Erschienen im MIKROKOSMOS 102, 97 – 104 (2013)

Die Schwestergruppe der Landpflanzen

In der Biowissenschaft gibt es seit längerem Konsens darüber, dass sich die Landpflanzen aus Grünalgen entwickelt haben, und zwar aus jenem Teil, welcher als Streptophyta bezeichnet wird. Die interessante Frage nach den nächsten Verwandten der Landpflanzen innerhalb der Streptophyta wurde lange Zeit mit „Charales“ beantwortet, der Linie, zu welcher die Armleuchteralgen gehören. Die Erkenntnisse der letzten zehn Jahre brachten Bewegung in diese Angelegenheit, die Charales sind nun nicht mehr erste Kandidaten der Schwesternschaft zu den Embryophyten, wie die Landpflanzen in der Botanik auch bezeichnet werden. Es ist eine andere Algengruppe, die unter Mikroskopikern sehr viele Freunde hat.

Bevor dies näher betrachtet wird, soll ein Exkurs in die Stammbäume der Lebewesen das Umfeld der Streptophyta beleuchten. Viele Jahrhunderte lang unterschied die Biologie lediglich zwei Großgruppen: Pflanzen und Tiere. Innerhalb dieser Systematik gehörten alle Algen und Bakterien zweifellos zu den Pflanzen. Im Laufe des letzten Jahrhunderts hat sich diese Sichtweise stark gewandelt, man kam über die beiden, grundsätzlich anders geschnittenen, Reiche „Prokaryoten“ (Lebewesen ohne Zellkerne: Bakterien im weiteren Sinne) und „Eukaryoten“ (Lebewesen mit Zellkernen), die Einteilung in fünf Reiche (Prokaryoten, Protisten, Pflanzen, Pilze, Tiere) und weitere Zwischenschritte zu einer sehr differenzierten Sicht, in welcher sich vor allem die Gruppierungen „Prokaryoten“ und „Protisten“ (Einzeller mit Zellkern) als nicht mehr haltbar erwiesen. Innerhalb der Prokaryoten und der einzelligen Eukaryoten wird seit den 1990er Jahren eine Reihe von Hauptlinien unterschieden. Ferner zeigte sich, dass die Protisten im Hinblick auf ihre stammesgeschichtliche Entwicklung nicht einfach in autotrophe (mittels Chlorophyll assimilierende) und heterotrophe (organische Stoffe aufnehmende) Gruppen aufgeteilt werden konnten. Die Verwandtschaftsverhältnisse und Entwicklungslinien sind komplizierter.

Die Großgruppen der Eukaryoten

Die Fortschritte der Molekularbiologie sowie das wachsende Verständnis über Schlüsselcharakteristika der eukaryotischen Zellen haben zu einer neuen Einteilung der Lebewesen mit Zellkernen geführt. Die Phylogenetische Systematik ist bestrebt neue Großgruppen zu definiert, die monophyletisch sind. Das bedeutet: Alle enthaltenen Arten stammen jeweils aus einer gemeinsamen Abstammungslinie.

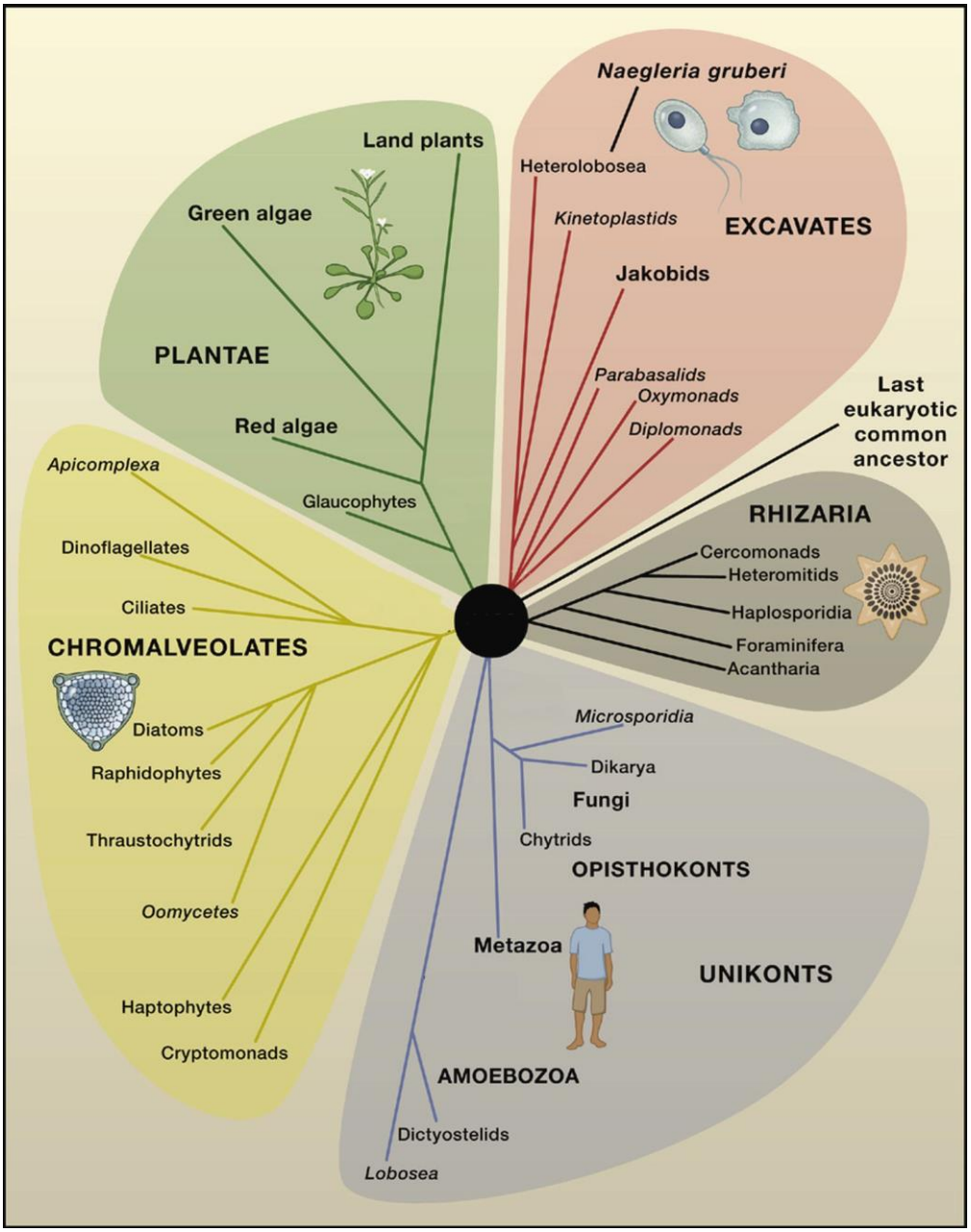

Abb. 1: Darstellung einer der aktuell diskutierten Zusammenfassung von Eukaryotengruppen in fünf Großgruppen. Am umstrittensten ist die Zusammensetzung der Chromalveolata im hier gezeigten Sinn. Oft werden die Alveolata abgetrennt, es bleiben die Chromista übrig (siehe Abb. 3). Andererseits trifft man häufig folgendes Szenario an: Haptophyten, Cryptophyten und Centrohelida (eine große Heliozoengruppe) werden aus den Chromalveolata ausgegliedert und als Hacrobia zusammengefasst. Die so entstandene Chromalveolaten-Restgruppe, bestehend aus Alveolaten und Heterokonten (Stramenopilaten), sieht man häufig mit den Rhizaria zur SAR-Großgruppe vereinigt. Abbildung nach Koonin (2010).

Koonin (2010) gibt den Kenntnisstand folgendermaßen wieder (siehe Abb. 1):
Die **Unikonta**, zu welchen u. a. die lobosen Amöben (z. B. Gattungen wie *Amoeba*, *Arcella*, *Difflugia*), die Pilze und die Tiere gehören, beinhalten als einzige Hauptlinie keine Arten mit Chloroplasten. In den **Excavata** sammelt man viele parasitische Krankheitserreger (z. B. Trypanosomen, Giardien, Trichomonaden) sowie die Chloroplasten tragenden Eugleniden. Die **Chromalveolata** vereinigen in der Untergruppe Chromista mit den Diatomeen, den Braunalgen, den Cryptomonaden, den Haptophyten sowie mit den zur Untergruppe Alveolata gehörenden Dinoflagellaten sehr viele Chloroplasten tragende Arten (sie machen über 50% aller beschriebenen Protisten aus!). Weiter gehören z. B. auch die Ciliaten dazu. Die **Rhizaria**, in welchen u. a. die Foraminiferen und die filosen Amöben (z. B. die Euglyphiden) zu finden sind, schließen einige wenige Amöbenarten mit Chloroplasten ein: die Chlorarachniophyten sowie *Paulinella chromatophora*. Die Trennung der Chromalveolata und Rhizaria ist umstritten, ebenso die Zugehörigkeit der Cryptomonaden und Haptophyten zu den Chromalveolata (Burki et al. 2012).
Schließlich gibt es eine seit längerem stabile Großgruppe, die fast ausschließlich Arten mit Chloroplasten beheimatet: die **Plantae**, auch Archaeplastida genannt.

Die grüne Linie

In der Entwicklungsgeschichte der Lebewesen sind mehrfach Chloroplasten entstanden. Als dies zum ersten Mal geschah, entstanden die Plantae. Die Biologie nimmt an, dass Cyanobakterien in der Urzeit von einem heterotrophen Einzeller (einem Urtierchen) aufgenommen, aber nicht verdaut worden waren, sondern zu unselbständigen Organellen, den Chloroplasten, umgeformt wurden. Diese primäre Endosymbiose geschah, nach heutiger Sichtweise als einmaliges Phänomen, vor mindestens 1600 Millionen Jahren, also wahrscheinlich noch im Paläo-Proterozoikum (Bhattacharya und Medlin, 2004). Als sekundäre Endosymbiose wird die Aufnahme und Inkorporierung einer Alge aus der Gruppe der Plantae durch einen heterotrophen Einzeller bezeichnet. So entstammen beispielsweise die Chloroplasten der Diatomeen oder auch der Braunalgen (zwei große Linien aus den Stramenopila oder Heterokonta innerhalb der Chromista) aus einer sekundären Endosymbiose durch Aufnahme und Versklavung einer Rotalge. Weitere Endosymbiose-Typen bleiben der Über-

Abb. 2: Beispielorganismen unterschiedlicher Algengruppen und ihre Plastiden. **a:** Die Cyanobakterie *Chroococcopsis chroococcoides* hat ihre blaugrüne Färbung von den akzessorischen Pigmenten Phycocyanin und Phycoerythrin in den Chloroplasten. **b:** Die Grünalge Ulothrix carmichaelii hat primäre Plastiden, das Grün der Chlorophylle wird nicht durch andere Pigmente überdeckt. **c:** Die Rotalge Polysiphonia fibrillosa besitzt ebenfalls primäre Plastiden, gefärbt durch das – aus der primären Endosymbiose stammende – akzessorische Pigment *Phycoerythrin*. Die Beispielorganismen in (d) bis (i) besitzen allesamt sekundäre Plastiden, die von einer Rotalge stammen. Die „braunen Linien“ sind charakterisiert durch das akzessorische Pigmenten Fucoxanthin: Der Haptophyt *Hymenomonas* spec. (**d**), die Braunalge *Ectocarpus conifervoides* (**e**), die Goldalge *Synura uvella* (**f**) und die Kieselalge *Melosira moniliformis* (**g**). Die Plastiden der Cryptophyten sind uneinheitlich gefärbt. *Cryptomonas* spec. (**h**) hat durch Phycocyanin und Phycoerythrin eine blaugrüne Färbung. **i**: In den sekundären Plastiden der Dinoflagellaten (hier *Gymnodimium* spec.) herrscht das Xanthophyll Perdinin vor. **j**: Die sekundären Plastiden der Eugleniden (hier *Lepocynclis acus*) stammen aus einer Grünalge. Die restlichen Algen gehören zu den Streptophyta und besitzen demnach primäre Plastiden: *Chlorokybus atmophyticus* (**k**), *Klebsormidium* spec (**l**), *Pleurotaenium tabecula* (**m**), *Coleochaete soluta* (**n**) und *Chara connivens*, Wirtel einer männlichen Pflanze mit Antheridien (**o**). Vielen Dank an Pavel Skaloud (Prag) für das *Chlorokybus*-Bild und Klaus van de Weyer (Nettetal) für die *Chara*-Aufnahme.

sichtlichkeit halber unerwähnt, genaueres findet man bei Keeling (2010). Abbildung 2 zeigt eine Zusammenstellung einer Reihe unterschiedlicher Chloroplasten-Arten, -Formen und -Farben. Die Biowissenschaften gehen davon aus, dass sich die Plantae sehr früh aufgeteilt haben in die Linien der Glaucoplantae, von welcher heute nur noch 14 Arten erhalten sind (alles einzellige Algen; Beispiel: Gattung *Cyanophora*), der vor allem in den Meeren verbreiteten Rhodoplantae (Rotalgen) und der Viridiplantae, in welcher die grünen Algen und die höheren Pflanzen zusammen gefasst sind (siehe Abb. 3). Belege sprechen dafür, dass sich Rhodoplantae und Viridiplantae vor 1,5–1,2 Mrd. Jahren getrennt haben (Bhattacharya und Medlin, 2004).

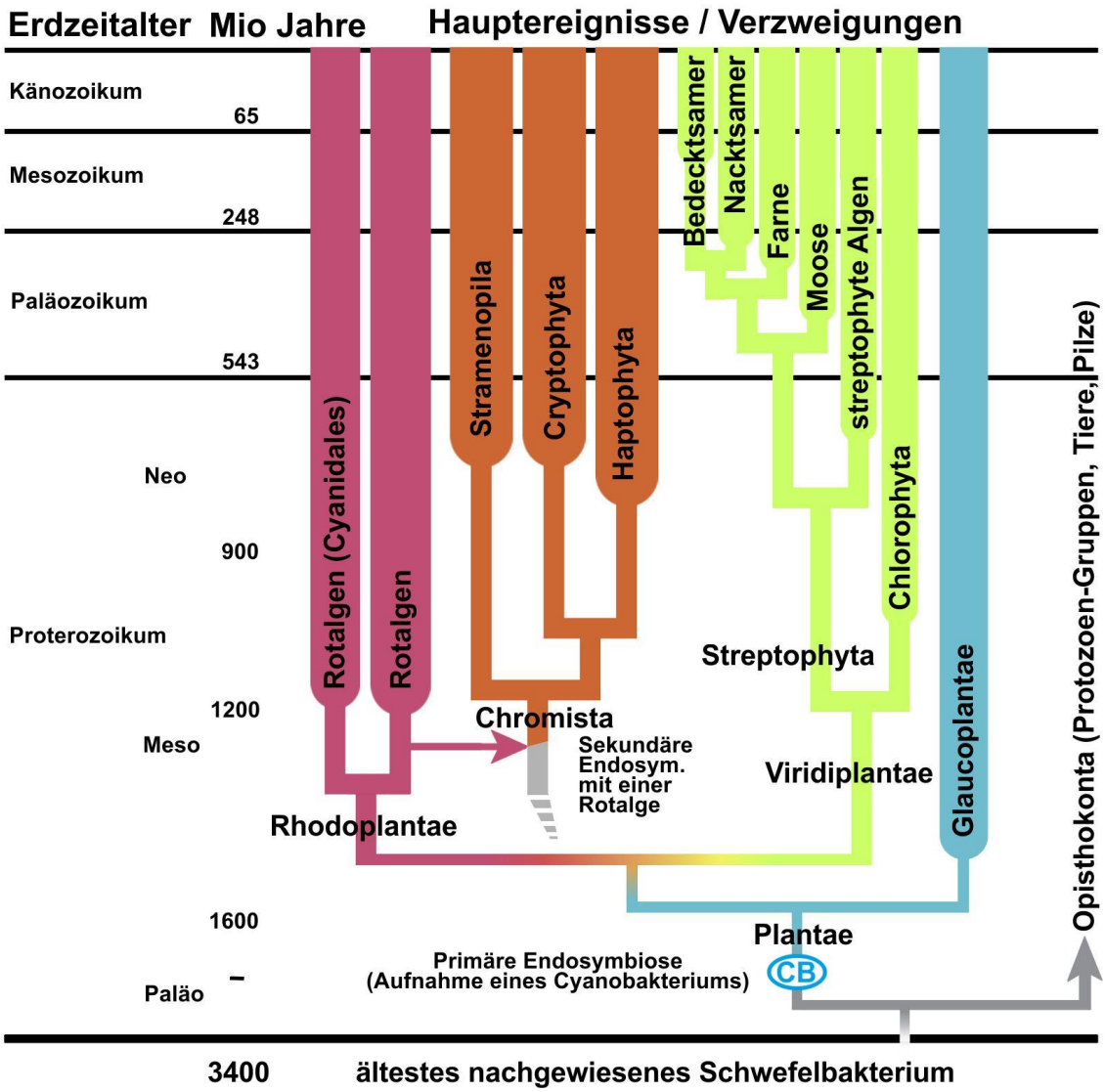

Abb. 3: Plantae und Chromista. Schematische Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen und Zeitpunkte der Teilung der Linien verschiedener Algengruppen sowie der Landpflanzen. Die Zeitpunkte der primären Endosymbiose (Aufnahme einer Cyanobakterie und Entstehen der Plantae) sowie einer der sekundären Endosymbiosen (Aufnahme einer Rotalge und Entstehung der Chromista) sind angezeigt. Nach Bhattacharya und Medlin (2004) sowie Keeling (2010), verändert.

Die grüne Linie, die Viridiplantae, spaltete sich dann später in Chloropyta und Streptophyta auf, die Schätzungen liegen bei 725–1200 Millionen Jahren vor der Jetztzeit. Seit einigen Jahrzehnten hat sich die Sicht etabliert, dass die Landpflanzen ein Teil der Streptophyta sind. Welche streptophyten Algen sind nun am nächsten mit den Landpflanzen verwandt? Vor der Diskussion dieser Frage sollen die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der streptophyten Algen näher beleuchtet werden.

Zuvor jedoch noch einige Worte zur graphischen Darstellung der Entwicklungslinien und der Verwandtschaftsbeziehungen. Es handelt sich um Kladogramme aus der Phylogenetischen Systematik. Dieses taxonomische Konzept der Evolutionsbiologie verfolgt das Ziel, die Lebewesen in monophyletische Gruppen zu ordnen, also Gruppen, die sich jeweils auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückführen lassen. Der Begriff „Kladogramm“ leitet sich von altgriechisch „klados“ („Ast“, „Verästelung“) ab. Die Graphen haben Baumstruktur, die Verzweigungen zeigen die Verwandtschaftsbeziehungen auf, und an den Blättern werden die Organismengruppen dargestellt. Eine Klade bzw. ein Kladon ist ein Ast mit all seinen Zweigen und Blättern.

Die Unterteilung der Streptophyta oder: Wer ist Schwestergruppe zu den Landpflanzen, den Embryophyten?

Der Name „Streptophyta“, vergleiche altgriechisch „streptos“ = „gewunden, gedreht“, bezieht sich auf die schraubig gedrehten Spermatozoiden. Die Algen innerhalb dieser Gruppe unterscheiden sich von den anderen Grünalgen durch wichtige zellbiologische Merkmale, wie z. B. Ansatzstellen und -richtungen der Geißeln, so sie im Lebenszyklus auftreten, Querwandbildung nach Kernteilung mittels Phragmoplast, und rosettenförmige Multienzymkomplexe in der Zellmembran, die Zellulosefibrillen synthetisieren und nach außen, als Zellwand, abscheiden. Dies sind wiederum Merkmale, welche die streptophyten Algen mit den Landpflanzen gemein haben.
Man unterscheidet mittels zellulärer und molekularbiologischer Merkmale mehrere Teilgruppen. Die **Mesostigmatales** sind coccoide Algen mit zwei Flagellen. Die Gruppe besteht aktuell nur noch aus einer Art: *Mesostigma viride*. Auch von der Linie der **Chlorokybales** kennt man nur noch eine Art: *Chlorokybus atmophyticus*. Sie ist eine typische Luftalge, kommt als vierzellige Kolonien in Gallerthülle vor, und lebt auf mäßig feuchten, kalkarmen und mehr oder weniger sauren Böden. Es gibt nur wenig

Fundorte, alle in alpinen Hochlagen. Diese beiden Gruppen bilden ein Schwesterkladon zu allen anderen Streptophyta.

In den **Klebsormidiales** sind 39 fädige Algenarten in 4 Gattungen zusammengefasst. Die unverzweigten, schwimmenden Fäden von *Klebsormidium* findet man häufig in stehenden Gewässern. Einige Arten gedeihen auch an feuchten Mauern und auf Baumrinde.

Die weiteren Mitglieder der Streptophyten sind:

- die **Zygnematales**, die Gruppe der Jochalgen, zu welchen fädige Formen wie *Spirogyra* sowie alle Zieralgen gehören und die ca. 4000 Arten umfasst,
- die **Coleochaetales**, 18 verzweigt und auf Substrat wachsende Algenarten, sowie
- die **Charales**, eine mit 690 Arten ebenfalls umfangreichen Gruppe, zu welchen die Armleuchteralgen gehören.

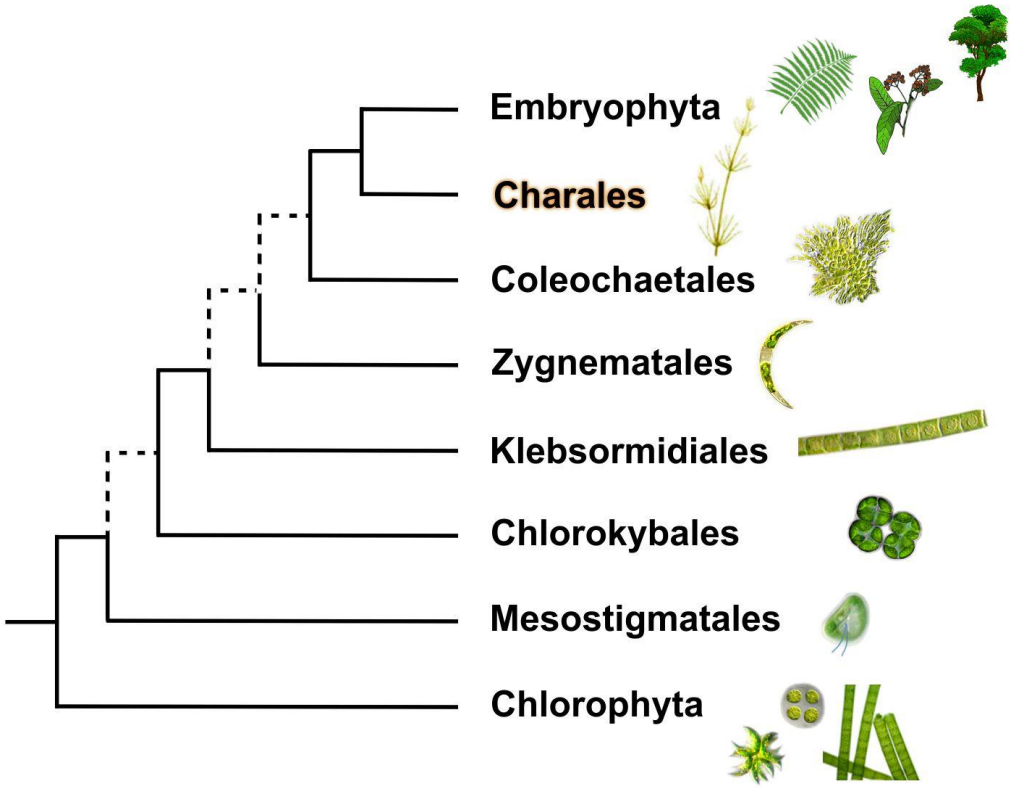

Abb. 4: Kladogramm, welches die Sicht der Evolutionsbiologie auf die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Streptophyten vor 2005 zeigt. Die gestrichelten Linien weisen auf die – damals – unsichere Datenlage hin. Nach Lewis und McCourt (2004).

Charales als Favoriten

Untersuchungen an Streptophyten aus den ersten Jahren des 21. Jahrhunderts, basierend auf vier Genen aus drei Genomen (Kern, Chloroplasten und Mitochondrien), zeichneten das Bild, dass sich die Zygnematales nach den Mesostigmatales, Chlorokybales und Klebsormidiales, jedoch vor den Coleochaetales und Charales von der zu den Landpflanzen führenden Linie abgespalten haben (Abb. 4). Sie wiesen die Charales als Schwestergruppe der Landpflanzen aus (Karol et al. 2001, Turmel et al. 2002, McCourt et al. 2004; Review in Lewis und McCourt, 2004). Dieses Ergebnis entsprach auch dem Erwartungswert, denn morphologisch, ultrastrukturell und biochemisch haben Charales einiges mit den Embryophyten gemein.

Zygnematales als neue Favoriten

In späteren Jahren und mit dem Anwachsen der Anzahl untersuchter Gene (76 Gene aus der Chloroplasten-DNA bei Adam et al. 2007 und Turmel et al. 2005, 2007; Review in Gontcharov 2008) sprachen die Ergebnisse jedoch eher für eine Schwesternschaft der Jochalgen mit den Landpflanzen (Abb. 5).

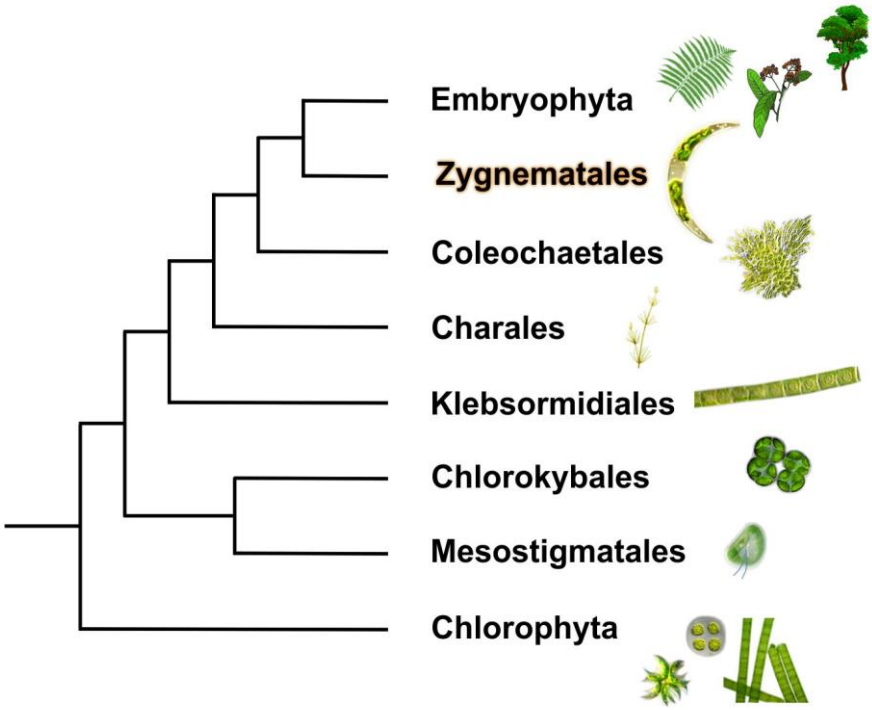

Abb. 5: Aktuelles Kladogramm der Streptophyten. Charales und Zygnematales haben die Plätze getauscht. Es gilt derzeit als sicher, dass sich die Charales-Linie vor den beiden Linien der Coleochaetales und Zygnematales abgespalten hat. Nach Gontcharov (2008).

Dies steht nun konträr zur traditionellen Sichtweise, sind es doch die Coleochaetales und die Charales, deren Gewebe-ähnliche Thalli für Algen-Verhältnisse sehr komplex aufgebaut sind. Beide Gruppen besitzen echte multizelluläre Organisation mit Plasmodesmen, den Plasmaverbindungen der Zellen untereinander durch Perforationen der Zellwände, einem Wachstum an den Spitzen der Triebe und Oogamie, die Vermehrung durch Ei- und Samenzellen. Als Thallus wird der vielzellige Vegetationskörper bei Algen und niederen Pflanzen bezeichnet, welcher nicht in Sprossachse, Wurzel und Blatt unterteilt ist. Bei einigen *Coleochaete*-Arten gibt es ultrastrukturelle Befunde, dass Plazentazellen (Transferzellen) zur Ernährung der Eizellen ausgebildet sind, wie man das sonst nur bei den Embryophyten kennt (Graham et al. 2000, Lewis und McCourt 2004). Zygnematales hingegen sind rein einzellig organisiert, auch wenn sie teilweise fadenförmige Zellverbände bilden, jedenfalls die heutigen Arten. Sie haben eine ganz spezielle Art der Genmischung bei der Fortpflanzung entwickelt, die Konjugation, die ohne bewegliche Samenzellen auskommt. Es wird allerdings angenommen, dass sich diese Methode erst nach der Trennung von den Landpflanzen entwickelt hat und sie sich vorher ebenfalls oogam fortgepflanzt haben (Gontcharov 2008).

Die synonyme Verwendung von „Streptophyta“ und „Charophyta“

Wer in der zitierten Literatur liest, wundert sich vielleicht, dass er in manchen Publikationen den Begriff „Streptophyta“ nicht vorfindet. In der Tat wurden „Streptophyta“ und “Charophyta“ eine Zeit lang synonym verwendet. Dabei ist Streptophyta der ältere Begriff, er wurde 1967 von Jeffrey eingeführt, allerdings umfasste dieses Phylum (Abteilung) in seiner Definition nur die Charales (Armleuchteralgen) und die Landpflanzen. 1987 verwendeten Bremer et al. „Streptophyta“ als Name einer weiter gefassten Abteilung, welche mehrere Grünalgen-Linien und die Landpflanzen beherbergte. 1984 hatten Mattox und Steward die streptophyten Algen als “Charophyceae“ bezeichnet. 2004 verwarfen Lewis und McCourt die Bezeichnung von Jeffrey und führten, bezugnehmend auf Mattox und Steward, die Bezeichnung “Charophyta“ für die streptophyten Algen inklusiv der Landpflanzen ein. Dieser Name war dann einige Jahre gebräuchlich. In letzter Zeit hat der ältere Begriff „Streptophyta“ die Bezeichnung „Charophyta“ wieder zurück gedrängt, vielleicht auch deswegen, weil die Cha-

rales inzwischen nicht mehr erster Kandidat für die Schwestergruppe der Landpflanzen sind.

Der Landgang der Pflanzen

Grundfrage: Wieso ist paläontologisch nur ein Landgang der Viridiplantae nachvollziehbar?

Heutzutage gibt es durchaus an Land lebende Mikroalgen aus der Gruppe der Cyanobakterien, Diatomeen, Chlorophyceen, Trebouxiophyceen und der Chlorokybophyceen. Diese bilden aber keine Thalli und können sich nicht wesentlich über das Substrat erheben. Im Meer leben Makroalgen mit zum Teil mächtigen Thalli (Ulvophyceen, eine Grünalgengruppe, zu welcher der Meersalat zählt, sowie Rot- und Braunalgen), aber für keine dieser Linien gibt es Befunde, dass sie irgendwann einmal den Landgang geschafft hätten.

Wieso schafften es Mitglieder der Streptophyten?

Die streptophyten Algen waren durch ihr Leben im Süßwasser physiologisch besser auf das Landleben vorbereitet als die im Meer lebenden Arten. Verglichen mit ihrem Landgang wäre der Schritt aus einem Salzwasserhabitat auf das Land viel schwieriger gewesen. Es gibt harsche ökologische Unterschiede zwischen Meeres- und Landhabitaten zu verzeichnen:

- allen voran die Salinität,
- die Möglichkeit hoher Temperaturschwankungen,
- die Möglichkeit starker Strahlungsintensität (auch das Gen-verändernde UV),
- die Möglichkeit länger anhaltender Trockenheit.

Es gibt Anzeichen, dass streptophyte Algen stammesgeschichtlich zu den ersten Süßwasseralgen gehören. Sie sind auch heute noch Süßwasserspezialisten, nur wenige Charales wagen sich ins Brackwasser vor. Im Tierreich gibt es Ähnlichkeiten: Gewichtige Gruppen wie die Insekten und die Landwirbeltiere entstanden aus Süßwasserhabitaten bewohnenden Vorfahren. Auch sie sind nicht (Insekten und Amphibien) oder fast nicht (Reptilien, Vögel, Säuger) im Meer heimisch geworden. Des Weiteren sind Pflanzen, die sekundär zu Wasserpflanzen geworden sind, ebenso nahezu nur im Süßwasser zu finden. Das einkeimblättrige Seegras bildet eine der wenigen Ausnahmen (Becker und Marin 2009).

Freiräume

Als die Streptophyten den Landgang wagten, so die derzeitige Vorstellung der Evolutionsbiologie, hatten sie ganz wenig Lebensraumkonkurrenz. Gegebenenfalls gab es Cyanobakterien und Pilze, die noch früher an Land gegangen waren. In behutsamen Entwicklungsschritten aus dem Wasser, höchstwahrscheinlich mit dem Zwischenschritt über dauerfeuchte Landhabitate in Sümpfen und Flussdeltagebieten, wurde das trockene Land erobert. Dies legen paläontologische Befunde nahe (Wellman und Gray 2000, Tailor und Strother 2008, Rubinstein et al. 2010). Nachdem die Abhängigkeit von Dauerfeuchte überwunden war, kam es im Silur zu einer sogenannten „explosive radiation“, einer, von wenigen Basisarten ausgehenden und sich über einen erdgeschichtlich kurzen Zeitraum entwickelnden, mannigfaltigen Auffächerung durch Herausbildung spezifischer Anpassungen an die vorhandenen Umweltverhältnisse in viele, stärker spezialisierte Arten. Damit verbunden war die Ausnutzung der zahlreichen noch unbesetzten ökologischen Nischen. Linien, die später den Landgang versucht haben könnten, sahen sich zu Beginn ihres schwierigen Experiments einer starken Konkurrenz in allen erdenklichen terrestrischen Lebensräumen gegenüber. So wäre es nicht verwunderlich, wenn nur der erste Versuch erfolgreich geblieben sein sollte.

Wann geschah der Landgang?

Die Trennung der Linien der streptophyten Algen und Embryophyten erfolgte der überwiegenden Anzahl der wissenschaftlichen Erkenntnissen zufolge in der Zeit vom mittleren Ordovizium bis zum frühen Silur (vor 470 bis 430 Millionen Jahren, siehe Wellman und Gray 2000 sowie Graham et al. 2000). Neuere paläontologische Funde aus dem östlichen Gondwanaland (archaische Landmasse, die vom Oberkambrium bis einschließlich des mittleren Perm bestand, und aus der sich später Südamerika, Afrika, Indien, Australien und die Antarktis bildeten) in 473–471 Millionen Jahre alten Formationen der nordwestlichen argentinischen Anden bestätigen, dass die Trennung bereits im Ordovizium vollzogen gewesen ist (Rubinstein et al. 2010).

Die ersten Schritte

Die Anpassung von Dauersporen produzierenden Algen an Trockenheit ist höchstwahrscheinlich älter. Es gibt einen Reihe Funde botanischer Mikrofossilien aus dem Kambrium in Nordamerika (Strother et al. 2004, Taylor und Strother 2008), sogenannte Palynomorphe, deren Hauptbestandteil das Sporopollenin ist. Sporopollenin ist ein sehr resistentes Biopolymer, welches Hauptbestandteil aller Sporenkapseln und Pollenhüllen der Landpflanzen ist, aber auch in Sporenkapseln der streptophyten Algen Verwendung findet (Becker und Marin 2009). Im Elektronenmikroskop zeigten Dünnschliffe dieser Palynomorphe dicke, mehrschichtige Sporenkapseln, die viel komplexer aufgebaut waren, als man dies von Algen kennt. Einige Kapselwände erinnerten sehr an Sporenkapseln heute vorkommender Lebermoose. Man nimmt an, dass diese Konstruktion ein Schutz gegen Austrocknen war. Vielleicht stammten sie von Übergangsformen zu den Landpflanzen, von Algen, deren Sporen bereits fähig waren, Trockenperioden zu überdauern. Oder es waren Versuche des Landgangs von Algenlinien, die letztlich untergegangen sind oder welche die Wissenschaft heute noch keiner bzw. keinen weiter führenden Linie bzw. Linien zuordnen kann.

Literatur

Becker, B., Marin, B.: Streptophyte algae and the origin of embryophytes. Ann. Bot. 103, 999–1004 (2009).

Bhattacharya, D., Medlin, L. K.: Dating algal origin using molecular clock methods. Protist, Vol. 155, 9–10 (2004).

Bremer, K., Humphries, C.J., Mishler, B.D., Churchill, S.P.: On cladistic relationships in green plants. Taxon 36: 339–349 (1987).

Burki, F., Okamoto, N., Pombert, J-F., Keeling, P.J.: The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins. Proc. R. Soc. B 279, 2246–2254 (2012).

Cavalier-Smith, T.: Kingdom Protozoa and its 18 phyla. Microbiol. Rev. 57, 953-994 (1993).

Gontcharov, A. A.: Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta): current state of affairs. Fottea 8, 87–104 (2008).

Graham, L. E.,Cook, M. E., Busse, J. S.: The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. PNAS Vol 97, 4535–4540 (2000).

Jeffrey, C.: The origin and differentiation of the Archegoniate Land Plants: a second contribution. Kew Bull. 21: 335–349 (1967).

Karol, K. G., McCourt, R. M., Cimino, M. T., Delwiche, C. F.: The closest living relatives of land plants. Science 294, 2351–2353 (2001).

Keeling, P.J.: The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. Phil. Trans. R. Soc. B 365, 729–748 (2010).

Koonin, E. V.: The incredible expanding ancestor of eukaryotes. Cell 140, 606–608 (2010).

Labandeira, C. C.: Invasion of the continents: cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods. Trends in Ecology & Evolution 20, 253–262 (2005).

Lewis, L. A., McCourt, R. M.: Green algae and the origin of land plants. American Journal of Botany 91, 1535–1556 (2004).

Mattox, K. R., Stewart, K. D.: Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. In: Irvine, D. E. G., John, D. M. (eds.): The systematics of green algae. Academic Press London. 29–72 (1984).

McCourt, R. M., Delwiche, C. F., Karol, K. G.: Charophyte algae and land plant origins. Trends in Ecology & Evolution 19, 661–666 (2004).

Rubinstein, C. V., Gerrienne, P., de la Puerte, G. S., Astini, R. A., Steemans, P.: Early middle ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). New Phytologist 188, 365–369 (2010).
Stanley, S. M.: Historische Geologie, 2. Auflage. Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg 2001.
Taylor, W. A., Strother, P. K.: Ultrastructure of some Cambrian palynomorphs from the Bright Angel Shale, Arizona, USA. Review of Palaeobotany and Palynology 151, 41–50 (2008).
Turmel, M., Ehara, M., Otis, C., Lemieux, C.:Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunit rRNA gene sequences. J. Phycol. 38, 364–375 (2002).
Wacey, D., Kilburn, M. R., Saunders, M., Cliff, J., Brasier, M. D.: Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. Nature Geoscience 1238, 1–5 (2011).
Wellman, C. H., Gray, J: The microfossil record of early land plants. Phil.Trans. R. Soc. Lond. B 355, 717–732 (2000).

Autor:
Wolfgang Bettighofer, Rutkamp 64, D-24111 Kiel,
Berliner Mikroskopische Gesellschaft.
email: wolfgang.bettighofer@gmx.de