1898; Cytologische Pilzstudien, in Nova Acta R. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. IV. 4, 1916. — Kniep, H., Beitr. z. Kenntnis d. Hymenomyceten I und II, in Ztschr. f. Bot. 5, 1913; Beitr. z. Kenntn. d. Hymen. III, ebenda 7, 1915; Über d. Bedingungen der Schnallenbildung bei d. Basidiomyceten, in Flora, N. F. 11/12, 1918. — Knoll, F., Unters. über den Bau und die Funktionen d. Cystiden, in Jahrb. f. wiss. Bot. 50, 1912. — Levine, M., Studies in the cytology of the Hymenomycetes, especially *Boleti*, in Bull. Torrey Bot. Club 40, 1913. — Loh-wag, H., Zur Homologisierung d. Konidien v. *Ascoidea*, in Biologia Generalis 2, 1926; Das Oogon als Wesensbestandteil der Geschl.-organe im Pilzreich, ebenda 3, 1927; Mykolog. Studien XIV, Zur Anatomie des Strangmycels v. *Gyrophana lacrymans* (Wulf) Pat., in Annales mycologiques 36, 1938. — Maire, R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes, in Bull. Soc. Mycol. de France 18. Suppl., 1902; Thèse, Paris 1902. — Martens, P. L., L'origine du crochet et de l'anse d'anastomose chez les Champignons supérieurs, in Bull. Soc. Mycol. de France 48, 1932. — Martin, E. M., Cytological studies of *Taphrina coryli* Nishida on *Corylus americana*, in Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts and Lett. 21, 1924. — Nabel, K., Über d. Membran niederer Pilze, besonders von *Rhizidiomyces bivellatus* nov. spec., in Arch. f. Mikrobiol. 10, 1939. — Neuhoff, W., Zytologie u. systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen, in Bot. Arch. 8, 1924. — Noble, M., The Morphology and Cytology of *Typharia trifolii* Rostr., in Ann. of Bot. N. S. 1, 1937. — Patouillard, N., Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hymenomycètes, Thèse Pharm., Paris 1900. — Proskeriakow, N. J., Über die Beteiligung des Chitins am Aufbau der Pilzwand, in Biochem. Ztschr. 167, 1926. — Schröter, J., in E. P. I. Aufl. I 1 (1892) 42. — Schuhmacher, J., Das Ekto-plasma der Hefezelle, Unters. über d. chem. Zusammensetzung d. Zellmembran u. d. Kittsubstanz d. Hefezelle, in Centralbl. f. Bakteriol. I. 108, 1928. — Solms-Laubach, zu, H., *Ustilago Treubii* Solms, in Ann. jard. bot. de Buitenzorg 6, 1887. — Thomas, R. C., Composition of fungus hyphae, in Amer. Journ. of Bot. 15, 1928. — Varitchak, B., Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes, in Le Botaniste 23, 1931. — Zellner, J., Chemie d. höheren Pilze, Leipzig 1907. — Zickler, H., Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55, 1937. — Ziegenpeck, H., Über Jod unter Blaufärbung aufnehmende Stoffe in den Asci von Flechten (Isolichenin), in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 42, 1924.

Die Zelle.

Die äußere Gestalt der Pilzzelle ist in den überwiegenden Fällen schlauchförmig; nur bei den niederen Gruppen, den *Archimycetes*, die vielfach zu den Pilzen gerechnet werden, und bei den *Saccharomycetes* unter den *Ascomycetes* kommen ovale oder kugelige, freie Zellen vor (Fig. 1). Das Protoplasma ist in der jugendlichen Zelle feinkörnig oder granuliert, in älteren Zellen ist es von vielen, manchmal sehr großen, Vakuolen durchsetzt und erscheint dann schaumig. Im Plasma der Zellen liegen ein, zwei oder viele Kerne. Während bei manchen Familien die Zellen ein eigenständiges Leben führen, so z. B. bei den *Saccharomycetes*, sind sie bei den weitaus meisten Pilzen zu Verbänden zusammengeordnet, zu Hyphen, und diese wiederum zu größeren Komplexen, den Mycelien (Fig. 2). Die keimende Spore treibt an einer oder an mehreren Stellen, die vorgebildet sein können oder nicht, Keimschläuche hervor, die dicht mit Protoplasma gefüllt sind. Die Keimschläuche wachsen bei manchen Arten nur langsam, bei anderen dagegen sehr schnell und unter lebhafter Verzweigung zum Mycel heran. Bei den *Phycomycetes* bleibt das Mycel durch das ganze Leben hindurch einzellig und Querwände werden nur ausgebildet, wenn die Fortpflanzungsorgane oder -zellen abgegliedert werden.