

Phylogenie der Pilze

I. KRISAI-GREILHUBER

Abstract: Phylogeny of fungi. Progress in molecular biological research and consistent phylogenetic analyses increased the knowledge about fungal phylogeny enormously. In a short overview the up-to-date phylogeny and the current phylogenetic classification as a result of the international AFTOL (assembling the fungal tree of life) project is presented.

Key words: Phylogeny, mycota, fungi, mycological systematics.

Einleitung

Pilze sind unverzichtbar für das einwandfreie Funktionieren von Ökosystemen. Ihre Lebensweise als Saprotrophe hilft organische Substanzen abzubauen und zu mineralisieren. Als symbiontische Pilze sind sie verantwortlich für bessere Wachstumsraten ihrer Wirtsorganismen (etwa Mykorrhizapilze) oder für bessere Verdauung bei Tieren. Neben diesen positiven Rollen sind sie als Parasiten wichtige negative Faktoren in Land- und Forstwirtschaft, sowie der Medizin. Sie sind in weiterer vielfältiger Weise bedeutend für den Menschen: bei der Herstellung von Lebensmitteln, Milchprodukten und alkoholischen Getränken, Antibiotika, bei der biotechnologischen Gewinnung von Zitronensäure, Vitamin C, sowie als Speisepilze, Giftpilze, Heilpilze und psychotrope Pilze.

Traditionellerweise basierte die Erforschung der Evolution der Pilzgruppen im Zeitablauf bisher auf vergleichender Morphologie, Zytologie, Zellwandchemie, Ultrastruktur und wegen der schlechten Verfügbarkeit nur zu einem geringen Grad auf Fossilien (KIRK et al. 2001). Die Zahl der weltweit existierenden Pilze kann aufgrund des immer noch mangelhaften Erforschungsgrades nur schwer extrapoliert werden. Eine konservative Schätzung geht von einem absoluten Minimum von 712.000 weltweit existierenden Pilzarten aus (SCHMIT & MUELLER 2007). Die tatsächliche Anzahl der Pilze dürfte jedoch weit höher liegen. Eine progressive Schätzung liefert HAWKSWORTH (2001) mit bis zu 1,5 Millionen! Von dieser Fülle an Arten sind bisher nur ca. 80.000 Arten beschrieben (SCHMIT & MUELLER 2007).

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts brachten kladistische und molekulare Studien große Fortschritte in der Erforschung der Pilztaxa und im Verstehen der Verwandtschaft pilzlicher Stämme.

Das Prinzip der phylogenetische Systematik

Innerhalb der Evolutionsbiologie ist die phylogenetische Systematik (Kladistik) die Methode der Wahl zur Feststellung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft. In der modernen phylogenetischen Systematik strebt man bekanntlich danach, monophyletische Gruppen zu bilden und nichtmonophyletische Gruppen zu beseitigen, sobald die Datenlage das erlaubt. Dabei sind folgende Begriffe und Prinzipien wichtig (siehe z. B. WILEY 1981):

Monophyla sind Gruppen von Arten, die die Stammart und alle Abkömmlinge umfassen. Das Merkmalskriterium dafür ist das spezielle abgeleitete Merkmal (Synapomorphie), das bei der Stammart erstmals auftrat und im Originalzustand oder in abgewandelter Form nur bei dieser Gruppe vorkommt.

Paraphyla sind Gruppen von Arten, die zwar eine Stammart und einige, aber nicht alle Abkömmlinge umfassen. Solche Gruppen wurden von den Systematikern auf Grund von ursprünglichen Merkmalen (Plesiomorphien) gebildet. Ihnen fehlt sozusagen ein abgeleiteter Teil, der im System an anderer Stelle eingesetzt wird. Die meisten Taxonomen erachten solche paraphyletische Gruppen nicht mehr für wünschenswert, weil die Merkmalsverteilung im System nicht korrekt wiedergegeben wird.

Polyphyla sind Gruppen von Arten, deren Stammart einer anderen Gruppe zugeordnet wird. Solche Gruppen wurden auf Grund von Merkmalskonvergenzen (Ähnlichkeiten, die keinen gemeinsamen Ursprung haben) gebildet. Sie werden generell von allen Systematikern als Taxa abgelehnt, sobald man die Polyphyly erkennt.



Abb. 1: Bei der Lungenflechte, *Lobaria pulmonaria*, ist der Pilz der formgebende Teil, der sich mit Apothezien sexuell fortpflanzen kann, die Alge ist untergeordnet. Foto: F. Reinwald.

Ob etwas ein abgeleitetes oder ein ursprüngliches Merkmal ist, wird mit dem Außengruppenvergleich festgestellt: Hat man in der Innengruppe bei einem Merkmalstyp zwei Zustände, so ist derjenige der ursprüngliche, der auch außerhalb bei den nächsten Verwandten vorkommt. Man muss also schon ein gewisses Vorwissen besitzen, was die Innengruppe und die Außengruppe betrifft. Die Polarisierung der Merkmale (Bestimmung, was ist ursprünglich oder abgeleitet) wird automatisch von der verwendeten Software durchgeführt, sobald die Innen- und Außengruppe festgelegt sind.

Mit den Methoden der DNA-Systematik wurde es möglich, stammesgeschichtliche Zusammenhänge wesentlich klarer zu erkennen als früher, da ungleich mehr Merkmale zur Verfügung stehen.

Was sind Pilze?

Pilze können nicht mehr einfach als chlorophyllfreie, heterotrophe, thalliche Eukaryoten mit Zellwand zumindest in einem Lebensstadium (MÜLLER & LÖFFLER 1992) definiert werden. Das wäre keine monophyletische Gruppierung. Die Echten Pilze, Fungi, können heute so abgegrenzt werden: absorbtive heterotrophe Eukaryoten mit Sporen mit Chitin, ohne Plastiden, ohne Phagotrophie und tubuläre Cilien, mit Lysinsynthese über den AAA-Pfad und mit Mitochondrien mit flachen Cristae (CAVALIER-SMITH 2001).

Fossilbefunde und evolutionäre Radiation

Die Substitutionsrate in DNA-Sequenzen ist ein Maß für den Zeitraum der evolutionären Ausbreitung (KIRK et al. 2001). BERBEE & TAYLOR (1993) berechne-

ten die Entstehung der Chytridiomycota ungefähr vor 550 Millionen Jahren, der Abtrennung der Ascomycota-Basidiomycota-Linie vor ca. 400 Millionen Jahren, viele Schlauchpilzhefen und Schimmelpilze entstanden nach dem Erscheinen der Angiospermen in den letzten 200 Millionen Jahren.

Neue Fossilfunde und verbesserte analytische Methoden unterstützen die Entstehung aller existierenden Stämme im Devon. *Paleopyrenomycites devonicus* ist ein fossiler Schlauchpilz aus dem Unteren Devon (TAYLOR & BERBEE 2007). *Prototaxites* wird neuerdings aufgrund bestimmter Kohlenstoffisotope als fossiler heterotropher Organismus und angesichts der tubulären anatomischen Struktur als Pilz aus dem Unteren Devon interpretiert (BOYCE et al. 2007).

Die Phylogenie der Pilze in Standardwerken und wichtiger Literatur

Die im Standardwerk KIRK et al. (2001) präsentierte Klassifikation der Stammesgeschichte listet pilzliche Organismen in drei Reichen (Fungi, Chromista, Protozoa) auf. Dabei sind Animalia und Fungi Schwesterngruppen die von choanozoen-ähnlichen Vorfahren innerhalb der Protozoen abstammen. Für die früher diskutierte Hypothese der Abstammung der Asco- und Basidiomycota von den Rotalgen wurde keine molekulare Bestätigung gefunden. Pilzähnliche Organismen in den beiden anderen Reichen (Chromista, Protozoa) sind polyphyletisch entstanden. Innerhalb der **Protozoa** sind die pilzähnlichen Organismen alle Schleimpilzgruppen, die jedoch untereinander nicht näher verwandt sind. Die Acrasidae gehören zu den amöboiden flagellaten Protozoen. Die echten Schleimpilze, Protosteliden und Dictyosteliden fallen in ein Cluster mit den Rhizopoda, Plasmodiophoridae stehen bei den amöboiden, photosynthetischen Chlorarachniden und Cercomonaden. Innerhalb des Reiches **Fungi** (Echte Pilze) unterstützen molekulare Daten die Monophylie von Asco- und Basidiomycota. Innerhalb der Ascomycota nimmt *Neolectia* eine basale Position ein, gemeinsam mit *Pneumocystis*, *Schizosaccharomyces* und den Taphrinales, angeführt als Archiascomycetes. Chytridiomycetes und Zygomycetes sind polyphyletisch. Die Glomales erscheinen basal zu den Asco- und Basidiomycetenlinien. Das steht augenscheinlich im Zusammenhang mit ihrer Rolle als Mykorrhizapilze assoziiert mit den ersten Landpflanzen, belegt durch Funde von fossilen Glomales im Ordovicium. Andere Zygomycetengruppen bilden separate Linien und implizieren dadurch, dass Geißeln unabhängig voneinander mehrmals verloren wurden und auch Zygosporien mehrmals entstanden sind (KIRK et al. 2001).

Die überwiegend autotrophen **Chromista** (auch Stramenopila, Heterokonta) enthalten zwei separate he-

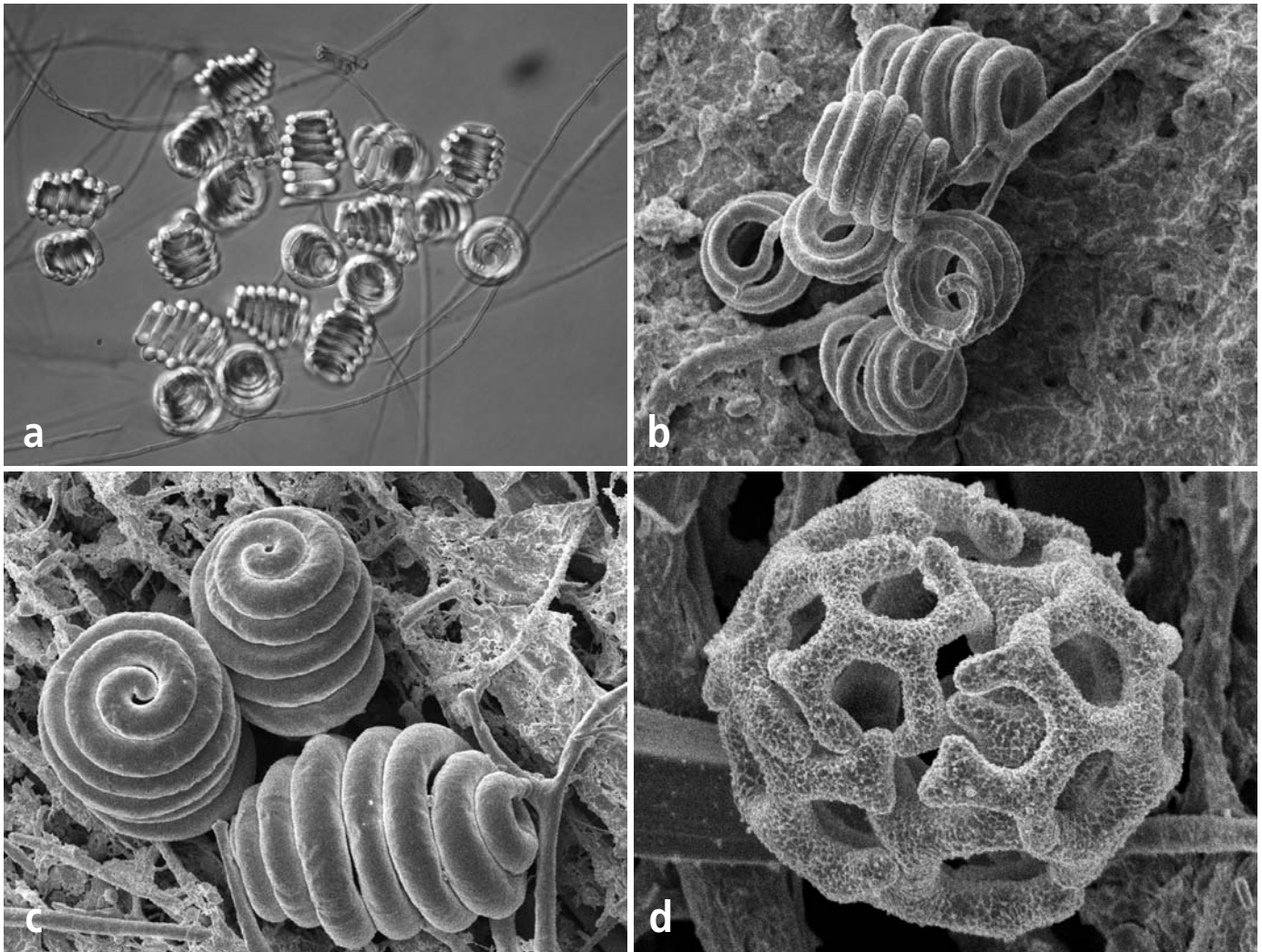


Abb. 2: Aeroaquatische Hyphomyceten. (a) *Helicodendron tubulosum*, (b) *Helicodendron luteoalbum* (c) *Helicodendron sessile* (d) *Clathrosphaerina zalewskii*. Diese mitosporen Pilze, die Konidien ausbilden, waren früher bei der künstlichen Gruppe der Fungi imperfecti, aufgrund molekularer Daten können sie heute den Schlauchpilzen zugeordnet werden (Voglmayr, pers. Mitt.). Foto: H. Voglmayr.

terotrophe Linien mit pilzlichen Organismen, die beide von einem ancestralen heterokonten Flagellaten mit Chloroplasten abstammen. Die eine Linie umfasst die Oomyceten und Hyphochytridien gemeinsam mit dem marinen Flagellaten *Developayella*, die andere Linie die Labyrinthulomycota (Schleimnetze) und Thraustochytridien. Innerhalb der Oomyceten werden zwei Unterklassen gut unterstützt: Peronosporomycetidae und Saprolegniomycetidae. Die Eipilze (Oomyceten) gehören also nicht mehr zu den Pilzen, sondern zu den Pflanzen. Sie sind heute eine Abteilung innerhalb der Stramenopilen (auch Chromista oder Heterokonta) und näher mit Braunalgen, Goldalgen und Kieselalgen verwandt als mit den Echten Pilzen. Sie haben die Fähigkeit zur Photosynthese wieder verloren (WIKIPEDIA 2007).

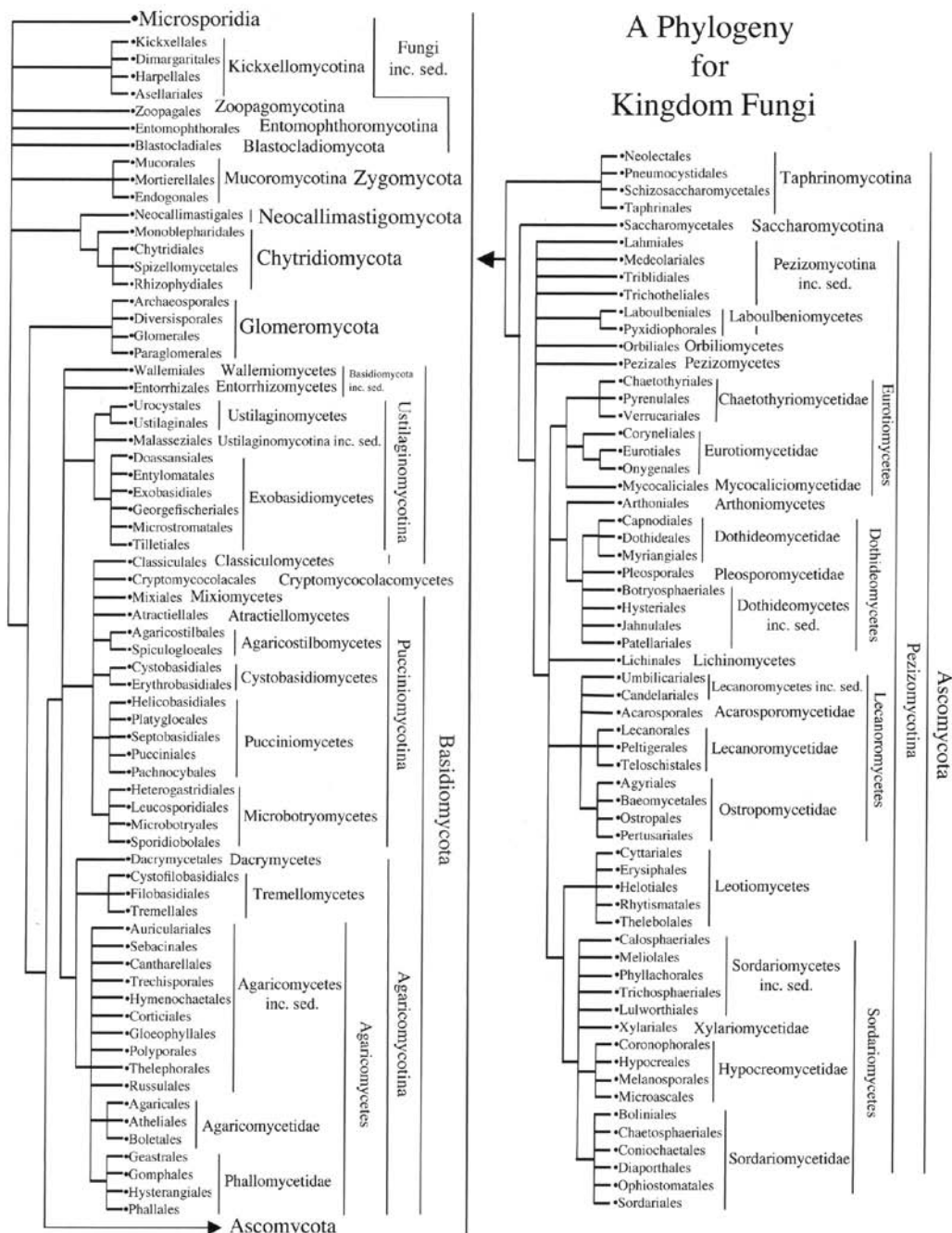
Hinlänglich bekannt ist mittlerweile auch die Tatsache, dass Flechten keine Pflanzen sind, sondern bei den Pilzen stehen. Sie sind symbiontische Organismen zwi-

schen einem Pilz und einer oder mehreren Grünalgen bzw. Cyanobakterien. Da sich nur der Pilz sexuell fortpflanzen kann und auch meist formgebend ist, werden sie zu den Pilzen gestellt, sie sind großteils Schlauchpilze (Abb. 1).

Im Reich **Fungi** erkennen KIRK et al. (2001) vier Stämme an: Ascomycota, Basidiomycota, Chytridiomycota und Zygomycota. Die Deuteromycotina (Fungi imperfecti) können nicht mehr als formales Taxon akzeptiert werden, da sie polyphyletisch sind; es sind Pilze, die entweder das sexuelle Stadium verloren haben oder Anamorphe anderer Stämme, besonders von Ascomyceten aber auch von Basidiomyceten. Mit Hilfe molekularer Methoden ist es heute möglich, diese den jeweiligen Stämmen zuzuordnen (Abb. 2).

Ein weiteres modernes Standardwerk ist "The Mycota VII" (MCLAUGHLIN et al. 2001a, b), das Kapitel über alle Pilzgruppen enthält. Doch in den letzten fünf

Abb. 3:
Phylogenetischer
Baum des Reiches
Pilze aus BLACKWELL et
al. (2007).



Jahren hat sich die molekularbiologische Erforschung der Pilze sehr beschleunigt und neue Ergebnisse revolutionierten das System weiter, so dass beide Standardwerke (KIRK et al. 2001; McLAUGHLIN et al. 2001a, b) bereits wieder einer neuen Auflage bedürften. Weitere wichtige Meilensteine in der Beschaffung eines Überblicks über die Phylogenie der Pilze sind ADL et al. (2005), LUTZONI et al. (2004), TEHLER et al. (2003) und TAYLOR et al. (2004). LUTZONI et al. (2004) stellen die erste kollektive Analyse des AFTOL Projektes vor (siehe unten).

Die phylogenetische Analyse von vier kombinierten nucleären protein-codierenden Gensequenzen, die opi-

stokonte Protisten und basale Metazoa und Pilze miteinschloss, wies nach, dass *Nuclearia*, ein Protist, das Schwestertaxon der Fungi ist (STEENKAMP et al. 2006). Die Feststellung, dass die monophyletischen Choanoflagellata näher mit den Animalia als mit den Fungi verwandt sind, schwächt die Hypothese von CAVALIER-SMITH (2001), dass ein choanoflagellatenähnlicher Organismus der direkte Ancestor von Pilzen und Tieren gewesen sein könnte. Die molekularen Daten weisen auch andere Hypothesen, z. B. die Gruppierung von Pflanzen mit Pilzen oder von Tieren und Pflanzen zurück (BLACKWELL et al. 2007).

Die derzeit modernste Phylogenie der Pilze

In den letzten Jahren hat sich durch die rasante Vermehrung des Wissens aufgrund molekularbiologischer Forschung, vor allem der DNA-Sequenzierung unterschiedlicher Gene, auch die Kenntnis der Phylogenie der Pilze verbessert. Maßgeblich dazu beigetragen haben die revolutionären Projekte „deep hypha“ und „AFTOL – Assembling the Fungal Tree of Life“ (BLACKWELL et al. 2007). Viele Zweige des Pilzstammbaumes sind mittlerweile gut unterstützt. Für einen guten Überblick über den gegenwärtigen Stand der wissenschaftlichen Erforschung der pilzlichen Phylogenie ist es am schnellsten, die jüngst erschienene „deep hypha“ Ausgabe der *Mycologia* zu studieren (SPATAFORA et al. 2007a). Die darin vorgestellte Phylogenie des Pilzreiches ist das Ergebnis der AFTOL-Initiative und vieler weiterer unabhängiger Forschungsgruppen. Die Teilnehmer am Projekt fokussierten ihre Untersuchungen auf nukleäre rRNA Gene und die Protein-codierenden Loci *tef1* und *rpb1* und *rpb2* als molekulare phylogenetische Marker. Multigen-Datensätze verstreut über das ganze Pilzreich entstanden und wurden mit aktuellen phylogenetischen Algorithmen analysiert. Daraus resultierte die derzeit modernste phylogenetische Rekonstruktion der Pilze (Abb. 3).

Die **Mikrosporidien**, die früher zu den Protozoen gezählt wurden, sind extrem reduzierte Pilze und stehen basal, aber *incertae sedis*, im Pilzstammbaum (BLACKWELL et al. 2007). Sie haben keine Flagellen und keine Mitochondrien, die Sporen jedoch eine Zellwand mit Chitin. Sie parasitieren in Tieren, auch im Menschen, und haben gemeinsam mit den Hefen die kleinste bekannte Genomgröße aller eukaryotischen Organismen (STRETT 1994 in CAVALIER-SMITH 2001).

Wichtige Teilergebnisse von AFTOL sind etwa die gewonnenen Synapomorphien für tiefe Verzweigungen in Zusammenhang mit der Septenultrastruktur, z. B. Monophylie der Agaricomycotina mit Ustilaginomycotina, Monophylie der Dimargaritales mit Trichomycetes s. str. (CELIO et al. 2007).

JAMES et al. (2007) erhärten die Tatsache, dass **Chytridiomycota** paraphyletisch sind. Sie unterscheiden 14 Stämme, die eine paraphyletische Verwandtschaft zu anderen begeißelten Pilzen, etwa den Blastocladales oder auch zu *Olpidium* haben.

Auch die **Zygomycota**, so wie bisher umschrieben, sind nicht monophyletisch (WHITE et al. 2007). Zwei Trichomycetengruppen, nämlich die Amoebidiales und Eccrinales, können nicht mehr als Pilze geführt werden, sondern sind Protisten, und die anderen Repräsentanten sind paraphyletisch. Basidiobolaceae erscheinen als Schwestergruppe der Entomophthorales. Glomeromy-

cota gelten als Schwestergruppe zu Basidiomycota mit Ascomycota (=Dicaryomycota, Dicarya) (SCHÜBLER et al. 2001). Neue molekulare Befunde anhand proteincodierender Gene bestätigen die Monophylie, aber zweifeln die Verwandtschaft mit den Dicaromycotina an (REDECKER & RAAB 2007).

Die **Agaricomycota** lassen eine Gliederung in drei Unterabteilungen erkennen: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina und Agaricomycotina. Die Unterabteilung Pucciniomycotina (Rostpilzartige) enthält die eigentlichen Rostpilze (Pucciniales = Urediniales) und verwandte Teliosporen-produzierende Taxa (z. B. Septobasidiales, Sporidiales). Sie enthält insgesamt acht große Stämme, eingestuft als Klassen mit 18 Ordnungen (AIME et al. 2007).

Die Unterabteilung Ustilaginomycotina (Brandpilzartige) umfasst jetzt drei Klassen mit 11 Ordnungen (BERGEROW et al. 2007).

Die Unterabteilung Agaricomycotina (Hymenomycetes) umfasst die Klassen Tremellomycetes, Dacrymycetes und Agaricomycetes. Phragmobasidien gibt es in allen drei Klassen, Holobasidien nur in den Agaricomycetes. Letztere enthalten acht Unterstämme, klassifiziert als Unterklassen und Ordnungen. Auffällig sind dabei viele Homoplasien (Konvergenzen) bezüglich der Fruchtkörpermorphologie (HIBBETT 2007).

Die Ordnung Hymenochaetales wird beherrscht von holzabbauenden, zumeist Weißfäule hervorrufenden Arten, die früher in den künstlichen Familien Corticiaceae, Polyporaceae und Stereaceae zusammengefasst wurden. Für diesen Stamm gibt es keine eindeutige morphologische Synapomorphie, jedoch haben fast alle bisher ultrastrukturell untersuchten Arten dolipore Septen mit durchgehendem Parenthesom (LARSSON et al. 2007).

Die Ordnung Cantharellales beinhaltet die Gattungen *Cantharellus*, *Craterellus*, *Hydnum*, *Clavulina*, *Membranomyces*, *Multiclavula*, *Sistotrema*, *Botryobasidium*, die Familien Ceratobasidiaceae und wahrscheinlich *Tulasnella* (MONCALVO et al. 2007).

Die Unterklasse Phallomycetidae wird vorgeschlagen für den gomphoid-phalloiden Stamm mit den vier gut unterstützten Ordnungen Geastrales, Hysterangiales, Phallales und Gomphales. Die ersten drei Ordnungen sind rein gastroid. In den Gomphales lässt sich die gastroide Morphologie von epigäischen, nicht gastroiden Taxa (z. B. *Ramaria*) ableiten. Hingegen sind trüffelähnliche Formen die Ausgangsform für stinkmorchelartige Fruchtkörper (HOSAKA et al. 2007).

Die Russulales (Täublingsartige) enthalten nicht nur Hutpilze, sondern eine bemerkenswerte Mannigfaltigkeit an Fruchtkörperformen: resupinate, scheibenför-

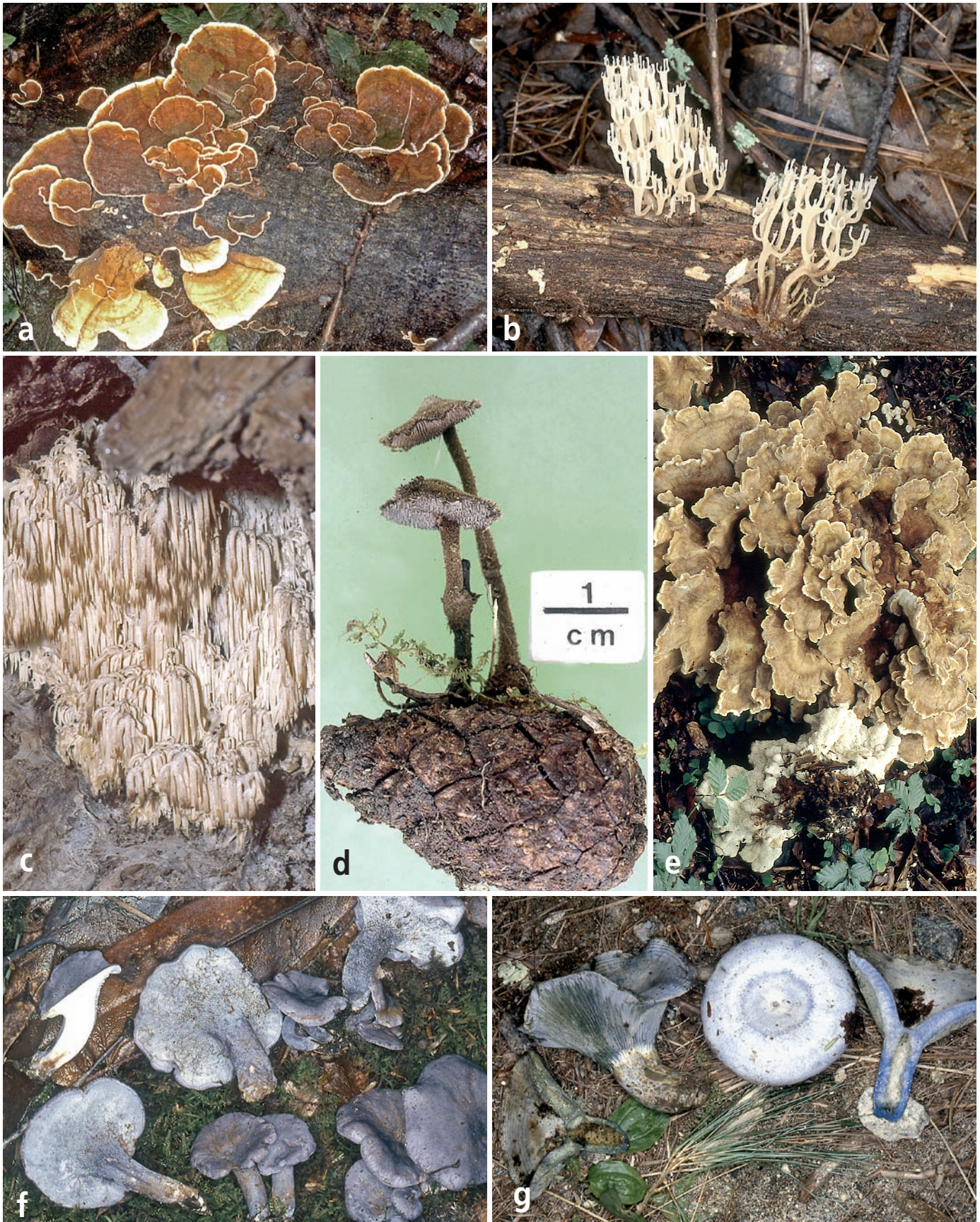


Abb. 4: Fruchtkörpertypen der Russulales. (a) stereoid: *Stereum subtomentosum*, (b) clavarioid: *Artomyces pyxidatus*, (c) ondontioid: *Hericium alpestre*, (d) hydroid pileat: *Auriscalpium vulgare*, (e) polyporoid: *Bondarzewia mesenterica*, Foto: F. Reinwald, (f) pileat poroid: *Albatrellus coeruleoporus*, (g) pileat lamellär: *Lactarius indigo*.

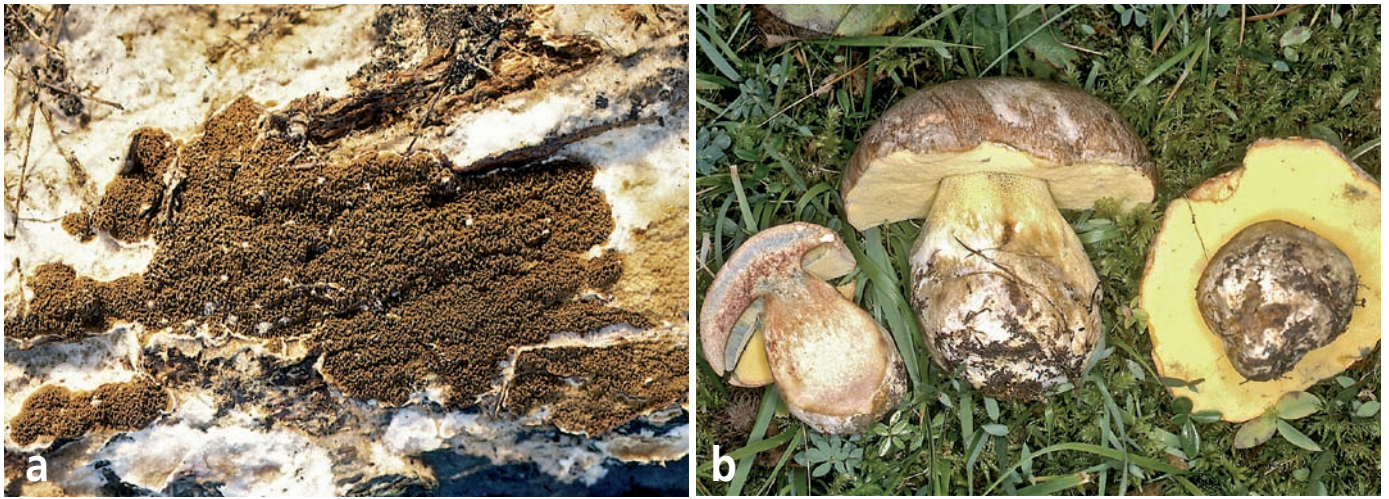


Abb. 5: Fruchtkörpertypen der Boletales. (a) merulioide: *Serpula himantioides*, (b) boletoid: *Boletus fechtneri*, (c) sessile pileate lamellär: *Tapinella panuoides*, Foto: W. Klofac, (d) pileate lamellär: *Gomphidius maculatus*, (e) gastroid: *Pisolithus tinctorius*, (f) gastroid: *Calostoma ravenelii*.





Abb. 6: Fruchtkörpertypen der Agaricales. **(a)** resupinat glatt: *Cylindrobasidium evolvens*, Foto: W. Zöhner, **(b)** clavarioid: *Clavaria zollingeri*, **(c)** cyphelloid: *Schizophyllum commune*, **(d)** sessil pileat lamellär: *Anthracophyllum archeri*, **(e)** pileat lamellär: *Amanita caesarea*, **(f)** gastroid: *Cyathus olla*.



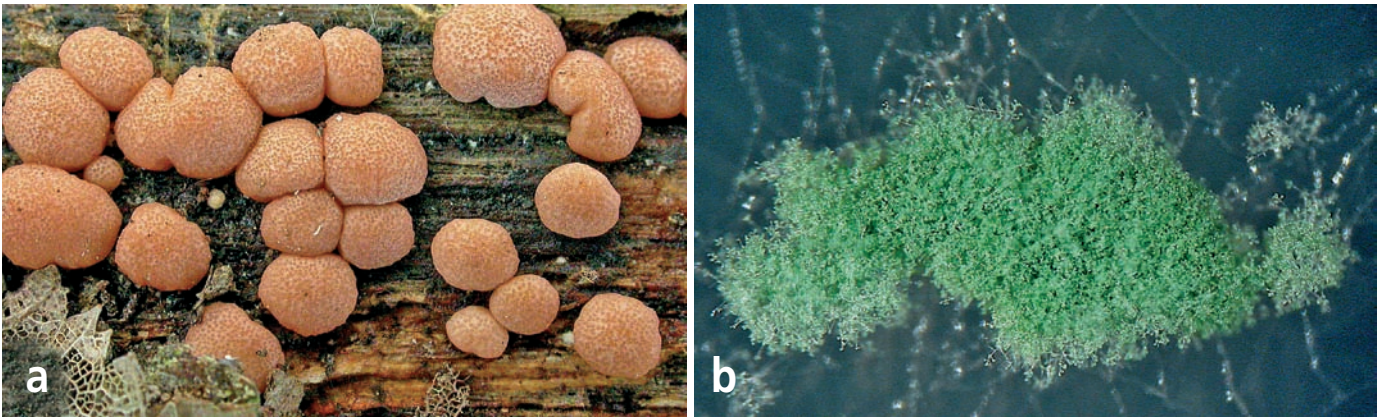


Abb. 7: Hypocreomycetidae. Teleomorph (a) und Anamorph (b) eines zu den Schlauchpilzen gehörenden Kissenpustelpilzes, also Hauptfruchtform mit sexuell gebildeten Sporen und Nebenfruchtform mit asexuell gebildeten Konidien. (a) *Hypocrea minutispora* (b) *Trichoderma minutisporum*. Foto: W. Jaklitsch.

mige, effus-reflexe, clavarioide, pileate und gasteroide. Hierher gehören 12 Familien mit etwa 80 Gattungen. Sekrethyphen, deren Inhalt sich mit Aldehyd-Schwefelsäure blauschwarz färbt, sind eine gute Synapomorphie für die Russulales (MILLER et al. 2007). In die Russulales gehören jetzt neben den Russulaceae auch Familien und Gattungen, die früher noch bei den Nichtblätterpilzen („Aphylophorales“) untergebracht waren: etwa Stereaceae (*Aleurodiscus*, *Megalocystidium*, *Stereum*, *Xylobolus*), Peniophoraceae, Amylostereaceae, Auriscalpiaceae, Gloeocystidiellaceae, Albatrellaceae, Hericiaceae, und Bondarzewiaceae (Abb. 4).

Die Boletales (Röhrlingsartige) bestehen aus sechs Hauptstämmen im Rang von Unterordnungen: Boletineae, Paxillineae, Sclerodermatineae, Suillineae, Tapinellineae und Coniophorineae. Sie sind eine Schwestergruppe der Agaricales und der Atheliales. Die ursprünglichste Form war wahrscheinlich ein Braunfäule hervorrunder, resupinater oder polyporoider Basidiomycet. (BINDER & HIBBETT 2007) (Abb. 5).

In multiplen Genanalysen können die Agaricales in sechs Hauptstämme aufgelöst werden: agaricoid, trichomatoid, marasmioid, hygrophorid, pluteoid und plicaturosidoid. Ektomykorrhizen bildeten sich mindestens elfmal voneinander unabhängig aus. Derzeit werden 30 Familien, vier autonome Triben und zwei informell benannte Stämme unterschieden (MATHENY et al. 2007) (Abb. 6).

Die Abteilung **Ascomycota** enthält die Taphrinomycotina, Saccharomycotina, und Pezizomycotina (BLACKWELL et al. 2007).

Die am frühesten abzweigenden Linien der Abteilung Ascomycota enthalten Neolectales, Pneumocystidales, Schizosaccharomycetales und Taphrinales. Deren Zusammenfassung in die Unterabteilung Taphrinomycotina (= Archiascomycetes) ist jedoch nicht eindeutig unterstützt (SUGIYAMA et al. 2007).

Die Unterabteilung Saccharomycotina mit der einzigen Ordnung Saccharomycetales besteht zumindest aus 12 Stämmen hefeartiger Pilze (SUH et al. 2007).

Die Unterabteilung Pezizomycotina enthält den Großteil der fädigen, fruchtkörperbildenden und mitosporenbildenden Schlauchpilze. Die Pezizomycetes und Orbiliomycetes mit Apothecien als Fruchtkörper sind dabei basal. Alle anderen Taxa inklusive der flechtenbildenden Schlauchpilze abgeleitet (SPATAFORA et al. 2007b). Die Pezizomycetes enthalten alle Schlauchpilze mit operculaten Asci und meist mit Apothecien. Sie lassen drei Untergruppen erkennen, die derzeit alle in der Ordnung Pezizales eingeordnet werden (HANSEN & PEISTER 2007). Dothideomycetes umfassen die Mehrheit der bitunicaten, stromatösen Schlauchpilze. Aufgrund der molekularen Daten können zwei neue Unterklassen, Pleosporomycetidae und Dothideomycetidae, erfasst werden (SCHOCH et al. 2007). Die Klasse Eurotiomycetes fasst prototunicate, bitunicate und lichenisierte Arten zusammen in den zwei Unterklassen Eurotiomycetidae und Chaetothyriomycetidae. Die Monophylie konnte molekular erhärtet werden (GEISER et al. 2007). Der Großteil der inoperculaten Schlauchpilze mit Apothecien oder Kleistothecien ist in der Klasse Leotiomycetes (WANG et al. 2007) mit den Ordnungen Helotiales, Rhytismatales, Erysiphales, Cyttariales und Myxotrichaceae; mit Ausnahme der Geoglossaceae. Die Morphologie der Erdzunge ist parallel entstanden. Die Fruchtkörpermorphologie ist innerhalb der Klasse sehr divers.

Alle nicht-lichenisierten perithezienbildenden Arten, verwandte cleistothecienbildende und anamorphe Taxa sind in der Klasse Sordariomycetes mit den drei molekular gut unterstützten Unterklassen Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae und Xylariomycetidae sowie weiteren Linien incertae sedis (ZHANG et al. 2007) (Abb. 7).

Die meisten Flechten gehören in die Lecanoromycetes mit drei Unterklassen Acarosporomycetidae, Ostro-

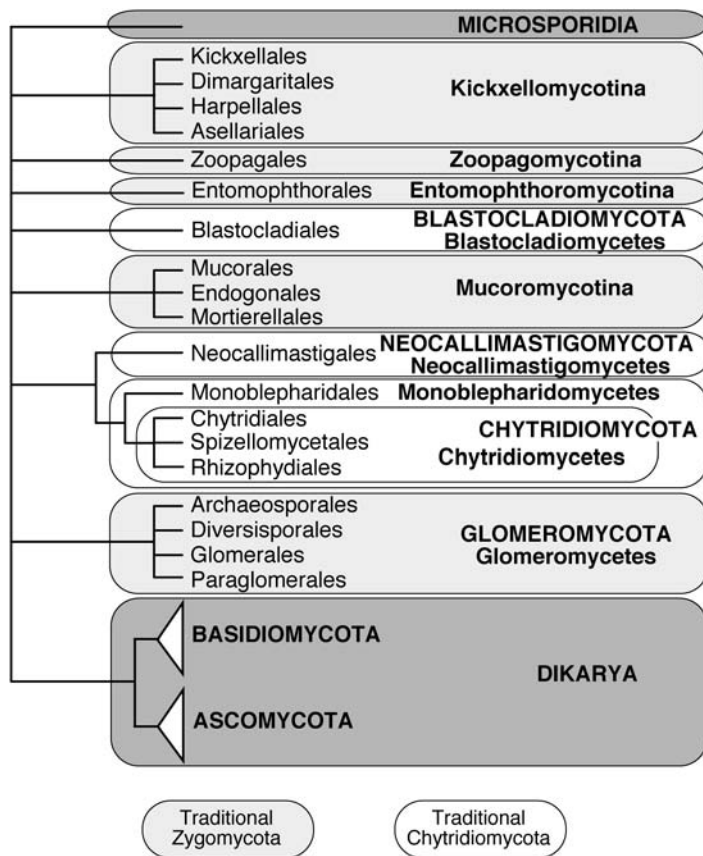


Abb. 8: Phylogenie und Klassifikation der basalen Fungi und Dikarya. Aus HIBBETT et al. (2007).

pomycetidae und Lecanoromycetidae. Hier gibt es jedoch noch Unstimmigkeiten in der Abstimmung mit der traditionellen Verwendung der Ascusmorphologie als systematisches Merkmal (MIADILKOWSKA et al. 2007).

Die aktuelle phylogenetische Klassifikation der Pilze

Mit den aktuellen Ergebnissen der neueren molekularbiologischen Untersuchungen schlagen HIBBETT et al. (2007) jetzt eine umfassende phylogenetische Klassifikation vor (Abb. 8, 9, 10, Tab. 1), die in Lehrbücher und Vorlesungen über Pilze Einzug halten könnte: Sie enthält 195 Taxa von der Domäne bis zum Rang der Ordnung. Davon sind nur 19 neu (teilweise werden auch schon bisher verwendete, aber ungültig beschriebene Namen, validiert): Dikarya (als Unterreich); Chytridiomycota, Neocallimastigomycota (Stämme); Agaricomycetes, Dacrymycetes, Monoblepharidomycetes, Neocallimastigomycetes, Tremellomycetes (Klassen), Eurotiomycetidae, Lecanoromycetidae, Mycocaliciomycetidae (Unterklassen), Acarosporales, Corticiales, Baeomycetales, Candelariales, Gloeophyllales, Melanosporales, Trechisporales, Umblicariales (Ordnungen). Die größten Änderungen gegenüber bisherigen Systemen gibt es dabei in den Chytridiomycota und Zy-

gomycota im klassischen Sinn. Die Chytridiomycota sind sehr eng aufzufassen, Blastocladiomycota und Neocallimastigomycota gehören nicht mehr dazu und sind separate Stämme begeißelter Pilze. Arten, die traditionell bei den Zygomycota waren sind aufgeteilt auf Glomeromycota und einige Unterstämme incertae sedis, wie Mucoromycotina, Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina und Zoopagomycotina. Die Microsporidia sind ebenfalls bei den Fungi, aber noch nicht weiter unterteilt. Einige Gattungen basaler Pilze haben noch eine unsichere Position im Phylogramm und wurden konsequenterweise keinem höheren Taxon zugeordnet, etwa *Basidiobolus*, *Caulochytrium*, *Olpidium* und *Rozella*.

Im Zeitalter des Internets spielt dieses auch bei der Vorstellung der Pilzphylogenie eine wichtige Rolle. Online Pilztaxonomieseiten sprießen und sind eine wichtige aktuelle Informationsquelle, etwa GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/>), tree of life project (<http://tolweb.org/tree/>), Myconet für die Schlauchpilze (alle zitiert in HIBBETT et al. 2007) und natürlich AFTOL (<http://www.clarku.edu/faculty/dhibbett/AFTOL/AFTOL.htm>).

Die hier vorgestellte Phylogenie der Pilze wird weiterhin durch neue Erkenntnisse zu verbessern sein, um dem Endziel, die Stammesgeschichte der Pilze zu entschlüsseln und eine stabile Klassifikation zu erreichen, noch näher zu kommen.

Zusammenfassung

Fortschritte in der molekularbiologischen Forschung und übereinstimmende phylogenetische Analysen haben unser Wissen um die Phylogenie der Pilze entscheidend bereichert. In einem kurzen Überblick wird der heutige Wissensstand und die daraus resultierende Klassifikation als Ergebnis des AFTOL-Projektes (assembling the fungal tree of life) dargestellt.

Danksagung

Ich danke Walter Jaklitsch, Wolfgang Klofac, Friedrich Reinwald und Hermann Voglmayr und für Überlassung von Fotos.

Literatur

- ADL S.M., SIMPSON A.G.B., FARMER M.A., ANDERSEN R.A., ANDERSON O.R., BARTA J.R., BOWSER S.S., BRUGEROLLE G., FENSOME R.A., FREDERICQ S., JAMES T.Y., KARPOV S., KUGRENS P., KRUG J., LANE C.E., LEWIS L.A., LODGE J., LYNN D.H., MANN D.G., MCCOURT R.M., MENDOZA L., MOESTRUP Ø., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., NEARD T.A., SHEARER C.A., SMIRNOV A.V., SPIEGEL F.W. & M.F.J.R. TAYLOR (2005): The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **52**: 399-451.

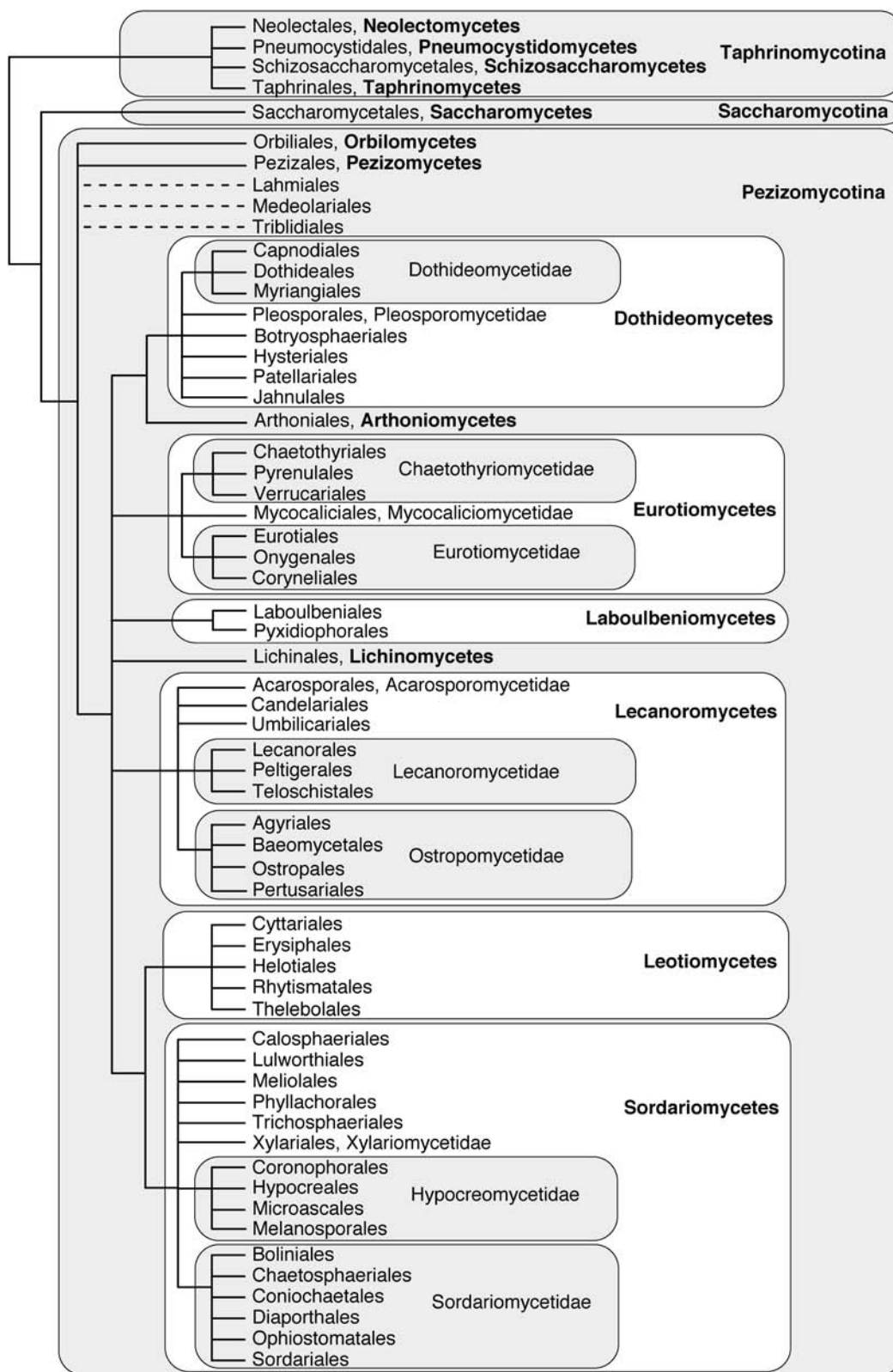


Abb. 9: Phylogenie und Klassifikation der Ascomycota. Aus HIBBETT et al. (2007).

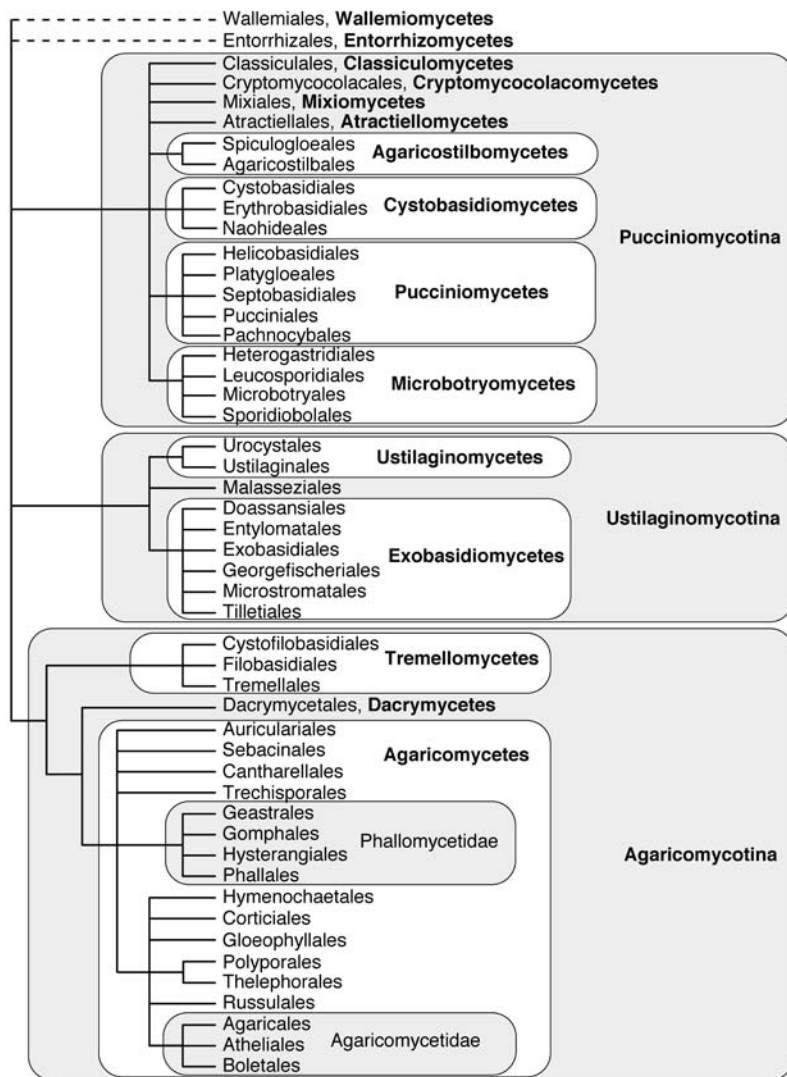


Abb. 10: Phylogenie und Klassifikation der Basidiomycota. Aus HIBBETT et al. (2007).

AIME M.C., MATHENY P.B., HENK D.A., FRIEDERS E.M., NILSSON R.H., PIEPENBRING M., McLAUGHLIN D.J., SZABO L.J., BEGEROW D., SAMPAIO J.P., BAUER R., WEIB M., OBERWINKLER F. & D. HIBBETT (2007 "2006"): An overview of the higher level classification of Pucciniomycotina based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences. — *Mycologia* **98**: 896-905.

BEGEROW D., STOLL M. & R. BAUER (2007 "2006"): A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data. — *Mycologia* **98**: 906-916.

BERBEE M.L. & J.W. TAYLOR (1993): Dating the evolutionary radiations of the true fungi. — *Canad. J. Bot.* **71**: 1114-1127.

BINDER M. & D.S. HIBBETT (2007 "2006"): Molecular systematics and biological diversification of Boletales. — *Mycologia* **98**: 971-981.

BLACKWELL M., HIBBETT D.S., TAYLOR J.W. & J.W. SPATAFORA (2007 "2006"): Research coordination networks: a phylogeny for kingdom fungi (deep hypha). — *Mycologia* **98**: 829-837.

BOYCE C.K., HOTTON C.L., FOGEL M.L., CODY G.D., HAZEN R.M., KNOLL A.H. & F.M. HUEBER (2007): Devonian landscape heterogeneity recorded by a giant fungus. — *Geology* **35**: 399-402.

CAVALIER-SMITH T. (2001): What are fungi? — In: McLAUGHLIN D.J., McLAUGHLIN E.G. & P.A. LEMKE (Bandherausgeber), *Systematics and evolution*. In: ESSER K. & P.A. LEMKE (Serienherausgeber), *The Mycota VII Part A*, S. 1-37, Berlin, Heidelberg, New York: Springer: 3-38.

CELIO G.J., PADAMSEE M., DENTINGER B.T.M., BAUER R. & D.J. McLAUGHLIN (2007 "2006"): Assembling the fungal tree of life: constructing the structural and biochemical database. — *Mycologia* **98**: 850-859.

GEISER D.M., GUEIDAN C., MIADLIKOWSKA J., LUTZONI F., KAUFF F., HOFSTETTER V., FRAKER E., SCHOCH C.L., TIBELL L., UNTEREINER W.A. & A. APTROOT (2007 "2006"): Eurotiomycetes: Eurotiomycetidae and Chaetothiriomycetidae. — *Mycologia* **98**: 1053-1064.

HANSEN K. & D.H. PFISTER (2007 "2006"): Systematics of the Peziomycetes – the operculate discomycetes. — *Mycologia* **98**: 1029-1040.

HAWKSWORTH D.L. (2001): The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. — *Mycol. Res.* **105**: 1422-1432.

HIBBETT D.S. (2007 "2006"): A phylogenetic overview of the Agaricomycotina. — *Mycologia* **98**: 917-925.

HIBBETT D.S., BINDER M., BISCHOFF J.F., BLACKWELL M., CANNON P.F., ERIKSSON O.E., HUHDORF S., JAMES T., KIRK P.M., LÜCKING R., LUMBSCH T., LUTZONI F., MATHENY P.B., McLAUGHLIN, D.J., POWELL M.J., REDHEAD S., SCHOCH C.L., SPATAFORA J.W., STALPERS J.A., VILGALYS R., AIME M.C., APTROOT A., BAUER R., BEGEROW D., BENNY G.L., CASTLEBURY L.A., CROUS P.W., DAI Y.-C., GAMS W., GEISER D.M., GRIFFITH G.W., GUEIDAN C., HAWKSWORTH D.L., HESTMARK G., HOSAKA K., HUMBER R.A., HYDE K., IRONSIDE J.E., KÖLJALG U., KURTZMAN C.P., LARSSON K.-H., LICHTWARDT R., LONGCORE J., MIADLIKOWSKA J., MILLER A., MONCALVO J.-M., MOZLEY-STANDRIDGE S., OBERWINKLER F., PARMASO E., REEB V., ROGERS J.D., ROUX C., RYVARDEN, L., SAMPAIO J.P., SCHÜSSLER A., SUGIYAMA J., THORN R.G., TIBELL L., UNTEREINER W.A., WALKER C., WANG Z., WIR A., WEIB M., WHITE M.M., WINKA K., YAO Y.-J. & N. ZHANG (2007): A higher-level phylogenetic classification of the Fungi . — *Mycol. Res.* **111** (in press).

HOSAKA K., BATES S.T., BEEVER R.E., CASTELLANO M.A., COLGAN III W., DOMÍNGUEZ L.S., NOUHRA E.R., GEML J., GIACHINI A.J., KENNEY S.R., SIMPSON N.B., SPATAFORA J.W. & J.M. TRAPPE (2007 "2006"): Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. — *Mycologia* **98**: 949-959.

JAMES T.Y., LETCHER P.M., LONGCORE J.E., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., PORTER D., POWELL M.J., GRIFFITH G.W. & R. VILGALYS (2007 "2006"): A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and description of a new phylum (Blastocladiomycota). — *Mycologia* **98**: 860-871.

KIRK P.M., CANNON P.F., DAVID J.C. & J.A. STALPERS (2001): *Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi*. 9. Aufl. — Wallingford, UK: CAB International.

LARSSON K.-H., PARMASO E., FISCHER M., LANGER E., NAKASONE K.K. & S.A. REDHEAD (2007 "2006"): Hymenochaetales: a molecular phylogeny for the hymenochaetoid clade. — *Mycologia* **98**: 926-936.

Tab. 1: Phylogenetische Klassifikation nach HIBBETT et al. (2007) bis zum Rang der Ordnung.

Domäne Eukaryota	
Reich	Fungi
Stamm	Chytridiomycota (= Archemycota p.p)
Klasse	Chytridiomycetes
Ordnung	Chytridiales
Ordnung	Rhizophydiales
Ordnung	Spizellomycetales
Klasse	Monoblepharidomycetes
Ordnung	Monoblepharidales
Stamm	Neocallimastigomycota
Klasse	Neocallimastigomycetes
Ordnung	Neocallimastigales
Stamm	Blastocladiomycota (= Allomycota)
Klasse	Blastocladiomycetes
Ordnung	Blastocladales
Stamm	Microsporidia
Stamm	Glomeromycota
Klasse	Glomeromycetes
Ordnung	Archaeosporales (= Geosiphonales)
Ordnung	Diversisporales
Ordnung	Glomerales
Ordnung	Paraglomerales
Unterstämmen inc. sedis (keinem Stamm zugeordnet):	
Unterstamm inc. sedis	Mucoromycotina
Ordnung	Mucorales
Ordnung	Endogonales
Ordnung	Mortierellales
Unterstamm inc. sedis	Entomophthoromycotina
Ordnung	Entomophthorales
Unterstamm inc. sedis	Zoopagomycotina
Ordnung	Zoopagales
Unterstamm inc. sedis	Kickxellomycotina
Ordnung	Kickxellales
Ordnung	Dimargaritales
Ordnung	Harpellales
Ordnung	Asellariales
Unterreich Dikarya (= Neomycota)	
Stamm	Ascomycota
Unterstamm	Taphrinomycotina
Klasse	Taphrinomycetes
Ordnung	Taphrinales
Klasse	Neoelectromycetes
Ordnung	Neoelectales
Klasse	Pneumocystidomycetes
Ordnung	Pneumocystidales
Klasse	Schizosaccharomycetes
Ordnung	Schizosaccharomycetales
Unterstamm	Saccharomycotina
Klasse	Saccharomycetes
Ordnung	Saccharomycetales
Unterstamm	Pezizomycotina
Klasse	Arthoniomycetes
Ordnung	Arthoniales
Klasse	Dothideomycetes
Unterklasse	Dothideomycetidae
Ordnung	Capnodiales
Ordnung	Dothideales
Ordnung	Myriangiales
Unterklasse	Pleosporomycetidae
Ordnung	Pleosporales
Dothideomycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Botryosphaeriales
Ordnung inc. sedis	Hysteriales
Ordnung inc. sedis	Patellariales
Ordnung inc. sedis	Jahnulales
Klasse	Eurotiomycetes
Unterklasse	Chaetothyriomycetidae
Ordnung	Chaetothyriales

Ordnung	Pyrenulales
Ordnung	Verrucariales
Unterklasse	Eurotiomycetidae
Ordnung	Corneliales
Ordnung	Eurotiales
Ordnung	Onygenales
Unterklasse	Mycocaliciomycetidae
Ordnung	Mycocaliciales
Klasse	Laboulbeniomycetes
Ordnung	Laboulbeniales
Ordnung	Pyxidiophorales
Klasse	Lecanoromycetes
Unterklasse	Acarosporomycetidae
Ordnung	Acarosporales
Unterklasse	Lecanoromycetidae
Ordnung	Lecanorales
Ordnung	Peltigerales
Ordnung	Teloschistales
Unterklasse	Ostropomycetidae
Ordnung	Agyriales
Ordnung	Baeomycetales
Ordnung	Ostropales
Ordnung	Pertusariales
Lecanoromycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Candelariales
Ordnung inc. sedis	Umbilicariales
Klasse	Leotiomycetes
Ordnung	Cyttariales
Ordnung	Erysiphales
Ordnung	Helotiales
Ordnung	Rhytismatales
Ordnung	Thelebolales
Klasse	Lichinomycetes
Ordnung	Lichinales
Klasse	Orbiliomycetes
Ordnung	Orbiliales
Klasse	Pezizomycetes
Ordnung	Pezizales
Klasse	Sordariomycetes
Unterklasse	Hypocreomycetidae
Ordnung	Coronophorales
Ordnung	Hypocreales
Ordnung	Melanosporales
Ordnung	Microascales
Unterklasse	Sordariomycetidae
Ordnung	Boliniales
Ordnung	Calosphaeriales (zu den Diaporthales?)
Ordnung	Coniochaetales
Ordnung	Diaporthales
Ordnung	Ophiostomatales
Ordnung	Sordariales
Unterklasse	Xylariomycetidae
Ordnung	Xylariales
Sordariomycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Lulworthiales
Ordnung inc. sedis	Meliolales
Ordnung inc. sedis	Phyllachorales
Ordnung inc. sedis	Trichosphaeriales
Pezizomycotinae inc. sedis (keiner Klasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Lahmiales
Ordnung inc. sedis	Medeolariales
Ordnung inc. sedis	Triblidiales
Stamm	Basidiomycota
Unterstamm	Pucciniomycotina (Urediniomycetes)
Klasse	Pucciniomycetes
Ordnung	Septobasidiales
Ordnung	Pachnocybales
Ordnung	Helicobasidiales

Ordnung	Platygliales
Ordnung	Pucciniales (Uredinales)
Klasse	Cystobasidiomycetes
Ordnung	Cystobasidiales
Ordnung	Erythrobasidiales
Ordnung	Naohideales
Klasse	Agaricostilbomycetes
Ordnung	Agaricostilbales
Ordnung	Spiculogloales
Klasse	Microbotryomycetes
Ordnung	Heterogastridiales
Ordnung	Microbotryales
Ordnung	Leucosporidiales
Ordnung	Sporidiobolales
Klasse	Atractiellomycetes
Ordnung	Atractiellales
Klasse	Classiculomycetes
Ordnung	Classicales
Klasse	Mixiomycetes
Ordnung	Mixiales
Klasse	Cryptomycocolacomycetes
Ordnung	Cryptomycocolacales
Unterstamm	Ustilaginomycotina
Klasse	Ustilaginomycetes
Ordnung	Urocystales
Ordnung	Ustilaginales
Klasse	Exobasidiomycetes
Ordnung	Doassansiales
Ordnung	Entylomatales
Ordnung	Exobasidiales
Ordnung	Georgefischeriales
Ordnung	Microstromatales
Ordnung	Tilletiales
Ustilaginomycotina inc. sedis (keiner Klasse zugeordnet)	
Ordnung inc. sedis	Malasseziales
Unterstamm	Agaricomycotina (Hymenomycetes, Basidiomycetes)
Klasse	Tremellomycetes
Ordnung	Cystofilobasidiales
Ordnung	Filobasidiales
Ordnung	Tremellales
Klasse	Dacrymycetes
Ordnung	Dacrymycetales
Klasse	Agaricomycetes
Unterklasse	Agaricomycetidae
Ordnung	Agaricales
Ordnung	Atheliales
Ordnung	Boletales
Unterklasse	Phallomycetidae
Ordnung	Geastrales
Ordnung	Gomphales
Ordnung	Hysterangiales
Ordnung	Phallales
Agaricomycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet)	
Ordnung inc. sedis	Auriculariales
Ordnung inc. sedis	Cantharellales
Ordnung inc. sedis	Corticiales
Ordnung inc. sedis	Gloeophyllales
Ordnung inc. sedis	Hymenochaetales
Ordnung inc. sedis	Polyporales
Ordnung inc. sedis	Russulales
Ordnung inc. sedis	Sebacinales
Ordnung inc. sedis	Thelephorales
Ordnung inc. sedis	Trechisporales
Basidiomycota inc. sedis (keinem Unterstamm zugeordnet)	
Klasse inc. sedis	Wallemiomycetes
Ordnung inc. sedis	Wallemiales
Klasse inc. sedis	Entorrhizomycetes
Ordnung inc. sedis	Entorrhizales

- LUTZONI F., KAUFF F., COX C.J., MCLAUGHLIN D., CELIO G., DENTINGER B., PADAMSEE M., HIBBETT D., JAMES T.Y., BALOCH E., GRUBE M., REEB V., HOFSTETTER V., SCHOCH C., ARNOLD A.E., MIADLIKOWSKA J., SPATAFORA J., JOHNSON D., HAMBLETON S., CROCKETT M., SHOEMAKER R., SUNG G.-H., LÜCKING R., LUMBSCH T., O'DONNELL K., BINDER M., DIEDERICH P., ERTZ D., GUEIDAN C., HANSEN K., HARRIS R.C., HOSAKA K., LIM Y.-W., MATHENY B., NISHIDA H., PFISTER D., ROBERS J., ROSSMAN A., SCHMITT I., SIPMAN H., STONE J., SUGIYAMA J., YAHR R. & R. VILGALYS (2004): Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. — *Amer. J. Bot.* **91**: 1446-1480.
- MATHENY P.B., CURTIS J.M., HOFSTETTER V., AIME M.C.L., MONCALVO J.-M., GE Z.-W., YANG Z.-L., SLOT, J.C., AMMIRATI, J.F., BARONI T.J., BOUGHER N.L., HUGHES K.W., LODGE D.J., KERRIGAN R.W., SEIDL M.T., AANEN D.K., DENITIS, M., DANIELE G.M., DESJARDIN D.E., KROPP B.R., NORVELL L.L., PARKER A., VELLINGA E.C., VILGALYS R. & D.W. HIBBETT (2007 "2006"): Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. — *Mycologia* **98**: 982-995.
- MCLAUGHLIN D.J., MCLAUGHLIN E.G. & P.A. LEMKE (Bandherausgeber) (2001a): Systematics and evolution. — In: ESSER K. & LEMKE P.A. (Serienherausgeber), *The Mycota VII Part A*. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer: 1-366.
- MCLAUGHLIN D.J., MCLAUGHLIN E.G. & P.A. LEMKE (Bandherausgeber) (2001b): Systematics and evolution. — In: ESSER K. & LEMKE P.A. (Serienherausgeber), *The Mycota VII Part B*. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer: 1-259.
- MIADLIKOWSKA J., KAUFF, F., HOFSTETTER V., FRAKER E., GRUBE M., HAFELLNER J., REEB V., HODKINSON B.P., KUKWA M., LÜCKING R., HESTMARK G., OTALORA M.G., RAUHUT, A., BÜDEL B., SCHEIDEGGER, C., TIDMAL E., STENROOS S., BRODO I., PERLMUTTER G.B., ERTZ, D., DIEDERICH, P., LENDEMER J.C., MAY P., SCHOCH C.L., ARNOLD A.E., GUEIDAN, C., TRIPP E., YAHR R., ROBERTSON C. & F. LUTZONI (2007 "2006"): New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA and two protein-coding genes. — *Mycologia* **98**: 1088-1103.
- MILLER S.L., LARSSON E., VERBEKEN A. & J. NUYTINCK (2007 "2006"): Perspectives in the new Russulales. — *Mycologia* **98**: 960-970.
- MONCALVO J.-M., NILSSON R.H., KOSTER B., DUNHAM S.M., BERNAUER T., MATHENY P.B., PORTER T.M., MARGARITescu S., WEIB M., GARNICA S., DANELL E., LANGER G., LANGER E., LARSSON E. & K.-H. LARSSON (2007 "2006"): The cantharellloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. — *Mycologia* **98**: 937-948.
- MÜLLER E. & W. LÖFFLER (1992): *Mykologie*. 5. Aufl. — Stuttgart, New York: Thieme: 1-367.
- REDECKER D. & P. RAAB (2007 "2006"): Phylogeny of the Glomeromycota (arbuscular mycorrhizal fungi): recent developments and new gene markers. — *Mycologia* **98**: 885-895.
- SCHMIT J.P. & G.M. MUELLER (2007): An estimate of the lower limit of global fungal diversity. — *Biodivers. Conserv.* **16**: 99-111.
- SCHOCH, C.L., SHOEMAKER R.A., SEIFERT K.A., HAMBLETON S., SPATAFORA J.W. & P.W. CROUS (2007 "2006"): A multigene phylogeny of the Dothideomycetes using four nuclear loci. — *Mycologia* **98**: 1041-1052.
- SCHÜSSLER A., SCHWARZOTT D. & C. WALKER (2007 "2006"): A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. — *Mycol. Res.* **105**: 1413-1421.
- SPATAFORA J.W., HUGHES K.W. & M. BLACKWELL (2007a "2006", Eds): A phylogeny for kingdom Fungi. Deep hypha issue. — *Mycologia* **98**: 829-1103.
- SPATAFORA, J.W., SUNG G.-H., JOHNSON D., HESSE C., O'ROURKE B., SERDANI M., SPOTTS R., LUTZONI F., HOFSTETTER V., MIADLIKOWSKA J., REEB V., GUEIDAN C., FRAKER E., LUMBSCH T., LÜCKING R., SCHMITT I., HOSAKA K., APTROOT A., ROUX C., MILLER A.N., GEISER D.M., HAFELLNER J., HESTMARK G., ARNOLD A.E., BÜDEL B., RAUHUT A., HEWITT D., UNTEREINER W.A., COLE M.S., SCHEIDEGGER C., SCHULTZ M., SIPMAN H. & C.L. SCHOCH (2007b "2006"): A five-gene phylogeny of Pezizomycotina. — *Mycologia* **98**: 1018-1028.
- STEENKAMP E.T., WRIGHT J. & S.L. BALDAUF (2006): The protistan origins of animals and fungi. — *Molec. Biol. Evol.* **23**: 93-106.
- SUGIYAMA J., HOSAKA K. & S.-O. SUH (2007 "2006"): Early diverging Ascomycota: phylogenetic divergence and related evolutionary enigmas. — *Mycologia* **98**: 996-1005.
- SUH S.-O., BLACKWELL M., KURTZMAN C.P. & M.-A. LACHANCE (2007 "2006"): Phylogenetics of Saccharomycetales, the ascomycete yeasts. — *Mycologia* **98**: 1006-1017.
- TAYLOR J.W. & M.L. BERBEE (2007 "2006"): Dating divergences in the fungal tree of life: review and new analyses. — *Mycologia* **98**: 838-849.
- TAYLOR J.W., SPATAFORA J., O'DONNELL K., LUTZONI F., JAMES T., HIBBETT D.W., GEISER D., BRUNS T.D. & M. BLACKWELL (2004): *The Fungi*. — In: CRAWCRAFT J. & M.J. DONOGHUE (Eds), *Assembling the tree of life*. New York: Oxford University Press: 171-194.
- TEHLER A., LITTLE D.P. & J.S. FARRIS (2003): The full-length phylogenetic tree from 1551 ribosomal sequences of chitinous fungi. — *Mycol. Res.* **107**: 901-916.
- WANG Z., JOHNSTON P.R., TAKAMATSU S., SPATAFORA J.W. & D.W. HIBBETT (2007 "2006"): Toward a phylogenetic classification of the Leotiomycetes based on rDNA data. — *Mycologia* **98**: 1065-1075.
- WHITE M.M., JAMES T.Y., O'DONNELL K., CAFARO M.J., TANABE Y. & J. SUGIYAMA (2007 "2006"): Phylogeny of the Zygomycota based on nuclear ribosomal sequence data. — *Mycologia* **98**: 872-884.
- Wikipedia 2007: Stramenopile. — <http://de.wikipedia.org/wiki/>
- WILEY E.O. (1981): *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. — New York, Chichester, Brisbane, Toronto: John Wiley and Sons: 1-439.
- ZHANG N., CASTLEBURY L.A., MILLER A.N., HUHDORF S.M., SCHOCH C.L., SEIFERT K.A., ROSSMAN A.Y., ROGERS J.D., KOHLMAYER J., VOLKMAN-KOHLMEYER B. & G.-H. SUNG (2007 "2006"): An overview of the systematics of the Sordariomycetes based on a four-gene phylogeny. — *Mycologia* **98**: 1076-1087.

Anschrift der Verfasserin:

Mag. Dr. Irmgard KRISAI-GREILHUBER
 Fakultätszentrum für Botanik
 Rennweg 14
 1030 Wien
 Austria
 E-Mail: irmgard.greilhuber@univie.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [0020](#)

Autor(en)/Author(s): Krisai-Greilhuber Irmgard

Artikel/Article: [Phylogenie der Pilze 351-366](#)