

## Beitrag zur Systematik der Ustilaginales.

Von Akad. Traian Savulescu.

Für die Erklärung phylogenetischer Probleme bei den *Ustilaginales* — auf der die modernen natürlichen Klassifikationen beruhen — leistet uns die Paläontologie keine wesentliche Hilfe, weil die einzigen fossilen Ustilaginales nur durch die aus dem Quartär bekannten Gattungen *Tilletia* und *Urocystis* vertreten sind. Immerhin verdient ein wichtiger Umstand festgehalten zu werden. Im Vergleich zu den im fossilen Zustand aus dem Paläozoikum bekannten *Uredinales* treten die *Ustilaginales* viel später auf der Erde auf, was uns bei ihrer richtigen Beurteilung vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt dienlich sein wird.

Die Morphologie, Zytologie und in gewissem Sinne auch die Ökologie der *Ustilaginales* helfen uns bei der Feststellung der Beziehungen zu anderen Pilzgruppen, des Verhältnisses zu den *Uredinales*, der Beziehungen zwischen den verschiedenen bekannten *Ustilaginales* und der eingetretenen Differenzierungen. Mit einem Wort, wir können uns auf dem Wege, der zu einer richtigen Klassifizierung führt, mit grösserer Sicherheit bewegen.

Infolge der grossen Ähnlichkeiten zwischen den *Ustilaginales* mit den *Uredinales* wurden sie anfangs verwechselt. Noch im Jahre 1801 fasst Persoon (Syn. Math. Fung.) sowohl die *Ustilaginales* als auch die *Uredinales* und sogar die Peronosporaceen als Gattung *Uredo* zusammen. Obwohl später viele Gattungen und Arten von *Ustilaginales* entdeckt und beschrieben wurden, hielt die Verwechslung mit den *Uredinales* weiter an, und erst die Studien von Tulasne, Fischer von Waldheim und besonders die klassischen Untersuchungen Brefeld's brachten endgültige Klarheit über die Stellung der Ustilaginales als eine von den Uredinales verschiedene Ordnung. Was die Ustilaginales den Uredinales so nahestehend macht, ist in erster Linie das Vorhandensein eines durch Querwände septierten Promyzels (Phragmobasidie), wie es in der Familie der Ustilaginaceen unter den *Ustilaginales* und bei allen *Uredinales* vorkommt. Das Promyzel rührt von der Keimung der Chlamydo-sporen her und auf dem Promyzel bilden sich die Basidiosporen. Die gemeinsamen Eigenschaften in bezug auf das Promyzel (Phragmobasidie), das in Wirklichkeit die Epibasidie von einer dimeren Basidie darstellt, machen aus den *Ustilaginales* und den *Uredinales* eine Sondergruppe in der grossen Klasse der Basidio-

myceten. Die Chlamydosporen der *Ustilaginales* sind homolog mit den Teleutosporen der *Uredinales*, dienen wie diese als Zeugiten und Gonotokonten, d. h. in ihnen vollzieht sich sowohl die Karygamie als auch die Meiosis des Synkaryons. Bei einigen *Ustilaginales* erfolgt die Meiosis in der Hypobasidie, bei anderen in der Epibasidie (Promyzel). Die Ähnlichkeiten zwischen den Chlamydosporen und Teleutosporen sowie zwischen den Promyzelien der *Ustilaginales* und *Uredinales* sind keine Konvergenzerscheinungen zweiter Gruppen, die ihr Aussehen ihrer parasitären Lebensweise verdanken, sondern die charakteristischen Eigenschaften zweier Guppen, die phylogenetisch nicht getrennt werden können, was übrigens von den meisten Systematikern auf dem Gebiet der Mykologie zugegeben wird. Die Interpretation der Morphologie des Promyzels stiess auf viele Schwierigkeiten, und die Meinungen über dieses Problem gingen auseinander. Viele Autoren machen sich bis in die jüngste Zeit die Auffassung Brefeld's (4) zu eigen, nach der das Promyzel eine Hemabasidie wäre, und weisen die *Ustilaginales* und *Uredinales* in die Klasse (oder Unterklasse) der Hemibasidien oder Hemibasidiomyceten ein [Viennot-Bourgin (47), Gäumann (15)]. Nach Janchen (23) war Wettstein (50) der erste, der die *Ustilaginales* und *Uredinales* als Hemibasidien zusammengefasst hat. Dieser Auffassung schloss sich auch Dietel (8) an. Nach der Auffassung Brefeld's gehören die *Ustilaginales* überhaupt nicht zu den Basidiomyceten, sondern stellen eine Klasse für sich dar, die den Übergang zwischen den Phykomyzeten und Basidiomyceten bildet. In Wirklichkeit ist das Promyzel keine Hemibasidie, die aus dem Konidienträger der Phykomyzeten stammt, sondern eine Phragmobasidie. Die drei von Brefeld getrennten Stadien in der Entwicklung des Promyzels bei den *Ustilaginales* — *Proustilago*, *Hemiustilago* und *Euustilago* — sind nicht als phylogenetische Stadien, sondern als biologische Anpassungsstadien aufzufassen. Bennett und Murray (1) sondern die *Ustilaginales* in einer eigenen Ordnung von der Klasse der Zygomyceten ab; die *Uredinales* betrachten sie als eine Zwischenklasse zwischen den Askomyceten und den Basidiomyceten. Charles F. Bessey (2) stellt die *Ustilaginales* und *Uredinales* zur Klasse der Askomyceten. Saccardo ordnet sie im Jahre 1891 in die Gruppe der Hypodermeae ein. E. Fischer (11) verwendet — im Jahre 1912 — die Bezeichnung Hypodermeae für die *Ustilaginales* und *Uredinales*. A. Meyer (34) betrachtet im Jahre 1902 die Teleutosporen der *Uredinales* als homolog mit den Chlamydosporen der *Ustilaginales* und fasst sie unter der Bezeichnung Chlamydomyceten zusammen. Bessey (3) fasst sie im Jahre 1935 unter der Bezeichnung Teliosporeen zusammen, und Janchen (23), 1923, der die Chlamydosporen und Teleutosporen als sklerifizierte Basidien auffasst, ordnet die *Uredinales* und *Ustilaginales* als *Sclerobasidii*

gemeinsamen Ursprungs als primitive Hymenomyceten vom Typus der Tulostomaceen, mit pleurogener monomerer Holobasidie ein. Die primitive Ustilaginacee stellt — nach diesem Autor — die sklerifizierte Chlamydospore dar, aus der das ungeteilte Promyzel mit den seitlichen Basidiosporen entsteht. Aus dieser ursprünglichen und hypothetischen Ustilaginee haben sich einerseits die Tilletiaceen mit ungeteiltem Promyzel, aber mit akrogenen Basidiosporen, und andererseits die Ustilaginaceen mit dem septierten Promyzel und den pleurogenen Basidiosporen herausgebildet. In Wirklichkeit weisen die Chlamydosporen bei den *Ustilaginales* und die Teleutosporen bei den *Uredinales* nicht nur Ähnlichkeiten auf, da sie Resistenz- und Verbreitungsorgane sind, sondern sie haben einen gemeinsamen Ursprung. Manche Mykologen betrachten das Promyzel bei den *Ustilaginales* und *Uredinales* als eine Protobasidie und fassen sie unter diesem Gesichtspunkt in der Klasse der Protobasidiomyceten zusammen. Moreau (36) fasst (1954) die Askomyceten und Basidiomyceten zu einer grossen Gruppe, den Dangeardiomyceten, zusammen, da er den Askus und die Basidie als ein „Dangeardion“ auffasst, bei ersteren mit inneren, bei letzteren mit äusseren Sporen. Bei den eigentlichen Basidiomyceten ist das „Dangeardion“ ein Konidienträger, in dem die Karyogamie stattfindet, auf die unmittelbar die Meiosis folgt. Bei den Protobasidiomyceten besteht das „Dangeardion“ aus zwei Teilen: einem Grundteil, der Chlamydospore oder Teleutospore, die ein Ruhestadium durchmacht und der Sitz der Karyogamie ist, und einem zweiten Teil, der aus dem ersten entsteht, dem Promyzel oder der Probasidie, in der sich die Meiosis vollzieht.

Moreau macht aus den *Auriculariales*, *Tremellales*, *Dacryomycetales* und *Tulasnellales* die Gruppe der Dangeardiomyceten als Zwischenglieder zwischen den Protobasidiomyceten und den eigentlichen Basidiomyceten. G ä u m a n n (15, 16) fasst die *Ustilaginales*, *Uredinales*, *Auriculariales* und *Tremellales* als Unterklasse *Protobasidiomycetes* und die *Tulasnellales*, *Dacryomycetales*, *Cantharellales*, *Polyporales*, *Agaricales*, *Plectobasidiales*, *Gastromycetes* als Unterklasse *Autobasidiomycetes* zusammen. Patouillard (39) scheidet (1887) die Basidiomyceten mit längs- oder quergeteilter Basidie als *Heterobasidii* (*Ustilaginales*, *Uredinales*, *Auriculariales*, *Tremellales*, *Dacryomycetales*) und die mit durchgehender, einzelner Basidie als *Homobasidii* (*Hymenomycetes*, *Gastromycetes*). Dietel (8) fasst (1928) als Hemibasidii die *Ustilaginales* und *Uredinales*, und als *Eubasidii* die *Auriculariales*, *Tremellales*, *Dacryomycetales*, *Hymenomycetales* und *Gastromycetes* zusammen. Van Tieghen (45) hat zuerst die Bezeichnung Phragmobasidie für das Promyzel bei den *Ustilaginales* und *Uredinales* und Holobasidie für die einzelligen Basidien der anderen Basidiomyceten eingeführt, wobei er den Ort berücksichtigt, an dem sich die Basidiosporen, akrogen

oder pleurogen, bilden. Nach seiner Auffassung sind die Basidien zweierlei Art: Akrobasidien und Pleurobasidien, und dementsprechend teilt er die Basidiomyceten in die Akrosporeen (Agericaceen, Lycoperdaceen, Tremellaceen und Tilletiaceen) und die Pleurosporeen (*Tulostoma*, *Auricularia*, *Uredinales*, *Ustilago*) ein.

Jue l (24) und nach ihm Maire (33) scheiden unter Berücksichtigung der Richtung der Kernspindel in den Basidien im Augenblick der Meiosis, die der Herausbildung der Basidiosporen vorausgeht, die Basidiomyceten, bei denen die Kernspindel parallel zur Achse der Basidie verläuft, in die Chiastobasidien (Agaricaceae, Tremellales) und die, bei denen die Kernspindel — während der Meiosis — senkrecht zur Achse der Basidie steht, in die Stichobasidien (*Tulostoma*, *Dacryomycetes*, *Auriculariales*, *Uredinales*, *Ustilaginales*). Maire (l. c.) fasst die *Cantharellales* als Zwischentypen auf. Vuillemin (48, 49) betrachtet (1912) die Phragmobasidien (Heterobasidien) als Aberanten und verwendet dafür die Bezeichnung Apobasidien, was gleichzeitig besagt, dass er diese als von der typischen Basidie bei den Agaricaceen stammend auffasst. Chaudéfaud (7) hingegen (1944) betrachtet die unterteilten Basidien, die Phragmobasidien (*Uredinales*, *Ustilaginales*, *Auriculariales*) als ursprünglich und nennt sie Archäobasidien; die mit nicht unterteilter Basidie leitet er von ersteren ab und nennt sie Neobasidien. Wettstein (50) fasst in der zweiten Auflage seines „Handbuchs der systematischen Botanik“ die *Ustilaginales* und *Uredinales* unter dem alten Namen Hemibasidii zusammen, macht aber in der dritten Auflage seines Handbuchs (vom Jahre 1923) Vorbehalte hinsichtlich der Stellung dieser Gruppe: „Die Stellung der Guppe ist unklar; es kann sich um eine relativ ursprüngliche oder um eine im Zusammenhange mit dem Parasitismus stark vereinfachte Gruppe handeln. Vieles spricht für letzteres“.

In der vierten Auflage, die im Jahre 1933 erschienen ist, teilt er die Basidiomyceten in zwei Gruppen ein: 1. *Holobasidii*, die er in fünf Ordnungen einteilt: *Hymenomycetes* mit fünf Familien, *Gasteromycetes* mit zwei Unterordnungen (*Plectobasidii* und *Eugastromycetes*) mit acht Familien, *Exobasidiales*, *Dacryomycetales* und *Tulasnellales*. 2. *Phragmobasidii*, denen er in Paranthese die Bezeichnung Protobasidii beilegt, (was nicht zu dem in der Klassifikation allgemein üblichen Prinzip stimmt), mit zwei Ordnungen: *Tremellales* und *Auriculariales*. Die dritte Gruppe bilden die Sklerobasidii (Hemibasidii), ein ebenfalls wenig geeignetes Synonym, weil zwischen der Sklerobasidie nach der Auffassung Janchen's, der diesen Begriff eingeführt hat, und der Hemibasidie im Sinne Brefeld's kein Zusammenhang besteht. In der Gruppe Sklerobasidii, der letzten der Basidiomyceten, fasst er die Ordnungen *Ure-*

*dinales* und *Ustilaginales* zusammen, letztere mit zwei Familien (Ustilaginaceen und Tilletiaceen).

Nach Möller (35), 1885, Neuhoff (37) 1924, G ü m a n n (15) 1926, Kursanov (29), 1940, sind die *Ustilaginales* ein spezialisierter parasitärer Zweig der *Auriculariales*. Infolge des Parasitismus ist bei ihnen eine gewisse Rückbildung zu beobachten, besonders der Verlust der Fruktifikationen, die die *Auriculariales* besitzen. Was die Basidie bei den *Ustilaginales* betrifft, so stellt sie — nach Neuhoff und Kursanov — eine typische Epibasidie dar, die sich aus einer sklerifizierten Hypobasidie (der Chlemydospore) entwickelt.

Greis (17) (1943) und S ä v u l e s c u (1953 in seiner Studie über die *Uredinales*), betrachten unter der generischen Bezeichnung Basidie das Ganze, bestehend aus der sklerifizierten oder nicht sklerifizierten Hypobasidie und das Promycel, wenn dieses von der Hypobasidie geschieden ist, als Epibasidie. Dieser Fall, der für die *Ustilaginales* und *Uredinales* zutrifft, ist nach den genannten Autoren eine dimere Basidie, im Gegensatz zur monomeren Basidie bei den Hymenomyceten und Gastromyceten. Wir haben diese Auffassung ausführlich in unserer Monographie über die *Uredinales* in der Rumänischen Volksrepublik entwickelt. Wir werden sie bei den *Ustilaginales* noch einmal zusammenfassen und anwenden.

Mit Rücksicht auf den Stand unserer heutigen Kenntnisse spricht alles dafür, dass die Holobasidie als ursprünglich und die Phragmobasidie als von ihr abgeleitet aufzufassen ist. Die ursprünglichsten Holobasidien sind die monomeren Basidien, d. h. diejenigen, die nicht in Hypo- und Epibasidie unterteilt sind, also gleichzeitig sowohl als Zeugit als auch als Gonotokont dienen, wie es bei den meisten Hymenomyceten und Gastromyceten der Fall ist. Die monomere Basidie erfährt zwei Modifizierungen, je nach der Art, wie die Kernteilung erfolgt: stichisch und chiasmisch. Bei ersterer stehen die Kernspindeln längs, bei letzterer quer. Eine andere Differenzierung, die wir bei den Basidien antreffen, ist durch die Stellung der Basidien sporen gegeben, und in dieser Hinsicht unterscheiden wir akrogene monomere Hobobasidien, d. h. solche mit endständigen Basidiosporen, und pleurogene Holobasidien, d. h. solche mit seitlichen Basidiosporen. Erstere wird als die ursprünglichste, von dem Euaskus der Askomyceten abgeleitet, betrachtet, und letztere ist bei den Gastromyceten und Plektobasidien anzutreffen. Eine tiefgreifende Differenzierung, die die akrogene monomere Holobasidie erfährt, ist die Trennung in zwei verschiedene Teile: einen unteren Teil, in dem sich die Karyogamie vollzieht und der Hypobasidie genannt wird und also als Zeugit dient und einen anderen, oberen, die Epibasidie, in dem die chromatische Reduktion stattfindet und der als Gonotokont dient. Die in Hypo- und Epibasidie differenzierte Holobasidie bezeichnet man als dimere Holobasidie. Darüber hinaus

erfährt die Hypobasidie weiter keine wichtigen Veränderungen, wohingegen die Epibasidie bedeutende allmähliche Veränderungen durchmacht, parallel zur Entwicklung der Basidiomyceten und ihrer Lebensweise. Parallel zu den Holobasidien entwickeln sich auch die Phragmobasidien, die ebenfalls monomer sein können (*Tremella* mit Längswänden, *Auricularia* mit Querswänden, in vier Zellen geteilt; bei *Sirobasidium brefeldianum* ist die Phragmobasidie zweizellig mit schrägen Wänden). Der Typus der monomeren, akrogenen chiasmatischen Phragmobasidie, wie er sich bei *Tremella* findet, ist primitiv im Verhältnis zu dem Typus der monomeren akrogenen, stichischen Phragmobasidie, der bei *Auricularia* vorkommt. Zwischen diesen beiden gibt es Übergangsstadien. Aus der monomeren Phragmobasidie ist die dimere Phragmobasidie hervorgegangen, so wie sich aus der monomeren Holobasidie die dimere Holobasidie herausgebildet hat. Die in Hypobasidie und Epibasidie differenzierte dimere Phragmobasidie erreicht den Endpunkt ihrer Entwicklung durch das Auftreten der dimeren Phragmobasidien mit der sklerifizierten Hypobasidie (*Ustilaginales*, *Uredinales*). Je mehr sich der Charakter der dimeren (zweigliedrigen) Phragmobasidie herausbildet und je ausgeprägter der Sklerifikationscharakter der Hypobasidie ist, um so mehr verändert sich die Lebensweise der Pilze, wobei sie vom Saprophytismus zum strengsten Parasitismus (*Uredinales*) übergehen. Die dimere Phragmobasidie stellt drei Differenzierungsstadien dar: a) den Zweig, bei dem die Hypobasidie und die Epibasidie nicht morphologisch, sondern nur zytologisch verschieden sind (*Coleosporium*, *Melampsora*, *Cronartium* — unter den *Uredinales*); b) den Zweig, bei dem eine Differenzierung in Hypobasidie und Epibasidie vorkommt (*Jola*, *Cystobasidium*, *Septobasidium*), die Hypobasidie aber nicht sklerifiziert ist; c) die Phragmobasidie bei den meisten *Uredinales* und bei den *Ustilaginales* mit immer sklerifizierter Hypobasidie. Die sklerifizierte Hypobasidie dient als Resistenz- und Verbreitungsorgan (die Teuleutosporen bei den *Uredinales* und die Chlamydosporen bei den *Ustilaginales*). Aus der sklerifizierten Hypobasidie entsteht eine längliche stichische Epibasidie (das Promycel), die durch drei Membranen in vier Zellen unterteilt ist (*Uredinales* und *Ustilaginaceae* unter den *Ustilaginales*). Aus jeder Zelle entwickelt sich eine Basidiospore. Bei *Tilletia*- und allgemein bei den Tilletiaceen unter den *Ustilaginales* — erfährt die Epibasidie eine Rückbildung, wobei sie als länglicher Faden ohne Quermembran erscheint und die Hypobasidie als Zeugit oder als Gonotokont dient. Die Basidie bei *Tilletia* stellt keinen ursprünglichen Typ dar, sondern steht im Gegenteil am Ende einer Reihe, die durch vorausgehende Stadien ihre Deduktion erleichtert. Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die Phragmobasidien bei den *Ustilaginales* nicht, wie man glaubte, ursprüngliche Organe sind.

Die Phragmobasidie ist nicht, wie man fälschlich meinte, eine „Protobasidie“, sondern ist aus der Holobasidie abgeleitet, die ursprünglich ist. Die Phragmobasidie ist phylogenetisch die jüngste Basidienform, und das Auftreten der dimeren Phragmobasidie mit der sklerifizierten Hypobasidie steht im Zusammenhang mit der Anpassung der Basidiomyceten an die ausschliesslich parasitäre Lebensweise.

**AUF DEM GRUNDSATZ BERUHENDE KLASSIFIKATION, DASS DAS PROMYZEL (DIE PHRAGMOBASIDIE) EIN URSPRÜNGLICHES ORGAN IST**

ORDNUNGEN	Patouillard 1887	V Tieghem 1893	Chaudesaud 1944	Brefeld-Tavel-Lotsy 1888 1892 1909	Lindau-Klebahn 1912
USTILAGINALES UREDINALES AURICULARIALES TREMELLALES DACRYOMYCETALES TULASNELLALES HYMENOMYCETES GASTEROMYCETES	HETERO-BASIDIEN	PHRAGMO-BASIDIEN	ARCHEOBASIDIOMYCETES	BASIDIOMYCETES	HEMIBASIDIEN
		HOMO-BASIDIEN	HOLO-BASIDIEN		NEOBASIDIOMYCETES
					PROTOBASIDIOMYCETES
					AUTOBASIDIOMYCETES
					EUBASIDIEN
					AUTOBASIDIOMYCETES
ORDNUNGEN	Viennot-Bourgin 1949	Dietel-Killermann 1928	Greis 1943	Zillig 1932 Engler-Diels 1936	
USTILAGINALES UREDINALES AURICULARIALES TREMELLALES DACRYOMYCETALES TULASNELLALES HYMENOMYCETES GASTEROMYCETES	HEMIBASIDIOMYCETES	HEMIBASIDIEN	HEMIBASIDIOMYCETES	HEMIBASIDIEN	
	PROTOBASIDIOMYCETES		EUBASIDIOMYCETES		PROTOBASIDIOMYCETES
	AUTOBASIDIOMYCETES	EUBASIDIEN		EUBASIDIOMYCETES	AUTOBASIDIOMYCETES
ORDNUNGEN	Fischer 1932	Bessey 1935	Göumann 1926	Moreau 1953	
USTILAGINALES UREDINALES AURICULARIALES TREMELLALES DACRYOMYCETALES TULASNELLALES HYMENOMYCETES GASTEROMYCETES	HIPODERMEN	TELIOSPOREN	PROTOBASIDIOMYCETES	PROTOBASIDIOMYCETES	
	PROTOBASIDIOMYCETES	BASIDIOMYCETALES		HETERO-BASIDIEN	DANGEARDIOMYCETES
	AUTOBASIDIOMYCETES		HYMENO-MYCETES	AUTOBASIDIOMYCETES	Zwischenform EUBASIDIOMYCETES

Tabelle 1.

Obwohl Greis (17) die Phragmobasidie bei den *Ustilaginales* und *Urodinales* als abgeleitet betrachtet, fasst er sie trotzdem bei der Klassifizierung unter der Bezeichnung Hemibasidiomyceten zusammen, ein Name, der weiter keine andere Bedeutung hat als die, dass er der ältere, von Brefeld gegebene ist. Er stellt die *Ustilaginales* und *Urodinales* an den Anfang der Basidiomyceten, wobei er die

anderen als Eubasidiomyceten auffasst. Wenn wir die Ausführungen über die Keimung der Chlamydosporen, die Eigenschaften der Phragmobasidie bei den *Ustilaginales*, die Erscheinungen, die im Innern der Chlamydosporen und der Phragmobasidien vor sich gehen, berücksichtigen, müssen wir die Phragmobasidie der *Ustilaginales* als eine dimere Basidie mit sklerifizierter Hypobasidie (Chlamydospore) und durch Quermembranen unterteilter Epibasidie (Promycel) auffassen. Die Basidiosporen erscheinen seitlich und endständig auf der Epibasidie bei den Ustilaginaceen, und durch Rückbildung bei den Tilletiaceen wird die Epibasidie durchgehend.

Nach unserer Auffassung sind Phragmobasidieen sowohl die *Tremellales* als auch die *Auriculariales*, aber diese sind monomer. Aus ihnen sind die *Ustilaginales* und die *Uredinales* mit dimerer Phragmobasidie hervorgegangen. In unserem System sind die Holobasidieen mit Holobasidie ursprünglich, die Phragmobasidieen mit Phragmobasidie hingegen weiter entwickelte Basidiomyceten.

Nach dem bisher Gesagten können wir die Basidiomyceten in folgende zwei Gruppen einteilen:

I. *Holobasidieen (Autobasidieen)*

V. Tieghem 1893, Wettstein 1933.

II. *Phragmobasidieen* V. Tieghem.

1. Die Untergruppe *Monomere* Savulescu.

2. Die Untergruppe *Dimere* (Sklerobasidien Janchen, Wettstein), Savulescu.

Die Prinzipien, auf denen das natürliche System der *Ustilaginales* beruht, sind folgende:

Ursprüngliche Eigenschaften	Abgeleitete Eigenschaften
1. Promycel septiert ( <i>Ustilaginales</i> )	1. Promycel, nichtseptiert (Metabasidien, Tilletiaceen)
2. Chlamydosporen einzeln	2. Chlamydosporen zu Ballen vereinigt
3. Ballen mit Chlamydosporen schwach verbunden	3. Ballen mit Chlamydosporen fest verbunden
4. Sporenballen ohne sterile Randzellen	4. Sporenballen mit sterilen Randzellen oder sterilen Hyphen
5. Sporenlager öffnen sich	5. Sporenlager ( <i>Doassansia</i> , <i>Doassaniopsis</i> , <i>Tracya</i> ) öffnen sich nicht
6. Chlamydosporen einfach, frei, einzeln	6. Chlamydosporen einfach, eingeschlossen bleibend ( <i>Entyloma</i> , <i>Melanotaenium</i> )

- |  |  |
|--|--|
| 7. Chlamydosporen mit glatter Membran  | 7. Chlamidosporen mit warziger oder netzartig verdickter Membran                                   |
| 8. Promycel erzeugt Basidiosporen  | 8. Promycel erzeugt Mycelfäden   |
| 9. Chlamydosporenlager einfach   | 9. Chlamydosporenlager durch Hyphenhügel gekammert ( <i>Petricladium</i> , <i>Melanopsichium</i> ) |
| 10. Sporenlager mit Wirtspflanzengewebe bedeckt  | 10. Sporenlager mit einer Hülle von Hyphen bedeckt   |
| 11. Sporenlager ohne pilzige Columella ( <i>Sphacelatheca</i> )                          | 11. Sporenlager mit pilziger Columella ( <i>Cintractia</i> )                                       |
| 12. Bodeninfektion   | 12. Blüteninfektion oder Palealinfektion   |
| 13. Vorhandensein eines saprophytischen Stadiums im Lebenszyklus des Pilzes              | 13. Partielle Reduktion oder gänzlich Fehlen des saprophytischen Stadiums                          |
| 14. Befällt Wildarten  | 14. Befällt Kulturarten  |
| 15. Polyphasisch   | 15. Diplophasisch  |
| 16. Isosporeen   | 16. Heterosporen ( <i>Mundkurella</i> )  |
| 17. Homothallisch  | 17. Heterothallisch  |
| 18. Basidiosporen zahlreich  | 18. Eine einzige Basidiospore ( <i>Tolyposporella</i> )  |
| 19. Basidiasporen seitlich   | 19. Basidiosporen endständig   |
| 20. Chlamidosporen mit Anhängsel ( <i>Neovossia</i> )                                    | 20. Chlamidosporen ohne Anhängsel ( <i>Tilletia</i> und andere Tilletiaceen)                       |
| 21. Befällt Erdpflanzen  | 21. Befällt Wasserpflanzen   |
| 22. Sporenlager entstehen in den vegetativen Teilen (Wurzeln, Rhizome, Blätter, Stengel) | 22. Sporenlager entstehen in den Blütenteilen und Früchten   |

Um uns ein Bild davon zu verschaffen, wie sich die Klassifizierungen der Basidiomyceten entwickelt haben und welcher Platz den *Ustilaginales* zugewiesen wurde, zeigen wir in den folgenden schematischen Übersichten die Klassifizierung, die wir, sowohl auf Grund der vergleichenden Morphologie als auch auf ökologischer Grundlage, für die richtige halten.

Wir werden die Klassifizierungsschemata in zwei Gruppen einteilen. Die eine Gruppe enthält diejenigen, bei denen das Promycel (die Phragmobasidie) als ursprüngliches Organ (Tabelle I) und die *Ustilaginales* als niedere Basidiomyceten betrachtet werden. Die

zweite Gruppe umfasst diejenigen, bei denen das Promyzel als abgeleitetes Organ und die *Ustilaginales* als entwickelte parasitäre Basidiomyceten aufgefasst werden (Tabelle II).

**AUF DEM GRUNDSATZ BERUHENDE KLASSIFIKATION, DASS DAS PROMYZEL (DIE PHRAGMOBASIDIE) EIN AUS DER HOLOBASIDIE ABGELEITETES ORGAN IST UND DASS DIE PHRAGMOBASIDIOMYCETEN HÖHER ENTWICKELT SIND**

ORDNUNGEN	Jänchen - Wettstein 1932 1933	Gäumann 1949	Sävulescu 1955
GASTEROMYCETES HYMENOMYCETES TULASNELLALES DACYROMYCETALES TREMELLALES AURICULARIALES UREDINALES USTILAGINALES	HOLOBASIDIEN	HOLOBASIDIOMYCETES	HOLOBASIDIEN
	PHRAGMOBASIDIEN	PHRAGMOBASIDIOMYCETES	MONOMEREN
	SKLEROBASIDIEN		DIMEREN (SKLEROBASIDIEN)

Tabelle 2.

Die Ordnung *Ustilaginales* teilen wir in drei Familien:

1. *Ustilaginaceen*; 2. *Tilletiaceen*; 2. *Graphiolaceen*.

Im Folgenden geben wir in Form dichotomischer Schlüssel die bekannten Gattungen dieser Familien:

Fam. *Ustilaginaceae* Schröter.

A. Chlamidosporen einfach, einzeln, nicht zu Ballen vereinigt.

I. Sporenlager ohne sterile Hyphen.

1. Sporenlager nackt oder von Gewebsteilen der Nährpflanze bedeckt. Parasiten auf Pflanzenarten verschiedener Familien

I. *Ustilago* (Pers.) Roussel

2. Sporenlager eingesenkt in der Achse des hypertrophierten Blütenstandes. Parasiten auf Polygonaceen

II. *Liroa* Ciferri

II. Sporenlager mit sterilen Hyphen.

1. Sterile Hyphen in einer zentralen Columella vereinigt. Parasiten auf Cyperaceen und Juncaceen. Sporenlager von einer dünnen Hülle aus dicht verflochtenen Hyphen bedeckt. Chlamydosporen in basipetaler Reihe entstehend

III. *Cintractia* Cornu

2. Sterile Hyphen mit Wirtsgeweben bilden zusammen eine zentrale Columella. Sporenlager mit einer dicken, harten Hülle bedeckt. Auf Cyperaceen  
 IV. *Planetella* Savile
3. Sterile Hyphen nicht in einer zentralen Columella vereinigt; wo sich eine Columella findet, ist diese aus hypertrophierten Wirtsgeweben gebildet.
- a) Um die Sporenlager eine falsche pilzliche Hülle. Auf Graminaceen und Polygonaceen . . . .  
 V. *Sphacelotheca* De Bary
- b) Sporenlager von zahlreichen Hyphenbündeln durchsetzt. Auf Cyperaceen . . . .  
 VI. *Farsysia* Raciborski
- c) Sporenlager in 2—4 Kammern geteilt, innerhalb der Nährpflanze entstehend; mit einer harten Hülle aus Wirtsgewebe bedeckt. Auf Liliaceen . . . .  
 VII. *Pericladium* Pass.
- d) Sporenlager in mehreren Kammern geteilt, innerhalb der Nährpflanze entstehend oder mit einer harten Hülle bedeckt. Sporenmasse in eine gallertartige Masse eingesenkt. Auf Graminaceen und Polygonaceen . . . .  
 VIII. *Melanopsichium* Beck.
- B. Chlamydosporen paarweise vereinigt
- I. *Isosporeen*
1. Sporenlager streifenförmig innerhalb der Epidermiszellen. Auf *Carex*-Arten . . . .  
 IX. *Schizonella* Schröter
2. Sporenlager mit einer doppelten Hülle. Auf *Cissus*-Arten  
 X. *Mycosyrinx* Beck.
- II. *Heterosporeen*. Sporenlager mit einzelligen und zweizelligen Chlamydosporen. Auf *Heptapleurum*. . . .  
 XI. *Mundkurella* Thirum.
- C. Chlamydosporen in grösserer Zahl (2, 3, 4) vereinigt. Auf *Geum*  
 XII. *Ustacystis* Zundel
- D. Chlamydosporen zu Ballen vereinigt.
- I. Chlamydosporen anfangs zu Ballen vereinigt, dann durch Druck leicht zu trennen. Auf Graminaceen und Caryophylaceen . . . .  
 XIII. *Sorosporium* Rudolphi
- II. Chlamydosporen zu dauernden Ballen fest miteinander verbunden.
1. Alle Chlamydosporen eines Ballens fertil.

- a) Basidie (Promycel) einfach oder dichotomisch verzweigt, mit nur einer endständigen Basidiospore. Auf Aizoaceen, Papilionaceen, Compositen, Convolvulaceen  
XIV. *Thecaphora* Fingerh.
  - b) Basidie (Promycel) einfach mit seitlichen und endständigen Basidiosporen. Auf Graminaceen und Juncaceen  
XV. *Tolyposporium* Woronin
  - c) Basidie (Promycel) einfach oder verästelt, mit einer einzigen seitlichen Basidiospore. Auf Graminaceen . . .  
XVI. *Tolyposporella* Atk.
2. Nur die äusserste Schicht des Ballens aus fertilen Sporen bestehend, innere Zelle steril. Im Fruchtknoten der Cyperaceen  
. . . . .  
XVII. *Testicularia* Klotild.

Fam. *Tilletiaceae* Schröter.

- A. Chlamydosporen einfach, einzeln, nicht zu Ballen vereinigt.
- I. Chlamydosporenmasse pulverförmig, verstäubend. Chlamydosporen mit einfacher, nicht geschichteter Membran.
    - 1. Chlamydosporen mit einem endständigen Anhängsel, fadenförmig. Auf Graminaceen  
. . . . .  
I. *Neovossia* Körnicke
    - 2. Chlamydosporen ohne endständige Anhängsel. Die meisten auf Graminaceen  
. . . . .  
II. *Tilletia* Tulasne
  - II. Chlamydosporen zu einer kohlenartigen Masse verklebt. Die Membran der Chlamydosporen aus einer inneren farblosen, ziemlich dicken, einer äusseren, dunkel-braunen, dünnen und einer mittleren schleimartigen, dicken farblosen Schicht bestehend. Auf Cyperaceen  
. . . . .  
III. *Kuntzeomyces* Henn.
  - III. Chlamydosporenmasse nicht verstäubend. Sporenlager in den Blättern, Stengeln oder Wurzeln der Nährpflanze, dauernd in das Gewebe der Nährpflanze eingeschlossen.
    - 1. Sporenlager in dem Parenchymgewebe der Blätter (seltener in den Blattstilen oder Stengeln eingeschlossen), hellfarbig, Flecken erzeugend. Auf Arten verschiedener Familien  
. . . . .  
IV. *Entyloma* De Bary
    - 2. Sporenlager Gallen auf verschiedenen Teilen der Pflanzen verursachend.
      - a) Gallen auf den Wurzeln entstehend und innen auch die Sporenlager des Pilzes enthaltend. Auf Juncaceen und Cyperaceen  
. . . . .  
V. *Entorrhiza* Weber

- b) Gallen am Wurzelhals oder an den oberirdischen Teilen der befallenen Pflanze. Auf Araceen, Rubiaceen, Scrophulariaceen und Labiaten

VI. *Melanotaenium* De Bary

B. Chlamydosporen aus zwei Zellen gebildet.

Auf Scrophulariaceen (*Veronica*)

VII. *Schröteria* Winter

C. Mehrere Chlamydosporen zu Ballen vereinigt.

I. Reife Sporenlager verstäubend oder die Chlamydosporenballen kornförmig vereinigt.

1. Ballen aus vielen (10—20 und mehr) Chlamydosporen gebildet.

a) Ballen am Rande mit einer Hülle aus einer Schicht mehrerer Zellen. Konidien gewöhnlich vorhanden. Auf Vertreter verschiedener Familien

VIII. *Ginanniella* Ciferri

b) Ballen ohne Hülle aus sterilen Zellen. Konidien fehlen. Aus Chenopodiaceen

IX. *Glomosporium* Kochmann

2. Ballen aus 1—2 Chlamydosporen gebildet (seltener aus mehreren); Konidien fehlend oder vorhanden.

a) Ballen am Rande mit einer Hülle aus vielen sterilen Zellen, manchmal in zwei Schichten sitzend. Ballen trennen sich nicht. Auf Orobanchaceen . . .

X. *Tuburcinia* Fries

b) Ballen am Rande mit einer Hülle aus sterilen Zellen, niemals in zwei Schichten sitzend.

— Ballen am Rande ohne Hülle aus sterilen Hyphen. Auf Vertretern verschiedener Familien . . . . .

XI. *Urocystis* Rabenh.

— Ballen am Rande mit einer Hülle aus sterilen Hyphen. Auf *Solanum*

XII. *Polysaccopsis* Henn.

II. Reife Sporenlager im Gewebe der Nährpflanze eingeschlossen bleibend. Auf Wasser- oder an feuchten Plätzen vorkommenden Pflanzen.

1. Chlamydosporen am Rande der Ballen eine einfache fertile Schicht bildend.

a) Innenraum des Ballens von einem Netzwerk dünner Hyphen erfüllt. Auf Lemnaceen und Hydrocharitaceen

XIII. *Tracys* Sydow

b) Innenraum des Ballens von pseudoparenchymatischen Zellen gefüllt. Auf Blättern von *Potamogeton* und *Sagittaria*

XIV. *Doassansiopsis* Setchell

2. Fertile Chlamydosporen auch im Innern der Sporenballen.
  - a) Ballen ohne Rindenschicht aus sterilen Zellen. Chlamydosporen hellgelb oder farblos. Auf Wasserpflanzen  
XV. *Burillia* Setchell
  - b) Ballen mit einer einfachen Schicht steriler Zellen bedeckt. Auf Alismataceen, Butomaceen  
XVI. *Doassansia* Cornu

Fam. *Graphiolaceae* E. Fischer.

- A. Chlamydosporenmasse in einem Fruchtgehäuse, aussen mit sklerifizierter Wand und innen mit einer dünnen Hyphenschicht. Auf verschiedenen Palmen  
I. *Graphiola* Poiteau
- B. Chlamydosporenmasse in einem Sklerotium eingeschlossen. Auf einer Graminee (*Chusquea simplicifolia*) in Panama  
II. *Shropshiria* Stevens

Wenn die ersten Familien von fast allen Autoren als zu den *Ustilaginales* gehörig betrachtet werden, so waren und sind die Meinungen über die Familie der Graphiolaceen bis heute geteilt. Manche haben sie als Phacidialen angesehen, andere als Pyrenomyceeten, wieder andere als Myxomyceeten, als unvollkommene Pilze, als Ustilaginales. Die Spezialstudien Ed. Fischer's (10) und Killian's (25) haben erwiesen, dass wir sie als *Ustilaginales* einordnen müssen. Die bei *Graphiola* festgestellten und beschriebenen Gemmen sind also homolog mit den Chlamydosporen der *Ustilaginales* aufzufassen. Was die Fruchtkörper betrifft, so können sie mit den Sporenhäuten bei *Doassansia* verglichen werden. Killian sieht in *Graphiola phoenicis* eine ursprüngliche Ustilaginee, einen Urtypus.

Was die in jeder Familie zusammengefassten Gattungen und Arten angeht, so weist die vergleichende Morphologie konvergente Variationen auf, die auf dieselben Umweltsursachen zurückzuführen sind. Sowohl bei den Ustilaginaceen als auch bei den Tilletiaceen stossen wir auf einfache, doppelte oder zu Ballen vereinigte Chlamydosporen; glatte Chlamydosporen, mit warziger oder netzartigverdickter Membran; verstäubende oder verklebte Chlamydosporen. Die zusammengeballten Chlamydosporen bilden Massen, die leicht vom Wind fortgetragen werden können, weil sie eine grössere Luftberührungsfläche haben als die Einzelsporen, die übrigens ebenfalls leicht vom Wind zu befördern sind, da sie sehr leicht sind. Die verklebten oder von einer gallertartigen Masse geschützten Chlamydosporen sind stärker, nicht nur der Wind-, sondern auch der Wasserbreitung angepasst. Die in den Blättern verschiedener Pflanzen

eingeschlossenen Chlamydosporen bei *Entyloma* werden erst nach dem Faulen der Gewebe, in denen sie sich entwickeln, frei und können erst dann, wenn sie frei geworden sind, vom Wind fortgetragen werden. Die Arbeiten über *Entyloma* weisen in ziemlich häufigen Fällen äussere Blattkonidien auf, die ihre räumliche Verbreitung begünstigen. Wenn die Differenzierungen der Gattungen in ihrer Entwicklung eng an die Umweltbedingungen gebunden sind, so sind für die Differenzierung der Arten, ihre Entwicklung innerhalb jeder Gattung in erster Linie die Ernährungsbedingungen, das Substrat, ausschlaggebend. Unter diesem Gesichtspunkt unterscheiden wir polyphage und oligophage Arten. Beispiele für polyphage Arten haben wir bei: *Ustilago ornithogali* (Schm. et Kze) Magnus, der auf verschiedenen Arten von *Gagea* und *Ornithogalum* lebt, *U. heuferi* Fuckel, auf verschiedenen Arten von *Tulipa*, *U. vaillantii* Tul., auf verschiedenen Arten von *Muscari* und *Scilla*, *U. scorzonerae* (Alb. et Schw.) Schröter, auf verschiedenen Arten von *Scorzonera*, *U. tragopogi-pratensis* (Pers.) Roussel, auf verschiedenen Arten von *Tragopogon*, *U. cardui* Fischer von Waldh., auf verschiedenen Arten von *Carduus*, *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus, auf verschiedenen Arten von *Carex*, *Sphacelotheca hydropiperis* (Schum.) De Bary, auf verschiedenen Arten von *Polygonum*, *Schizonella melanogramma* (DC) Schröter, auf verschiedenen Arten von *Carex*, *Sorosporium purpureum* (Hazsl.) Liro, auf verschiedenen Arten von *Dianthus*, *Thekaphora seminis-convolvuli* (Desm.) Ito, auf verschiedenen Arten von *Convolvulus* und *Calystegia*, *Tilletia tritici-repentis* (DC) Liro, auf verschiedenen Arten von *Agropyrum*, *T. foetida* (Bauer) Liro, *T. tritici* (Bjerk.) Winter, *T. triticoides* Savul., auf verschiedenen Arten von *Triticum*, *Schröteria delastrina* (Tul.) Winter, auf verschiedenen Arten von *Veronica*, *Urocystis agropyri* (Preuss) Schröter, auf verschiedenen Wildarten von *Agropyrum*, *Urocystis tritici* Körnicke, auf verschiedenen Arten von angebautem *Triticum*, *U. bromi* (Lavr.) Savul., auf verschiedenen Arten von *Bromus*, *U. ranunculi* (Libert) Moesz, auf verschiedenen Arten von *Ranunculus*, *U. hellebori-viridis* (DC) Heuff., auf Arten von *Helleborus*, *U. pulsatillae* (Bubák) Moesz, auf verschiedenen Arten von *Pulsatilla*, *U. hepaticae-trilobae* (DC) Moesz., auf verschiedenen Arten von *Anemone*, *Graphiola phoenicis* (Moug.) Poiteau auf den Blättern verschiedener Palmen u. a.

Weitaus zahlreicher sind die oligophagen Arten, d. h. diejenigen, deren Existenz an eine bestimmte Art gebunden ist: *Ustilago zaeae* (Beckm.) Unger auf *Zea mays* und *Euchlaena mexicana*, *U. grandis* Fries, auf *Phragmites communis*, *U. trichophora* (Link) Kunze, auf *Echinochloa crus-galli*, *U. hypodytes* (Schlecht.) Fries, auf *Elymus arenarius*, die zahlreichen Arten der Gruppe *Striaeformes* der Gattung *Ustilago*, sowie die der Gruppe *Ovariicolae* und der Gruppe *Reticulatae* derselben Gattung. Ebenfalls oligophag sind auch die

Arten der Gruppe *Antherophylae*, die die Chlamydosporen der verschiedenen Arten auf den Caryophyllaceen hervorbringen, sowie die der Gruppe *Seminales* der Gattung *Ustilago*, die die Samen der Caryophyllaceen befallen. Die Liste der oligophagen Arten liesse sich noch erweitern, selbst wenn wir uns auf die in unserem Lande vorkommenden *Ustilagniales* beschränken würden.

Ein Beispiel für den Übergang von der Polyphagie zur Oligophagie bietet die Artengruppe *Urocystis*: *U. agropyri* (Preuss) Schröter, *U. tritici* Körnicke, *U. bolivari* Bubák et Fragoso, *U. occulta* (Wallr.) Rabenh.

Morphologisch gesehen, weist *Urocystis tritici* Körnicke stärkere Ähnlichkeit mit *U. agropyri* (Preuss) Schröter auf, die verschieden Wildarten befällt. *U. tritici* Körnicke kann als eine physiologisch von *U. agropyri* (Preuss) Schröter abgeleitete Art betrachtet werden. Sie ist polyphag, befällt aber vorzugsweise die Anbauarten. Der Übergang von den wilden Graminaceen auf die Anbauarten ist der erste Schritt der Differenzierung. Ein anderer Schritt wird von *U. bolivari* Bubák et Fragoso vollzogen, einer oligotrophen Art, die nur *Lolium rigidum* befällt, morphologisch aber Ähnlichkeiten mit *U. agropyri* (Preuss) Schröter und *U. tritici* Körnicke aufweist. Auf der höchsten Entwicklungsstufe dieser Gruppe steht *U. occulta* (Wallr.) Rabenh., die streng oligophag nur auf *Secale cereale* vorkommt, aber recht bedeutsame morphologische Unterschiede zu den vorhergehenden Arten aufweist.

Fischer und Holton (14), und nach ihnen Uljanischtschew (46), haben gezeigt, dass man sowohl Weizen als auch Roggen mit Chlamydosporen von *U. agropyri* (Preuss) Schröter infizieren kann; sie haben also eine grosse pathogene Valenz, eine ausgeprägte pathogene Variabilität. Durch Übergang des noch polyphagen Pilzes auf die Kulturweizenarten wird er zu *U. bolivari* Bubák et Fragoso, einer oligotrophen, aber noch keine morphologischen Unterschiede aufweisenden Art und schliesslich zu *U. occulta* (Wallr.) Rabenh., einer oligotrophen Art mit morphologischen Differenzierungen. Wenn man von Wildarten von *Agropyrum*, die künstlich infiziert wurden (was möglich ist), Chlamydosporen von *U. tritici* Körnicke und *U. occulta* (Wallr.) Rabenh., erntet und dann mit den so gewonnenen Chlamydosporen wieder Weizen, Roggen und Wildarten von *Agropyrum* infiziert, lässt sich feststellen, dass die Infektion auf Weizen und Roggen viel stärker ist als auf den wilden Graminaceen. Das ist ein Beweis für die Rolle des Übergangs von der Polyphagie zur Oligophagie, von der Stufe *U. agropyri* (Preuss) Schröter bis zu *U. occulta* (Wallr.) Rabenh. Schematisch liess sich diese Entwicklung in Stufenform darstellen:

			<i>U. occulta</i>
			Oligophag, auf Kulturroggen
		<i>U. bolivari</i>	
		Oligophag, auf <i>Lolium rigidum</i>	
	<i>U. tritici</i>		
	Polyphag, auf Kulturarten von <i>Triticum</i>		
<i>U. agropyri</i>			
Polyphag, auf Wildarten von <i>Agropyrum</i>			
	ohne morphologische Unterschiede		mit morphologischen Unterschieden

Es muss darauf hingewiesen werden, dass die oligophagen Arten etwa 90 Prozent aller Arten ausmachen. Trotzdem hat sich die Oligophagie aus der Polyphagie im Laufe der Entwicklung des Parasitismus des Pilzes im Zusammenhang mit den von ihm befallenen Wirtspflanzen entwickelt und so eine Spezialisierung verursacht, die bei einigen auf Kulturarten vorkommenden Arten (*Ustilago nuda* Jens.) Rostrup, *U. zaeae* (Beckm.) Unger, *Tilletia* (verschiedene Arten) bis zur Bildung von Gruppen physiologischer Rassen führt, die sich untereinander nur biologisch, durch ihre verschiedene Virulenz unterscheiden. Im Vergleich zu den *Uredinales* behalten die *Ustilaginales*, obwohl sie erst in jüngerer Zeit auf der Erde aufgetreten sind, dennoch in ihrem Entwicklungszyklus ein mehr oder weniger langes saprophytisches Stadium bei. Bei manchem ist dieses Stadium fast verschwunden (*U. tritici* (Pers.) Jens., *U. nuda* (Jans.) Rostrup). Diese haben entsprechende Formen mit saprophytischem Stadium und Erdinfektion.

So entspricht zum Beispiel *Ustilago nuda* (Jens.) Rostrup dem *U. nigra* Tapke mit saprophytischem Stadium. Das von Kuprewitsch (28) aufgestellte Gesetz, demzufolge sich die parasitären Organismen aus saprophytischen Organismen entwickelt haben, findet bei der Ordnung der *Ustilaginales* seine Anwendung und volle Bestätigung. Interessant ist die Feststellung, dass die *Ustilaginales* mit Vorliebe bestimmte Gruppen von Angiospermen befallen. Die häufigsten Wirtspflanzen der *Ustilaginales* sind: die Gramineen, die Cyperaceen, sodann die Caryophyllaceen, Polygonaceen, die Compositen und schliesslich die Ranunculaceen. Es gibt einige monotypische Gruppen — *Kuntzeomyces*, *Polysaccopsis*, *Liroa*, *Pericladium*

—, bei denen die Spezialisierung im Zusammenhang mit dem Substrat Hand in Hand gegangen ist mit ihrer von den ökologischen Ursachen der Unwelt bestimmten morphologischen Differenzierung. Wenn wir die Vorliebe der *Ustilaginales* für die Vertreter bestimmter Angiospermenfamilien bedenken, so stellen wir fest, dass sie die höchstentwickelten Familien befallen — *Glumiflorae* und *Cyperalia* — unter den *Krynophyta* im System Grossheim (18—20) *Glumiflorae* und *Mikrospermae* im System Busch (6), *Glumiflorae* und *Cyperales* im System von Soó (42); sodann die *Compositales* in der Gruppe *Teichiospermatophyta* im System Grossheim, *Campulanulatae* im System Busch, *Asterales* im System Soó. Aber eine beschränkte Anzahl von *Ustilaginales* (Arten von *Entyloma*, *Urocystis*) befällt auch Pflanzen primitiver Gruppen: *Ranales* in der Gruppe *Batrachyophyta* im System Grossheim, *Polycarpicae* im System Busch und Soó. Recht zahlreich sind jedoch die *Ustilaginales*, die Pflanzen aus Zwischengruppen des Stammbaums befallen: Caryophyllaceen und Polygonaceen in der Gruppe *Centrospermalia* und *Polygonalia* in den *Centrospermatophyta* Grossheim's, *Centrospermae* und *Polygonales* nach dem System von Busch und Soó. Wenn wir uns das von Soó aufgestellte Schema des Stammbaums der Angiospermen vor Augen halten, können wir, was die Entwicklung der *Ustilaginales* im Zusammenhang mit den von ihnen befallenen Pflanzen angeht, den Schluss ziehen, dass sie sich, obwohl wir sie auf Pflanzen einer primitiven Gruppe (*Polycarpicae*) finden, besonders auf drei Entwicklungszweigen der Angiospermen festsetzen: auf den Zweig V, der mit *Glumiflorae* und *Cyperales* endet; sie befallen aber auch Pflanzen anderer Familien dieses Zweiges (*Helobieae*, *Liliiflorae*) auf den Zweig I, der mit *Asterales* endet und Zweig IV, der als Spitzen *Centrospermae* und *Polygonales* hat. Gerade bei diesen Spitzenordnungen und -Familien treffen wir auf die grösste Mannigfaltigkeit von Arten und Formen.

Da uns bekannt ist, dass die *Ustilaginales* sich erst im Quartär in fossilem Zustand nachweisen lassen, zu einer Zeit also, wo die Gramineaceen, Cyperaceen, Compositen, Polygonaceen und Caryophyllaceen in der Flora hochentwickelt sind, wird uns ihre unterschiedliche Anpassung an die trophische Umgebung, die die Pflanzen ihnen boten, erklären. Dabei gingen sie gleichzeitig vom saprophytischen Leben in der Haplo- und Dikaryophase — die sich noch nicht vollständig verloren haben, zum parasitären Leben in der Dikaryophase über. Die *Ustilaginales* haben den Weg vom Saprophytismus zum Parasitismus in verhältnismässig kurzer Zeit zurückgelegt, besonders im Vergleich zu den *Uredinales*, mit denen sie viele morphologische Ähnlichkeiten aufweisen. Letztere sind obligate Parasiten sowohl in der Haplophase als auch in der Dikaryophase.

\*

Ich habe diesen „Beitrag zur Systematik der Ustilaginales“ mit dem Gefühl äusserster Dankbarkeit für Herrn Dr. F. Petrak, dessen 70. Geburtstag bald gefeiert wird, verfasst.

Ich bin überzeugt, dass alle heutigen Mykologen für Herrn Dr. Petrak dasselbe Gefühl der Dankbarkeit hegen, weil er in seinen Werken viele Grundprobleme der Mykologie geklärt, unsere Kenntnisse mit einer grossen Anzahl von neuen Gattungen und Arten bereichert, zahlreiche, bisher falsch eingereihte Formen ausführlich beschrieben, richtig eingereiht und auf diese Weise zum allgemeinen Fortschritt dieser Wissenschaft beigetragen hat.

### Bibliographie.

1. Bennet, A. W. a. G. Murray: A handbook of cryptogamic Botany, 1889.
2. Bessey, C. E.: A synopsis of plant phyla, 1907.
3. Bessey, E. A.: Text-book of Mycology, 1935.
4. Brefeld, O.: Die Brandpilze. Bot.. Untersuchungen a. d. Gesamtgebiete d. Mykologie. I—VIII, 1872—1889; IX, 1891—1912.
5. Buhr, H.: Parasitenbefall und Pflanzenwanderschaft, Bot. Jahrb. LXVIII, 2—3, 1937.
6. Busch, H. A.: Sistematica vischih rasstienii, 1944.
7. Chaudefaud, M.: Biologie des Champignons, 1944.
8. Dietel, P.: In Engler-Prantl. Die natürl. Pflanzenf. VI, ed. 2, 1928.
9. Engler, A. u. L. Diels: Syllabus der Pflanzenfamilien, ed. XI, 1936.
10. Fischer, E.: Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Graphiola*. Bot. Zeitg., XLI, 1883.
11. — Pilze. Handwörterbuch der Naturwiss., VII, 880—929, 1912.
12. — Zur Kenntnis von *Graphiola* und *Farysia*. — Ann. Mycol., XVIII, 188—197, 1920.
13. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Graphiola*. — Ann. Mycol., XX, 228—237, 1922.
14. Fischer, G. W. a. C. S. Holton: Studies of the susceptibility of forage grasses to cereal smut fungi. IV. Cross inoculation experiments with *Urocystis tritici* *U. occulta*, and *U. agropyri*. — Phytopath. XXXIII, 910—921, 1943.
15. Gäumann, F.: Vergleichende Morphologie der Pilze, 626 p. Jena, 1926.
16. — Die Pilze, 1949.
17. Greis, H.: *Eumycetes* in Engler-Prantl. Die natürl. Pflanzen, 5-a I, ed. 2, 1943.
18. Grossheim, A. A.: K voprossu o graphiceskom isobrajenii sistemy zvetkovph rasstienii. — Sov. Botanika, XIII, 3, 1945, K. voprossu o graphiceskom isobrajenii haraktere evolüzii naphilogeneticskyh skemah. Bot. Journ., XXXIII, 4, 407—415, 1948.
20. — Opredelitel rasstienii Kavkasa. — Sov. Nauka, 1—748, 1949.
21. Gwynne-Vaughan, H. C. I.: Fungi: *Ascomycetes*, *Ustilaginales*, *Uredinales*, 1922
22. Gwynne-Vaughan, H. C. I. a. B. Barnes: The structure and development of the fungi, 1—384, 1927.
23. Janchen, E.: Die Stellung der Uredineen und Ustilagineen im System der Pilze. — Österr. Bot. Zeitschr. LXXII, nr. 6—8, 1923.
24. Juell, H. O.: Die Kernteilung in den Basidien und der Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII, 164—180, 302—304, 1898.

25. Killian, M. Ch.: Le développement du *Graphiola phoenicis* Poit. et ses affinités. Rev. Gén. Bot., XXXVI, 385—394, 1924.
26. Klebahn, H.: Kr. Fl. Mark Brandenb., V—a, 1912.
27. Komarov, L. V.: Conceptii asupra speciei la plante. Trad. de V. Bontes, 1947.
28. Kuprevitsch, V. F.: Fisiologia bolnogo rasteniia. — Issl. Akad. Nauk, SSSR, 1947.
29. Kursanov, L. I.: Mikologhiia, 1940.
30. Lindau, G.: Kr. Fl. Mark Brandenb., V—a, 1912.
31. Lohwag, H.: in Arch. f. Protistenk., LII, 427—477, 1925.
32. Lotsy, J. C.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte, I, 1907.
33. Maire, R.: Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycetes, 1902.
34. Meyer, A.: in Bot. Zeitg., LX, 155, 1902.
35. Möller, A.: Protobasidiomyceten. Untersuchungen aus Brasilien. — In Schimper, Bot. Mitt. aus den Tropen, nr. 8, 1895.
36. Moreau, F.: Les champignons, II, 1954.
37. Neuhoff, W.: Zytologie und systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen. — Bot. Arch., VIII, 250—297, 1924.
38. Neuhoff, W. u. H. Ziegenspeck: Morphologische-serologische Bearbeitung des Systems der Basidiomyceten. Bot. Arch., XVI, 1926.
39. Patouillard, N.: Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes, Lons-le-Saunier, 1900.
40. Pearson, C. H.: Synop. Meth. Fung., I—II, 1801.
41. Săvulescu, Tr.: De la practica domesticirii plantelor la legi generale de biologie. — Anal. Acad. R. P. R., Sec. st. Geol., Geogr. si Biol., Ser. A, II, nr. 1, 1949.
42. Soó, R.: Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen. — Acta Biol., Acad. Sc. Hung., IV, nr. 3—4, 1953.
43. Soó, R. et Jávorka, S.: A magyar növény viläg kézikönyve, I—II, 1951.
44. Tavel, F. v.: Vergleichende Morphologie der Pilze, 1892.
45. Tieghen, Ph. Van: Sur la classification des Basidiomycètes. — Journ. de Bot., VII., 77—87, 1893.
46. Uljanischtchew, V. I.: Mikoflora Azerbaidjana, 332 p., 1952.
47. Viennot-Bourgin, G.: Les champignons parasites des plantes cultivées, II, 757—1850, 1949.
48. Vuillemin, B.: Les bases actuels de la systématique en Mycologie. — Progr. Rei Bot., II, 1—170, 1908.
49. — Les champignons. Essai de classification, 1912.
50. Wettstein, R.: Handbuch der systematischen Botanik, ed. II, 1911; ed. III, 1923, ed. IV, 1933.
51. Zillig, C. L.: in Sorauer, Handb. d. Pflanzenkr., III, ed. 5, 1932.
52. Zimmermann, A.: Sammelreferat über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. Centralbl. f. Bakt., II., 1925.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia Beihefte](#)

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Savulescu Trajan

Artikel/Article: [Beitrag zur Systematik der Ustilaginales 64-83](#)