

Was ist ein Basidiomycet?

F. OBERWINKLER

Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik,
Auf der Morgenstelle 1, D-7400 Tübingen 1

Als Vortrag gehalten am 29.9.1977

Oberwinkler, F. (1978) – How to Recognize a Basidiomycete? Z. Mykol. 44 (1): 13–29

Key Words: *Basidiomycetes*, *Heterobasidiomycetes*, *Homobasidiomycetes*, *Sporobolomycetales*, *Cryptococcales*, *Exobasidiales*, *Cryptobasidiales*, taxonomy, yeasts, ballistospores, hyphae, fruitbodies, basidia, gasteromycetation.

Abstract: 1. *Basidiomycetes* can be recognized by their meiosporangia. 2. Other characters have to be checked when basidia are either lacking or deviate strongly from common types; these characters are ballistospores, clamps and dolipores; nevertheless they all can be absent. All cell walls studied so far by TEM, show a multilamellar ultrastructure; this is in contrast to the bilamellar cell wall of *Ascomycetes*. 4. Budding of a basidiomycetous yeast starts by rupturing the mother cell wall which envelops the newly formed cell by a lamellar scar. Ascomycetous yeasts bud by forming a primarily continuous outer cell wall between mother and daughter cell. 5. In addition to light-microscopy, REM- and TEM-studies, chemical criteria should be taken into consideration more seriously, especially those of cell wall composition and antigen properties; GC percentage of DNA; urease-activity; production of specific sideramines; differences in enzyme patterns, e.g. those of the trp-synthesis; colour-reactions as that of Diazonium Blue B; types of the Coenzyme Q system; specific characteristics of extracellular Heteropolysaccharides. 6. To get a better understanding of critical groups, knowledge should be available of the ontogenetic development inclusive of the nuclear behaviour and the environmental interactions. 7. *Ustilaginales*, *Tilletiales*, *Sporobolomycetales*, *Cryptococcales*, *Exobasidiales* and *Cryptobasidiales* are in accordance with what might be defined as a basidiomycete.

Zusammenfassung: 1. Basidiomyceten können an ihren Meiosporangien erkannt werden. 2. Ist die Morphologie der Basidien stark abweichend oder fehlen diese Organe, so sind weitere Leitmerkmale zu prüfen: vegetative Ballistosporen, Schnallensepten, Doliporen; auch diese Charakteristika können fehlen. 3. Alle bisher transmissionselektronenmikroskopisch untersuchten Zellwände von Basidiomyceten sind mehrfach feinlamellär geschichtet; sie unterscheiden sich damit vom zweischichtigen Aufbau der Ascomyceten-Zellwand. 4. Bei Hefeknospung reißt die Mutterzellwand kragenförmig und zerfranst auf; Ascomyceten-Hefen knospen durch Ausdünnen der Mutterzellwand. 5. Neben licht- und elektronenoptisch feststellbaren Merkmalen sollten künftig chemische Eigenschaften stärker berücksichtigt werden: Zellwandzusammensetzung, Antigene der Zellwand, GC-Verhältnis der DNA, Urease-Aktivität, Sideramine, Enzymspektren der trp-Synthese, Farbreaktionen des Diazonium Blau B-Typs, Coenzym Q-Muster, extrazelluläre Polysaccharide. 6. Kritische Gruppen können kaum ohne Kenntnis des gesamten Ontogeniezyklus, der karyologischen Phänomene und der Lebensweise richtig verstanden werden. 7. Nach den derzeit verfügbaren Daten sind *Ustilaginales*, *Tilletiales*, *Sporobolomycetales*, *Cryptococcales*, *Exobasidiales* und *Cryptobasidiales* Basidiomyceten.

Basidiomyceten lassen sich durch Baupläne und Funktionen ihrer Meiosporangien erkennen (Abb. 1). In diesen Organen, den Basidien, verschmelzen die beiden Kerne des Dikaryons (Karyogamie, K!); darauf folgt die Reifeteilung (Reduktionsteilung, R!). Die

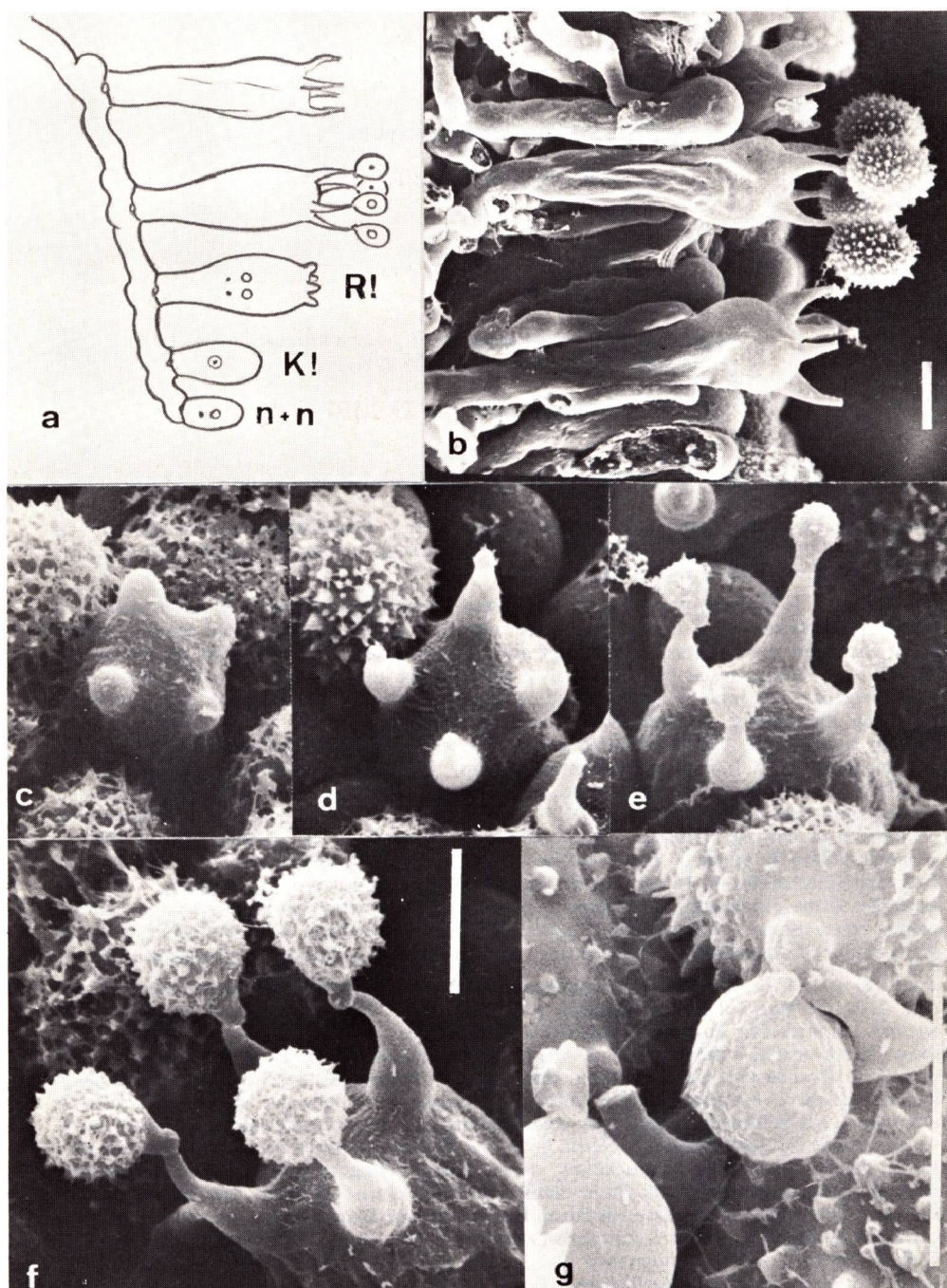


Abb. 1. Basidienentwicklung: a) Morphologische Veränderungen der Basidie während der Ontogenie und ihre verschiedenen Funktionen: $n+n$ = Dikaryon, K! = Karyogamie, R! = Reduktionsteilung, Sporenbildung, alte Basidie, deren Sporen bereits abgeschleudert wurden. b)–g) Basidienentstehung bei *Laccaria laccata* (Scop. ex Fr.) Berk. & Br. (Herb. FO 24060), *Agaricales*, rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen; die Maßstriche entsprechen $5\ \mu\text{m}$. b) Ausschnitt aus dem Hymenium mit verschiedenen alten Basidien. c) Junge Basidie mit beginnender Ausdifferenzierung der Sterigmen. d) Die hornförmig gekrümmten Sterigmen sind bereits erkennbar. e) An der Spitze der Sterigmen werden asymmetrisch die Sporen angelegt. f) Basidie mit jungen Basidiosporen. g) Reife Basidiosporen zum Zeitpunkt des Abschleuderns fixiert: Durch die schonende Präparation sind die Bullerschen Tropfen erhalten geblieben; sie wurden schräg gegenüber der Sterigmenansatzstelle am Sporenapikulus ausgebildet. Die linke Spore ist bereits vom Sterigma abgeschleudert.

haploiden Kerne wandern in Basidienausstülpungen ein, die reif als Sporen abgegliedert werden. Die Basidie ist demnach das morphologisch fixierte Organ, in dem die sexuelle Fortpflanzung in der Meiosporenbildung endet. Zudem kann die Basidie eine weitere Aufgabe erfüllen: Die aktive Abschleuderung der Sporen. Schleudersporen werden an gekrümmten und allmählich verschmälerten Basidienauswüchsen, den Sterigmen, asymmetrisch angelegt und im reifen Zustand abgeschossen. Nicht alle Basidiomyceten können wie die Hymenomyceten und viele Phragmobasidiomyceten ihre Sporen abschleusen. Die Gasteromyceten entwickeln ihre Fortpflanzungseinheiten nicht an hornförmig gekrümmten Sterigmen (Abb. 2). Dadurch ist die dritte Funktion der Basidie, das Abschleudern der Sporen, nicht mehr möglich. Da sich die Meiosporangien der Bauchpilze bis über die Sporenreife hinaus in geschlossenen Fruchtkörpern entwickeln, ist ein Schleudersporen-Mechanismus biologisch auch nicht sinnvoll.

Eine Basidie muß nicht während ihrer gesamten Entwicklung einzellig bleiben; vielmehr kann bei gewissen Arten nach der Reifeteilung die Meiosporangienzelle durch Septen gegliedert werden (Abb. 3). Dies erfolgt bei den *Uredinales*, *Auriculariales* und manchen *Ustilaginales* durch Querteilung der Basidienzelle. Die *Tremellales* zeichnen sich demgegenüber durch längsgeteilte Basidien aus. Bei beiden phragmobasidialen Meiosporangien wird pro Basidienzelle ein Sterigma ausgestülpt, an dem apikal und asymmetrisch die Schleuderspore entsteht. Eine Basidie kann demnach ein septiertes oder ein einzelliges, sporenbildendes Organ sein; sie kann die Sporen abschleudern oder abbrechen lassen. Als gemeinsames Merkmal dieser verschiedenen Baupläne bleibt die exogene, also außerhalb des eigentlichen Basidienrumpfes erfolgende Ausbildung der Meiosporen.

Die Basidien können einzeln, voneinander getrennt, an lockeren, unregelmäßig über das Substrat wachsenden Hyphen entstehen; sie können aber auch zu Schichten, den Hymenien, zusammengelagert werden und das Substrat krustig überziehen. Schließlich ist eine große Vielfalt der Ausgestaltung des Hyphengeflechtes als „Fruchtkörper“ möglich.

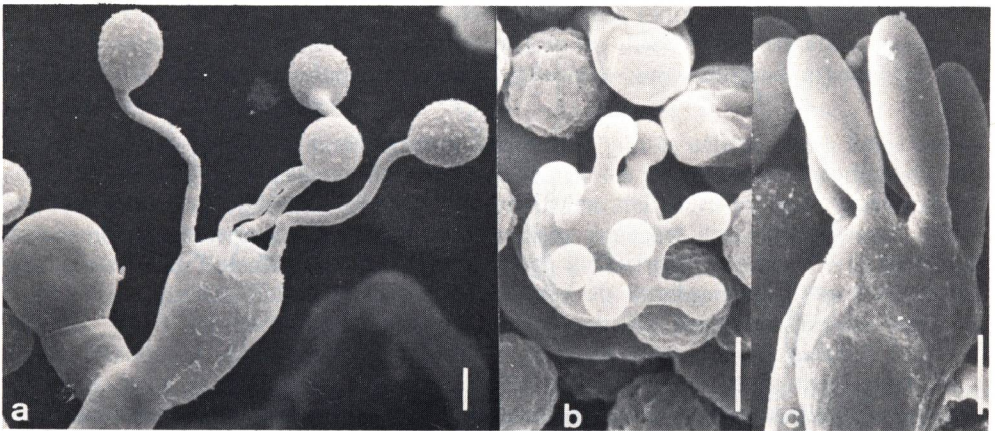


Abb. 2. Basidien von Gasteromyceten, rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen; die Maßstriche entsprechen 5 μ m. a) *Bovista plumbea* Pers. ex Pers. (Herb. FO 24604), *Lycoperdales*; die Sporen entstehen symmetrisch an langen, unregelmäßig verbogenen Sterigmen. b) *Geastrum fimbriatum* Fr. (Herb. FO 24105), *Geastrales*; Ansicht des Basidienscheitels mit 8 jungen Sporen auf kurzen und geraden Sterigmen. c) *Anthurus archeri* (Berk.) E. Fisch. (Herb. FO 24104), *Phallales*; Basidie mit nahezu reifen Sporen, die symmetrisch auf kurzen Sterigmen sitzen.

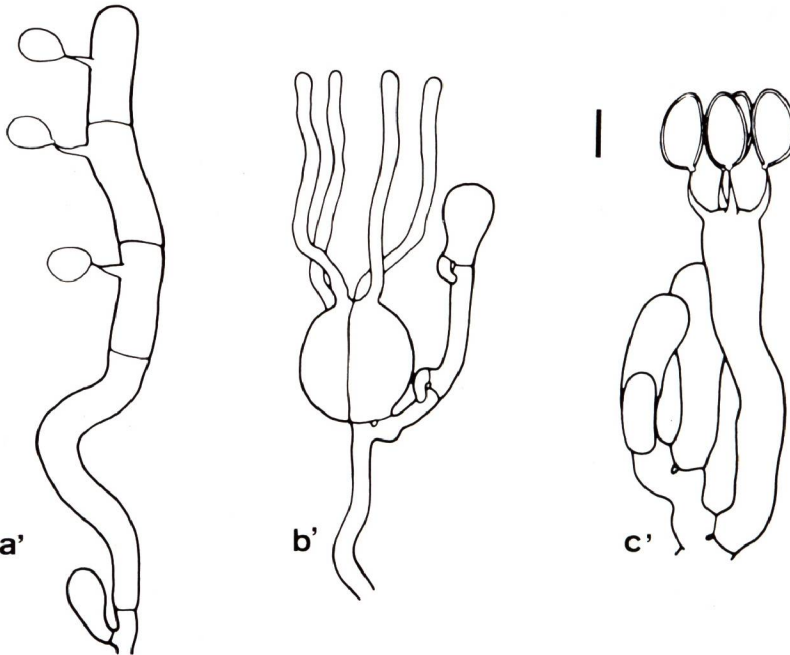
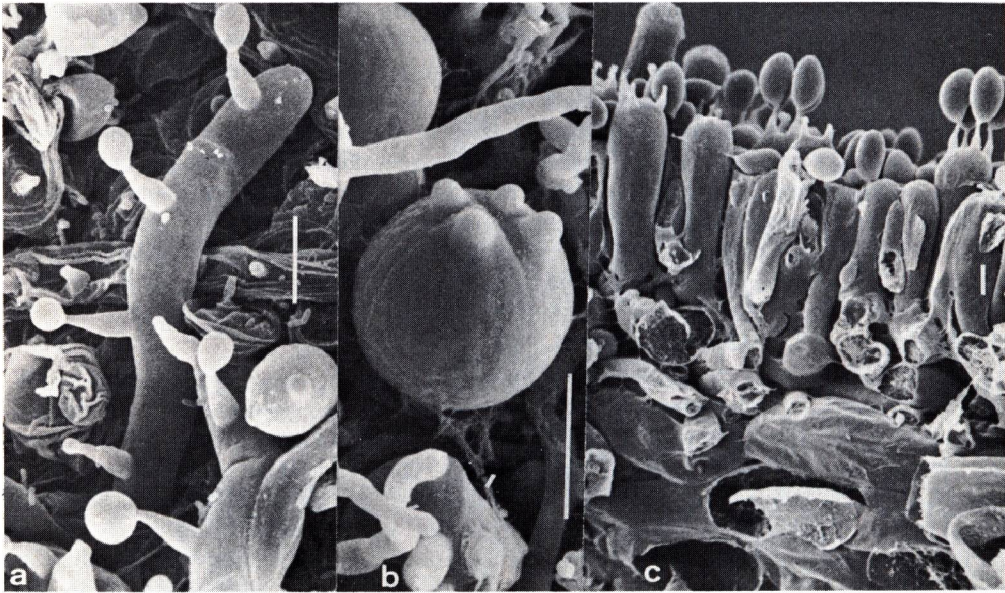


Abb. 3. Phragmo- und Holobasidien. a, b, c) rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen; die Maßstriche entsprechen 5 μm . a, a') Querseptierte Stichobasidien von *Platygløea effusa* Schroet. (a: Herb. FO 24452, a': Herb. FO 6403), *Auriculariales*. b, b') Längsseptierte Chiasobasidien von *Tremellales*-Arten: b) *Pseudohydnum gelatinosum* (Scop. ex Fr.) P. Karst. (Herb. FO 24193) im jungen Zustand; die Sterigmen beginnen gerade, aus den Basidienteilzellen auszuwachsen; b') *Exidiopsis* sp. (Herb. FO 4414) mit lang auswachsenden Sterigmen, die noch keine Sporen gebildet haben; aus dem subbasidialen Schnallenbogen entwickelt sich die Trägerhyph für die nächste Basidie, die apikal als junge Anschwellung bereits zu erkennen ist. c, c') Holobasidien: c) *Inocybe geophylla* (Sow. ex Fr.) Kummer (Herb. FO 24050), *Agaricales*, Ausschnitt aus dem Hymenium mit verschiedenen alten Basidien; c') *Jaapia ochroleuca* (Bres. ap. Brinkm.) Nannf. & J. Erikss. (Herb. FO 3439. b) *Coniophoraceae*, reife Basidie.

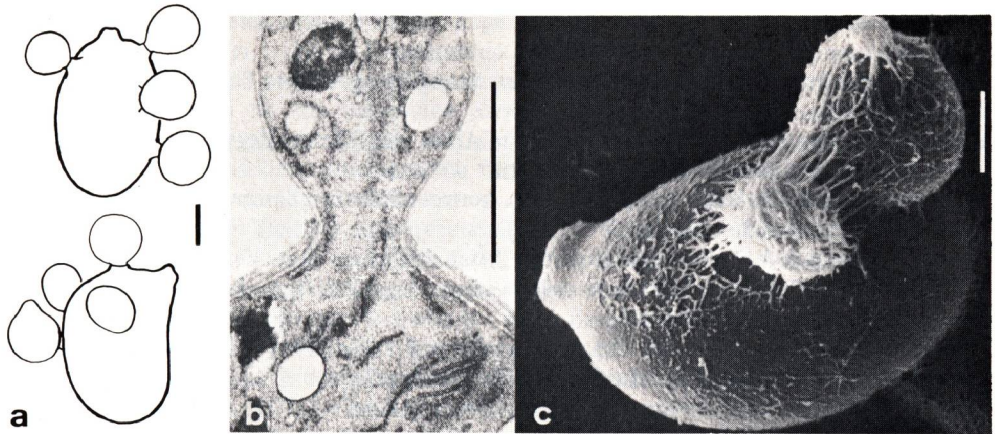


Abb. 4. Hefekeimung von *Tremella mesenterica*-Basidiosporen, *Tremellales*; die Maßstriche entsprechen 2 μ m. a) Basidiosporen mit mehreren Sprossungen (Herb. FO 24610). b) Transmissionselektronenoptisches Bild der Sproßzone; die mehrfach geschichtete Zellwand der Mutterzelle reißt bei der Tochterzellbildung kragenförmig auf (Herb. FO 24610). c) Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Hefeknospeung einer Basidiospore; die netzartigen Überzüge der Sporen sind Präparationsartefakte der verschleimenden äußeren Zellwandschichten (Herb. FO 25145).

Im Bereich der Ontogenie können Entwicklungs- und sogar Vermehrungsstadien auftreten, denen Basidien fehlen. Der Anschluß dieser Pilze an die Basidiomyceten ist dann immer noch nach den vorgestellten Kriterien möglich, wenn eine Zuordnung zum sexuellen Fortpflanzungstyp gelingt.

So wachsen viele Phragmobasidiomyceten, z. B. Arten der *Auriculariales* und *Tremellales*, unter bestimmten Bedingungen häufig während ihrer frühen ontogenetischen Entwicklung hefeartig. Hefen, wie diejenigen von *Tremella mesenterica* (Bandoni & Bisalputra 1971), sind eindeutige Basidiomyceten (Abb. 4). Nach einer gewissen Phase der vegetativen Vermehrung als Hefen können diese Pilze Zellketten (Hyphen) ausbilden, die dann nicht selten mit Hyphengeflechten makroskopisch erkennbare, artspezifische Merkmale ausprägen.

Im Bereich habitueller und lichtoptischer Strukturen gibt es offensichtlich keine Merkmale, die derartig verschiedene Entwicklungsstadien als Basidiomyceten erkennen lassen. Aus elektronenoptischen Untersuchungen ließen sich aber in den letzten Jahren zusätzliche Charakteristika gewinnen. So erschien zunächst das Vorhandensein eines stark gegliederten Porenkanals, des Doliporus (vgl. die Beiträge von Ch. Thielke und P. Blanz in diesem Heft!), in den Hyphensepten als durchgehendes Basidiomycetenmerkmal. Nach der derzeitigen Kenntnis sind jedoch die Rostpilze (*Uredinales*) und gewisse Brandpilze (*Ustilaginales* s.str.) durch einfache Poren gekennzeichnet. Der von Kregar-van Rij & Veenhuis (1971) erstmals erkannte Bauplan einer feinelamellären Mehrfachschichtung der Zellwand, scheint ein konstantes Basidiomyceten-Charakteristikum zu sein. Ascomycetenzellwände zeigen im transmissionselektronenmikroskopischen Bild eine transparente und eine dunkle Schicht.

Aus den vorgestellten Befunden kann gefolgert werden:

- a) Pflanzte sich ein Basidiomycet sexuell fort, so erfolgt unter normalen Bedingungen Karyogamie und Reduktionsteilung in der Basidie.

- b) Die Meiosporen werden an der Basidie nach außen abgegliedert; sie können abgeschossen werden oder von den Sterigmen abbrechen.
- c) Auch vegetativ an hornförmig gekrümmten Sterigmen gebildete Schleudersporen sind ein sicheres Basidiomycetenmerkmal.
- d) Schnallensepten sind ein Kennzeichen für Arten der Klasse; liegen einfache Septen vor, so müssen zusätzliche Merkmale geprüft werden:
- e) Doliporen sind für viele Basidiomyceten kennzeichnend; allerdings fehlen sie nicht wenigen Heterobasidiomyceten.
- f) Dafür lassen sich bei allen untersuchten Arten mehrfach lamellierte, unterschiedlich elektronen-durchlässige Zellwände nachweisen. Dies trifft auch für die hefeartig wachsenden Basidiomyceten zu.
- g) Bei der Hefeknosung wird die Mutterzellwand aufgesprengt; als mehrschichtiger Kragen umhüllt sie dann die Ansatzstelle der Tochterzelle.

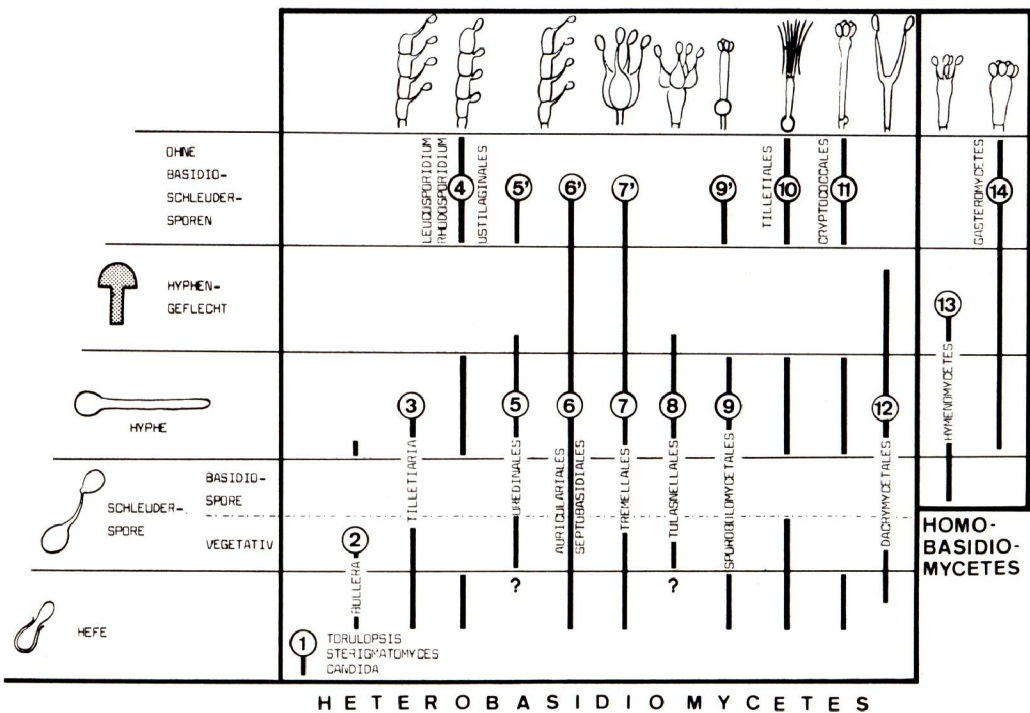


Abb. 5. Schema der wichtigsten Organisationsstufen der Basidiomyceten: Hefen, Schleudersporen, Hyphen, Hyphengeflechte, Sippen ohne Basidioschleudersporen. Für Hauptgruppen sind repräsentative Meiosporangientypen angegeben. Die einzelnen Taxa werden unter den gleichen Zahlen im Text besprochen. Die vertikalen Verbindungsstriche sollen die für bestimmte Verwandtschaften bekannt gewordenen Organisationsstufen wiedergeben; dabei sind auch Ontogeniestadien berücksichtigt. *Exobasidiales* und *Cryptobasidiales* wurden in diesem Schema nicht angegeben. Aus dem Vergleich rezenter Sippen läßt sich eine bezeichnende Merkmalsabfolge feststellen: Hefen und vegetative Schleudersporen können nur von Heterobasidiomyceten ausgebildet werden. Diese beiden Eigenschaften lassen sich in ihrer spezifischen Ausprägung auch zur Charakterisierung von Basidiomyceten ohne Meiosporangien verwenden. In vielen Ordnungen sind an Sippen mit Schleuderbasidiosporen Arten mit gastroiden Basidien und mit passiv abbrechenden Basidiosporen anzuschließen. Gasteromyceten müssen demnach als Vertreter einer Organisationsstufe und nicht einer einzigen natürlichen Verwandtschaft verstanden werden.

Mit diesen Daten lassen sich einige wichtige Zusammenhänge erkennen (vgl. Abb. 5!): Manche Arten, die der Gattung *Torulopsis* (van Uden & Vidal Leira 1970; van der Walt & Hopsu-Havu 1976) anzurechnen sind, wachsen nur hefeartig (Abb. 5:1). Dies gilt auch für die halophilen *Sterigmatomyces*-Species, die aus Meerwasser (Fell 1966, 1970) bzw. von Käse und als Kulturkontaminanten (Rodrigues de Miranda 1975) isoliert wurden. Wie den vorgenannten Sippen fehlen auch den *Candida*-Arten Ballistosporen. Während der Gattungstyp *Candida tropicalis* (Cast.) Berk. (= *C. vulgaris* Berk.) ascomycetenähnliche Merkmale aufweist (Sukroongreung & Rodrigues de Miranda 1973), besitzen die Arten *Candida curvata* (Diddens & Lodder) Lodder & Kreger-van Rij, *C. humicola* (Daszweska) Diddens & Lodder und *C. muscorum* di Menna Zellwände vom Basidiomycetentyp (Kreger-van Rij & Veenhuis 1971) mit dem entsprechenden Kragen (vgl. Abb. 4!) bei der Hefeknospung. Auch nach der „Diazonium Blau B“-Reaktion konnten van der Walt & Hopsu-Havu (1976) *Candida curvata* und *C. humicola* den Arten mit „Hemi-basidiomyceten-Zellwandtypen“ zuordnen.

Arten der Gattung *Bullera* (Abb. 5:2) wachsen hefeartig und können vegetative Schleudersporen ausbilden. Offensichtlich ist der für Basidiomyceten typische asymmetrische Ballistosporentyp neben symmetrisch abgegliederten „Sporen“ verwirklicht (Stadelmann 1975). Nach Stadelmann (l.c.) können unter günstigen Bedingungen Pseudomycelien und sogar Hyphen gebildet werden. Von besonderer Bedeutung sind jedoch die Schleudersporen, die es diesen Organismen ermöglichen, das Substrat außerordentlich schnell zu besiedeln. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Ballistosporen-Mechanismus während der gesamten Evolution der Basidiomyceten, mit Ausnahme derjenigen der gastroiden Vertreter, erhalten geblieben ist. Wichtig erscheint dabei, daß dieser funktionelle Vorteil auch für die Meiosporen verfügbar wurde. Soweit aus morphologischen Merkmalen geschlossen werden darf, entspricht der Basidiosporenschleuderapparat dem der vegetativen „Ballistosporen“.

Eine der bemerkenswertesten Arten mit der Fähigkeit, hefeartig wachsen zu können, ist die von Bandoni & Johri (1972) beschriebene *Tilletiaria anomala* (Abb. 5: 3). Aus dickwandigen, stacheligen Probasidien (Brandsporen) entwickelt sich die schlauchförmige Metabasidie, die reif vierzellig ist. Jede Basidienteilzelle treibt ein hornförmig gekrümmtes Sterigma aus, an dessen Spitze eine asymmetrische Basidiospore entsteht. Diese ist befähigt, in gleicher Weise Sekundärsporen zu bilden (Abb. 6, a). Auch am vegetativen Mycel können Ballistosporen (Abb. 6, a) entstehen.

Von den *Ustilaginales* s.str. (Abb. 5: 4) unterscheidet sich *Tilletiaria anomala* durch die Schleudersporen. Übereinstimmende Merkmale sind: Brandspore als überdauerungsfähige Probasidie; reif querseptierte Basidie; Hyphen- und Hefestadien. Nachdem *Tilletiaria anomala* nur als Kultur bekannt ist, läßt sich derzeit nichts Verbindliches über die Lebensweise dieses Pilzes aussagen. Bemerkenswert ist die Art der Verbindung zwischen Probasidie und Trägerhyphe. Hufeisenartige Bögen, wie sie Kniep (1928) an „Promycelien“ von *Ustilago*-Arten nachwies, haben Bandoni & Johri (l.c.) subprobasidial an der neuen Art festgestellt. Nach eigenen transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen scheint der ultrastrukturelle Septenbauplan dem der *Ustilaginales* s.str. vergleichbar.

Damit wäre *Tilletiaria anomala* als Brandpilz mit vegetativen Ballistosporen und Schleuderbasidiosporen zu klassifizieren. In mehr Merkmalen stimmt die Art mit *Ustilaginaceen* als mit *Tilletiaceen* überein. Die Hefen *Candida scottii* Diddens & Lodder und *Rhodotorula glutinis* (Fres.) Harrison können nach ihren Hauptfruchtformen (Basidien-

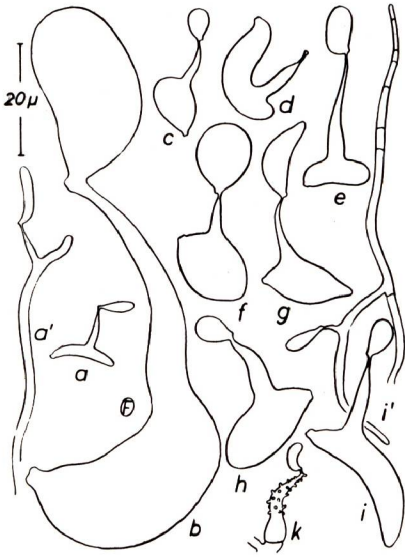


Abb. 6. Vegetative Ballistosporen und Sekundärsporen von Heterobasidiomyceten: a, a') *Tilletiaria anomala* Bandoni & Johri (Bandoni 951, *TYPUS*). b) *Coleosporium tussilaginis* (Pers.) Lév. (Herb. FO 25207), *Uredinales*. c) *Platyglöea effusa* Schroet. (Herb. FO 11928), *Auriculariales*. d) *Septobasidium albidum* Pat. (Herb. FO 13769), *Septobasidiales*. e) *Exidiopsis effusa* Bref. (Herb. FO 11994), *Tremellales*. f) *Itersoniella perplexans* Derx (Herb. FO 23389), *Sporobolomycetales*. g) *Tulasnella violacea* (Joh.-Ols.) Juel (Herb. FO 11999), *Tulasnellales*. h) *Sporidiobolus johnsonii* Nyl. (Bandoni 865), *Sporobolomycetales*. i, i') *Tilletia caries* (DC.) Tul. (Herb. G. Deml 683), *Tilletiales*. k) *Femsonia pezizaeformis* (Lév.) P. Karst. (Herb. FO 25111), *Dacrymycetales*.

stadien) unmittelbar den *Ustilaginales* s.str. angeschlossen werden (vgl. Abb. 5: 4). Farblose Vertreter werden nach Fell & al. (1969) der durch *Candida scottii* typifizierten Gattung *Leucosporidium* zugeordnet; gefärbte Sippen sind mit dem Gattungstyp *Rhodotorula glutinis* in das Genus *Rhodosporeidium* (Banno 1967) zu stellen. Die vom Ustilaginaceen-Basidien-Bauplan abweichenden Meiosporangien mancher Arten dieser Gattungen lassen eine falsche Gattungszuordnung vermuten. Nach dem Basidientyp ist z. B. *Leucosporidium capsuligenum* unsicher als *Filobasidium*-Art zu erkennen (Rodrigues de Miranda 1972). Den in beiden Gattungen zusammengefaßten Arten fehlen vegetative Ballistosporen wie auch Schleuderbasidiosporen. Dies entspricht der funktionellen Differenzierung der Brandpilze im engen Sinne (*Ustilaginales* s.str.). Ähnliche Verhältnisse treffen für den Rostpilz *Ochropsora sorbi* (Oud.) Diet. zu (Abb. 5: 5'). Typische *Uredinales* (Abb. 5: 5) entwickeln allerdings Schleudersporen an Basidien und an Basidiosporen (Abb. 6, b). Bei Rostpilzen lassen sich auch Hyphengeflechte nachweisen, deren spezifische Ausprägung zu morphologisch erkennbaren Organen und Organkomplexen führt (z. B. Pykniden, Aecidio-, Uredo- und Teleutosporenlager). Ob diese Parasiten Hefen zu bilden vermögen, ist derzeit nicht geklärt. Für *Cronartium fusiforme* wurde allerdings kürzlich von Weete & Kelley (1977) Hefewachstum in Kulturen angegeben.

Hefen, Schleudersporen (Abb. 6, c), vereinzelte Hyphen und Hyphengeflechte finden sich bei den *Auriculariales* (Abb. 5: 6); mit mehreren Arten hat diese Verwandtschaft die gastroide Basidien- und Fruchtkörperorganisation erreicht (*Hoehnelomyces*, *Phleogena*, *Pilacrella*, *Stilbum*; Abb. 5: 6'). Die mit Insekten symbiontisch zusammenlebenden Arten der *Septobasidiales* (Abb. 6, d) entsprechen weitgehend denen der *Auriculariales*; gastroide Formen sind aus dieser Verwandtschaft jedoch bisher nicht bekannt geworden.

Die durch längs-septierte Basidien ausgezeichneten *Tremellales* (Abb. 5: 7') übergreifen ähnlich wie die *Auriculariales* die gesamte Abfolge der Organisationsstufen: Basidiospo-

ren können wie Hefen knospen (Abb. 4), Sekundärsporen an Sterigmen ausbilden (Abb. 6, e) oder zu Hyphen auswachsen; Hyphengeflechte sind bei makroskopisch sichtbaren Arten verwirklicht; gastroid in Gestalt und Funktion der Meiosporangien wie der Fruchtkörper zeigen sich die Arten der neotropischen Gattung *Hyaloria*.

Zu den *Tulasnellales* (Abb. 5: 8) fassen wir diejenigen Heterobasidiomyceten zusammen, welche Holobasidien mit dicken oder sogar tropfenförmig angeschwollenen Sterigmen ausbilden und deren Basidiosporen mit Schleudersporen keimen können (Abb. 6, g). Die häufig unscheinbaren Fruchtkörper dieser Pilze bestehen nicht selten aus lockeren Hyphengeflechten, die das Substrat als feines Netzwerk überziehen. Wie den Rostpilzen fehlen den *Tulasnellales* anscheinend Hefe-Entwicklungsstadien.

Außer bei phragmobasidialen Heterobasidiomyceten finden sich Hefen auch noch bei holobasidialen Arten. In der Ordnung *Sporobolomycetales* (Abb. 5: 9, 9') werden nach von Arx & al. (1977) diejenigen Basidiomycetenhefen vereinigt, die nach einem Sexualvorgang gebildete Teleutosporen (Ustulosporen), basidienähnliche Organe oder vegetativ an Sterigmen gebildete Ballistosporen erzeugen. Von Arx & al. (l.c.) unterscheiden zwei Familien; den *Sporobolomycetaceen* ordnen sie zu: *Sporobolomyces*, *Bullera*, *Aessosporon*, *Sporidiobolus*, *Tilletiaria*, *Leucosporidium* und *Rhodosporidium*; den *Filobasidiaceen* werden eingegliedert: *Filobasidium*, *Filobasidiella*, *Tilletiopsis* und *Itersonilia*.

Nach den vorstehend besprochenen Merkmalen von Hefen und zeitweise hefeartig wachsenden Basidiomyceten erscheint es sinnvoll, die Familie der *Sporobolomycetaceae* am perfekten (= Basidien-) Stadium von *Sporobolomyces salmonicolor* (Hauptfruchtform: *Aessosporon salmonicolor* van der Walt 1970) zu orientieren: Neben Hefeknospeung werden vegetative Ballistosporen ausgebildet; an Hyphen entstehen dickwandige Probasidien, aus denen Promycelien (Basidien) auswachsen, die apikal ein bis vier Sporidien (Basidiosporen) ausknospen; Fruchtkörper fehlen. Ähnliche Merkmale lassen sich bei *Sporidiobolus johnsonii* Nyland (1949) nachweisen (Abb. 6, h). *Tilletiaria*, *Leucosporidium* und *Rhodosporidium* sind meines Erachtens wegen ihrer primär quer septierten Meiosporangien aus den *Sporobolomycetaceen* auszuschließen. Für *Tilletiaria* sollte eine eigene Familie innerhalb der *Ustilaginales* s.str. verfügbar sein. Die Gattung *Bullera* kann so lange keiner natürlichen Sippe zugeordnet werden, bis Hauptfruchtformen bekannt geworden sind.

Wegen der abweichenden Basidienmorphologie und -ontogenie und fehlender Schleudersporen sind die *Filobasidiaceen* der Ordnung *Cryptococcales* einzureihen (siehe unten!).

Parasitisch lebende Holobasidiomyceten ohne Basidioschleudersporen, aber mit Hefestadien und vegetativen Ballistosporen (Abb. 6, i, i') können zu den *Tilletiales* (Abb. 5:10) zusammengefaßt werden.

Von den *Ustilaginales*, denen sie üblicherweise als Brandpilze zugeordnet werden, unterscheiden sie sich durch Holobasidien, apikal ausgegliederte Basidiosporen und vegetative Schleudersporen. Reif sind die Basidien nicht selten quer septiert; diese Septen werden allerdings spät in der Ontogenie der Basidien eingezogen, offensichtlich um zu verhindern, daß Zytoplasma während der Sporenbildung in den Basidienrumpf zurückfließt. Auch wegen der apikalen Position der Basidiosporen kann eindeutig auf eine Holobasidie geschlossen werden. Bei den bisher feinstrukturell genau analysierten Pilzen konnte nachgewiesen werden, daß die *Tilletiales*-Arten im Gegensatz zu denen der *Ustilaginales* s.str. Doliporen besitzen (Deml 1977).

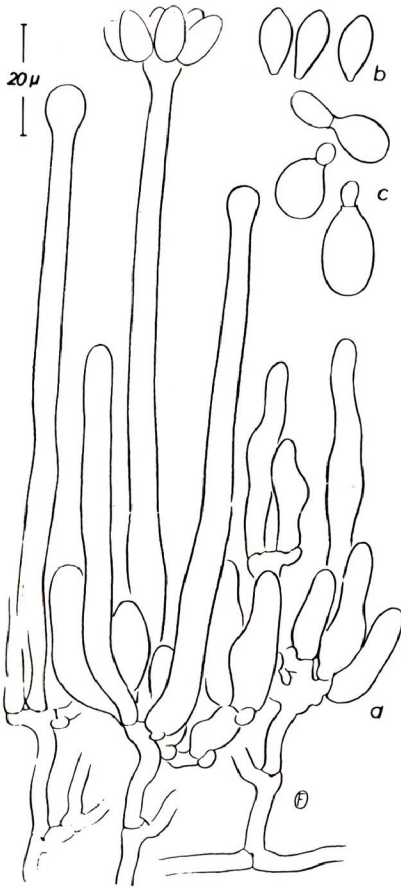


Abb. 7. *Filobasidium floriforme* L. Olive, *Cryptococcales*. a, b) Hauptfruchtform mit Basidien und Basidiosporen (HOLOTYPUS). c) Hefestadium des Kreuzungstyps A-347 (CBS).

Filobasidium floriforme (Abb. 7) muß als typus generis von *Filobasidium* L. Olive (1968) zugleich als repräsentativ für die Familie der *Filobasidiaceae* (Olive l. c.) und die Ordnung der *Cryptococcales* gelten (Abb. 5:11). Sporen werden apikal an kopfig verbreiterten Basidien ohne Sterigmen angelegt; sie brechen ab (Abb. 7, b) und knospen hefeartig (= *Cryptococcus albidus*; Abb. 7, c). Kompatible Stämme bilden Hyphen mit Schnallen; terminal entstehen lang-zylindrische, basal und apikal verbreiterte Basidien. Durch vergleichbaren Basidentyp und ähnlichen Entwicklungsgang kann auch die Gattung *Filobasidiella* (Kwon-Chung 1975, 1976 a, b) den Filobasidiaceen eingereiht werden.

Das asexuelle Stadium, *Cryptococcus neoformans*, der Erreger der Cryptococcose, ist seit langem eine der am intensivsten untersuchten Hefen. Den Arten der beiden Gattungen *Filobasidium* und *Filobasidiella* fehlen Schleudersporen. Es erscheint daher zweifelhaft, die Genera *Tilletiopsis* (Derx 1930, 1948, Nyland 1950) und *Itersonilia* (Derx 1948, Olive 1952), deren Arten Ballistosporen (Abb. 6, f) entwickeln, ebenfalls den Filobasidiaceen anzuschließen. Diese Ansicht wird bestärkt durch das Fehlen von Meiosporangien des *Filobasidium*-Typs. Obwohl nach den Untersuchungen von

Olive (l.c.) angenommen werden darf, daß in der basidienartigen Zelle von *Itersonilia perplexans*, die ein einziges Sterigma entwickelt, keine Karyogamie erfolgt, die beiden Kerne des Dikaryons also in die Schleuderspore einwandern, erscheint es nicht unberechtigt, die sporogene Zelle als Basidie zu interpretieren. *Itersonilia* wäre dann besser als Vertreter einer eigenen Familie den *Sporobolomycetales* einzuschließen.

Die Arten der *Dacrymycetales* (Abb. 5: 12) sind in Ontogenie und Struktur der Basidie sehr einheitlich gestaltet. Ihre Schleuderbasidiosporen keimen häufig mit Mikrokonidien, aus denen sich Hefestadien entwickeln können. Vegetativ gebildete Ballistosporen lassen sich ebenfalls nachweisen (Abb. 6, k). Ähnlich den Verhältnissen bei den *Auriculariales* und *Tremellales* zeigen die *Dacrymycetales* eine erstaunliche Breite in der Evolution der Fruchtkörper: Sie sind corticioid (*Cerinomyces*, *Arrhytidia*), pustelig (*Dacrymyces*), gestielt-kopfig (*Dacryonaema*), gestielt-becherig (*Ditiola*, *Femsjonina*, *Guepiniopsis*) und unscheinbar bis auffällig clavarioid (*Calocera*).

Reif quer septierte Basidiosporen finden sich nicht nur bei *Dacrymycetales*-Arten; auch *Septobasidiales*- und *Exobasidiales*-Species zeigen diese Besonderheit. Erstaunlich ist, daß ein ähnliches Keimverhalten der Sporen bei Arten dieser drei Ordnungen vorliegt: An kurzen Auswüchsen werden „Mikrokonidien“, also kleine, passiv abbrechende Verbreitungseinheiten gebildet, die sich durch Hefewachstum weiter entwickeln können und die sich schließlich zu Hyphen und Hyphengeflechten ausdifferenzieren.

Aus den vorgestellten Daten kann eine wichtige Bilanz gezogen werden: Phragmobasidiomyceten und nah verwandte Holobasidiomyceten stimmen in wichtigen Schritten ihrer ontogenetischen Entwicklung überein. Sie bilden Hefen, vegetative Schleudersporen, dann Hyphen und Hyphengeflechte, die bis zu makroskopisch auffälligen Fruchtkörpern heranwachsen können. In den Basidien lassen sich zuallermeist die Funktionen des Meiosporangiums, Karyogamie und Reduktionsteilung nachweisen. Die dritte Funktion, die Sporenbildung, wird von diesem Organ immer ausgeführt. Die vierte Aufgabe, die der Sporenfreisetzung kann aktiv durch Abschleudern (Schleuderbasidiosporen) oder passiv durch Abbrechen (gastroide Basidien) erfolgen. Mit der Keimung der Basidiosporen beginnt der Entwicklungsgang von neuem. Die übereinstimmend verlaufende zelluläre Differenzierung läßt es in hohem Maße glaubhaft erscheinen, daß morphologisch „einfache“ Stadien phylogenetisch alt sind. Aus Hefen könnten sich Schleuderhefen, aus diesen lose wachsende Hyphensysteme und schließlich Fruchtkörper mit Hyphengeflechten entwickelt haben. Die besprochenen Beispiele belegen jedenfalls, daß Haeckels Grundregel, die Ontogenie könne eine Rekapitulation der Phylogenie sein, auch hier sinnvoll angewendet werden kann.

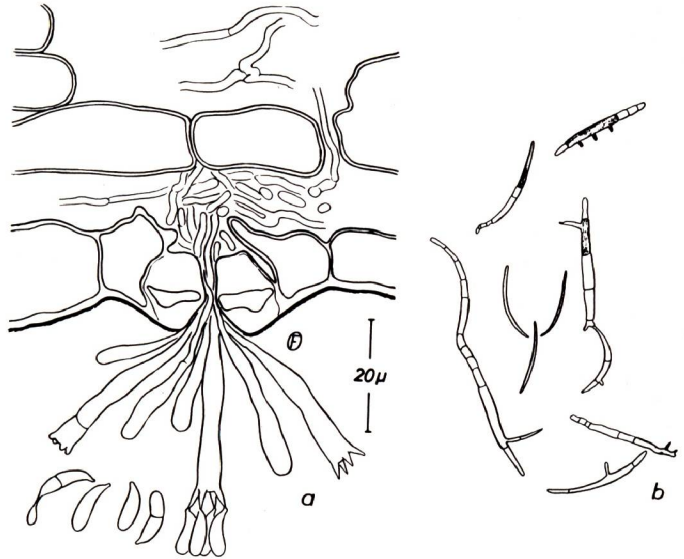
Es läßt sich damit auch die Frage „was ist ein Basidiomycet?“ bei manchen kritischen Pilzen klären. Vergleichen wir die Eigenschaften der Hefestadien typischer Basidiomyceten, die sich durch Fruchtkörper und Basidien zu erkennen geben mit denjenigen, die nur als Hefen leben können, so läßt sich bei Übereinstimmung der wesentlichen Merkmale auf ihre gemeinsame Herkunft und damit auf ihre natürliche Verwandtschaft schließen. Danach ist es wahrscheinlich, daß Arten der Hefegattungen *Torulopsis*, *Sterigmatomyces*, *Candida* und *Bullera* Basidiomyceten sind.

Die „unproblematischen Basidiomyceten“, Nichtblätterpilze, Blätterpilze und Bauchpilze zeigen einen vereinfachten ontogenetischen Entwicklungsgang. Ihre Meiosporen keimen mit Hyphen, diese verflechten sich zu Fruchtkörpern, an denen die Meiosporangien gebildet werden. Hefen und vegetative Ballistosporen fehlen also diesen als Homobasidiomyceten zu bezeichnenden Pilzgruppen.

Die vierte Funktion des Meiosporangiums (vgl. oben!), die Abschleuderung der Basidiosporen, ist typisch für die Hymenomyceten, die *Aphyllorphorales* und *Agaricales* (Abb. 5: 13). Die *Gasteromycetes* (Abb. 5: 14) haben diese Fähigkeit im Verlauf ihrer phylogenetischen Entwicklung verloren. Es läßt sich unschwer zeigen, daß durch diese Untergliederung nur Organisationsstufen beschrieben werden, die nicht zur Umgrenzung von natürlichen Verwandtschaften verwendet werden können (Oberwinkler 1977).

Während der letzten zehn Jahre wurden zunehmend chemische Eigenschaften zur Charakterisierung von pilzlichen Organismen verwendet. Acht „chemische Kategorien“ wurden von Bartnicki-Garcia (1968, 1970) für Vertreter der *Trichomyetes*, *Chytridiomycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* und *Deuteromycetes* vorgestellt. Die *Heterobasidiomycetes*, durch *Sporobolomyces* und *Rhodotorula* repräsentiert, zeichnen sich durch das Überwiegen von Chitin und Glucan in der Zellwand aus. — Jones & Stewart-Tull (1975) studierten die Antigen-Eigenschaften von 26 Arten aus 20 Hefegattungen. Dabei ließen sich deutliche Unterschiede im Auftreten verschiedener Antigene bei ascogenen und asporogenen Hefen feststellen. Die Basidiomyceten-Hefen erscheinen in einem Dendrogramm als eine einheitliche Gruppe. — Obwohl sich im Verlauf der Untersuchungen verschiedener Autoren und Arbeitsgruppen (Nakase & Komagata 1968, 1971 a, b, Stenderup & Leth Bak 1968, Meyer & Phaff 1970, Stork & al. 1969, 1971) gezeigt hat, daß der GC-Anteil an der DNS innerhalb enger Verwandtschaften beachtlichen Schwankungen unterworfen sein kann, erwies sich doch die Konstanz dieses Wertes für die Charakterisierung von Arten und auch für größere taxonomische Gruppen, zumindest im Sinne eines Tendenzmerkmals. — Eine erstaunliche Korrelation zwischen einem hohen GC-Gehalt und dem Auftreten von Urease als harnstoffspaltendem Enzym konnten Nakase & Komagata (1971), nach der von Seeliger (1956) für den an Cryptococcen angewendeten Nachweis, belegen. — Bei Eisenmangel im umgebenden Medium können Bakterien und Pilze Eisenkomplexbildner ausscheiden. Diese Siderochrome (Bickel & al. 1960) können Eisen aus schwer löslichen in lösliche Verbindungen überführen, die dann über einen Transportvorgang von der Siderochrom-Produzentenzelle wieder aufgenommen werden. Siderochrome mit antibiotischer Aktivität werden nach Zähler & al. (1962) als Sideromycine bezeichnet; Siderochrome, die kompetitiv den antibiotischen Effekt der Sideromycine antagonisieren und auf bestimmte Mikroorganismen wachstumsfördernd wirken, werden als Sideramine zusammengefaßt. Neilands (1952) konnte für *Ustilago sphaerogena* und Deml (1977 a) für Arten der Brandpilzgattungen *Entyloma*, *Farysia*, *Schizonella*, *Urocystis* und *Ustilago* das Sideramin Ferriochrom nachweisen. Atkin & al. (1970) gelang die Darstellung der Rhodotorulasäure aus Arten der Basidiomyceten-Hefegattungen *Sporidiobolus*, *Aessosporon*, *Leucosporidium*, *Rhodosporidium* und *Rhodotorula*. — An der Tryptophan-Synthese beteiligte Enzyme benutzten Hütter & De Moss (1967) zur Charakterisierung von Pilzgruppen. Unterschiede im chemischen und physikalischen Verhalten dieser Enzyme ließen sechs Gruppen erkennen, die eine gewisse Korrelation zu systematischen Einheiten aufweisen. Allerdings werden durch Typ III *Zygomycetes* und *Heterobasidiomycetes* vereint. Crawford (1975) mißt der taxonomischen Bedeutung der unterschiedlichen Enzymmuster dieses Biosyntheseweges keine ausschließliche Relevanz zu. — Trotz der Unkenntnis über die beteiligten Stoffwechselvorgänge erwies sich die Diazonium Blau B-Farbreaktion zur Differenzierung zwischen Ascomyceten- und Basidiomyceten-Hefen als außerordentlich wichtig (van der Walt & Hopsu-Havu 1976). Es erscheint wünschenswert, daß diese Nachweisreaktion an geeigneten Organismen zukünftig routinemäßig angewendet wird. — Überwiegend für Basidiomyceten-Hefen konnten Yama

Abb. 8. *Exobasidium oxycocci* Rostr., *Exobasidiales*.
 a) Basidien, durch die Spaltöffnung eines Blattes von *Vaccinium oxycoccus* L. herausbrechend (Herb. FO 18925). b) Hefestadium aus einer Reinkultur (P. Blanz 3276).



da & Kondo (1973) ein einheitliches Coenzym Q System (Co-Q₁₀) nachweisen, das sich wahrscheinlich als taxonomischer Marker für verwandte Organismen eignet. — Extrazelluläre Heteropolysaccharide erwiesen sich nach Untersuchungen von Słodki & al. (1965) bei *Tremella*-Haplonten und *Cryptococcus*-Hefen als übereinstimmend in ihren Komponenten. Es kann dies als Ausdruck ihrer Heterobasidiomyceten-Verwandtschaft gewertet werden.

Neben licht- und elektronenoptischen Untersuchungen versuchte Blanz (1977; vgl. den Beitrag P. Blanz in diesem Heft!), die systematische Stellung der *Exobasidiales* durch Überprüfen möglichst vieler dieser chemischen Kriterien (siehe oben!) zu klären. Seine Studien an 26 Stämmen von 9 Arten der Gattung *Exobasidium* erlauben eine eindeutige Zuordnung dieser Parasiten zu den Basidiomyceten. Damit wurde die Deutung, die nach „klassischen“, vergleichend-morphologischen Befunden möglich ist, bestätigt. Die sporenbildenden Organe der Exobasidien (Abb. 8) lassen sich trotz mancher spezifischer Abweichungen (einwärts gekrümmte Sporen) nur als Basidien deuten. Auch die Zellwand-Feinstruktur und die Hefekeimung sind mit dieser Interpretation zu vereinbaren.

Solange wenige Arten vergleichend phytochemisch analysiert sind, wird ein System überwiegend auf morphologischen Befunden gründen müssen; allerdings kann nur eine sehr genaue Morphologie zu verwertbaren Ergebnissen führen. Als Ausdruck der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung wird die morphologische Differenzierung eines Organs immer für entscheidende Aussagen geeignet bleiben.

Wenn den Merkmalen des Meiosporangiums ein hoher systematischer Wert eingeräumt werden darf, wofür alle derzeitigen Befunde sprechen, können *Tremellaceae* und *Filobasidiaceae* nicht in einer gemeinsamen Unterordnung der *Tremellineae* vereint werden, wie dies von Moore (1977) vorgeschlagen wurde. Ähnliches gilt für die Stellung von *Filobasidiella*, die nach Kwon-Chung (1977) intermediär zwischen *Ustilaginaceae* und *Filobasidiaceae* zu stehen hätte.

Donk (1972) hat in seiner letzten umfassenden Darstellung über die *Heterobasidiomycetes* alle damals wesentlichen Daten kompiliert, um die Systematik dieser Pilzgruppe unter den verschiedensten Aspekten zu diskutieren. Nach der vorstehend dargestellten Übersicht erscheint es im Gegensatz zu seiner Auffassung jedoch berechtigt, die *Ustilaginales* und *Tilletiales* in den *Heterobasidiomycetes* zu belassen. Auch die *Dacrymycetales* sind dieser Pilzgruppe zuzuordnen. Hefesprossung und/oder vegetative Ballistosporen, häufig als Sekundärsporen ausgebildet, charakterisieren diese Verwandtschaft. Für morphologisch einfach ausgestattete Vertreter oder entsprechende Entwicklungsstadien weisen feinstrukturelle und chemische Eigenschaften auf ihre Basidiomyceten-Natur hin.

Zu den kritischen Sippen ist die Familie der *Cryptobasidiaceae* zu rechnen. Obwohl Malençon (1953) in einer vortrefflichen Studie über *Coniodyctium chevalieri* Har. & Pat. und verwandte Arten nachdrücklich klarstellen konnte, daß diese Pilze den Basidiomyceten anzuschließen seien, blieben seine Befunde ohne Widerhall. Durch eigene, lichtoptische, vergleichend-morphologische Untersuchungen an Arten dreier Gattungen dieser Familie, ließ sich die Ansicht von Malençon bestätigen. *Clinoconidium farinosum* Pat., eine in Südamerika auf Lauraceen parasitierende Art, zeigt (Abb. 9) gastroide Basidien mit annähernd sitzenden Sporen, die bei Reife durch Querwände septiert werden. Lebensweise, Aufbau des Hymeniums und zu einem gewissen Grade auch die Basidienmorphologie zeigen Anklänge an die Verhältnisse bei den *Exobasidiales*. Feinstrukturuntersuchungen an Herbarmaterial lassen vermuten, daß dies auch für den Septentyp zutrifft.

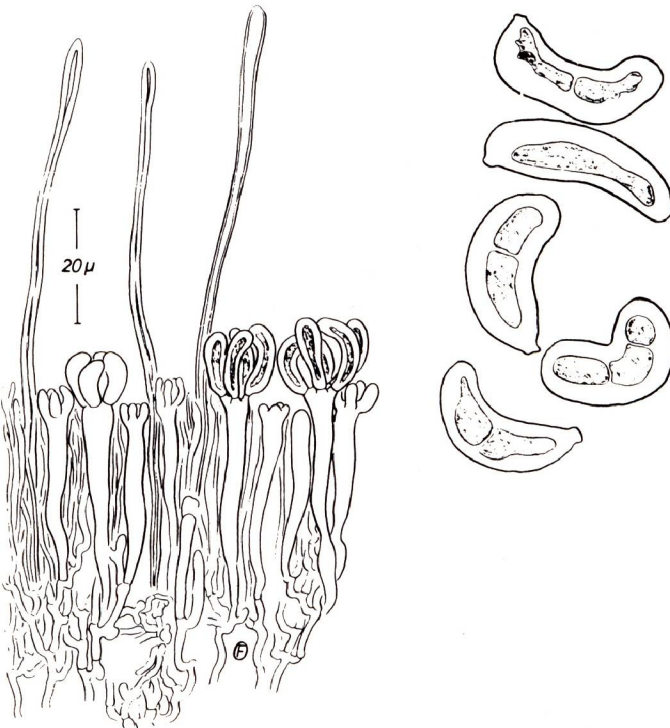


Abb. 9. *Clinoconidium farinosum* Pat., *Cryptobasidiales*, auf *Ocotea acutifolia* (Nees) Mez, (W. G. Herter, 9. 1928). Schnitt durch eine Basidienschicht mit verschiedenen alten Basidien und Sporen; zwischen den Basidien sterile Hyphen.

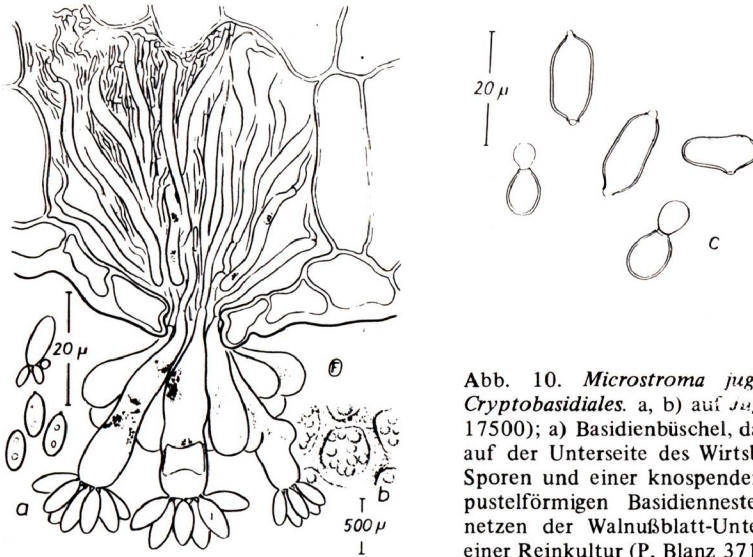


Abb. 10. *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc., *Cryptobasidiales*. a, b) auf *Juglans regia* L. (Herb. FO 17500); a) Basidiensbüschel, das aus einer Spaltöffnung auf der Unterseite des Wirtsblattes hervorbricht, mit Sporen und einer knospenden Spore; b) Habitus der pustelförmigen Basidiennester zwischen den Adernetzen der Walnußblatt-Unterseite. c) Hefekeimung einer Reinkultur (P. Blanz 3716).

Nachdem es Blanz (1977) gelang, *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc. (Abb. 10) als Basidiomyceten zu charakterisieren, stellte sich die Frage der Zuordnung dieser Gattung. Wenn die *Cryptobasidiaceae* als gastroide Verwandte der *Exobasidiales* aufgefaßt werden können, ist es naheliegend, dies auch für *Microstroma* zu fordern: Sporenbildende Organe werden an schnallenlosen Hyphen gebildet; die Sporen sitzen dem Basidienscheitel direkt auf, sie brechen passiv ab und keimen hefeartig; die Feinstruktur des Septenbauplans entspricht dem *Exobasidiales*- und *Cryptobasidiaceae*-Muster. Nach den auffälligen morphologischen Unterschieden in der Struktur des Hymeniums, der Basidien und der Sporen sollte *Microstroma* als Vertreter einer eigenen Familie in der Ordnung *Cryptobasidiales* verbleiben.

Abkürzungen:

CBS = Centraalbureau voor Schimmelcultures Baarn, Niederlande;

FO = Herbarium F. Oberwinkler.

Alle Abbildungen sind Originale.

Für die kollegiale Unterstützung bei einschlägigen Untersuchungen und für anregende Gespräche danke ich meinen Mitarbeitern, den Herren Dr. R. Agerer, Dr. T. Anke, Dr. P. Blanz, Dr. G. Deml und Dr. Ch. Sautter. Frau Dipl.-Biol. L. Kisimova-Horowitz bemühte sich um die für diese Studien notwendigen Pilzkulturen. Präparationen und eigenständige Arbeiten am Raster- und Transmissions-elektronenmikroskop führten die Damen E. Deml und H. Gminder aus. Herr Kollege Prof. Dr. R. J. Bandoni, Vancouver, stellte wichtige Kulturen zur Verfügung; ihm bin ich auch für ausführliche Diskussionen über die Systematik der Heterobasidiomyceten zu Dank verpflichtet.

Literatur

- VON ARX, J. A., L. RODRIGUES DE MIRANDA, M. TH. SMITH & D. YARROW (1977) – The genera of yeasts and the yeast-like fungi. *Stud. Myc.* 14: 1–42.
- ATKIN, C. L., J. B. NEILANDS & H. J. PHAFF (1970) – Rhodotorulic acid from species of *Leucosporidium*, *Rhodospiridium*, *Rhodotorula*, *Sporidiobolus* and *Sporobolomyces*, and a new alanine containing ferriochrome from *Cryptococcus melibiosum*. *J. Bacteriol.* 103: 722–733.
- BANDONI, R. J. & A. A. BISALPUTRA (1971) – Budding and fine structure of *Tremella mesenterica* haplonts. *Can. J. Bot.* 49: 27–30.
- & B. N. JOHRI (1972) – *Tilletiaria*: a new genus in the *Ustilaginales*. *Can. J. Bot.* 50: 39–43.
- BANNO, J. (1967) – Studies on the sexuality of *Rhodotorula*. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 13: 167–196.
- BARTNICKI-GARCIA, S. (1968) – Cell wall chemistry, morphogenesis, and taxonomy of fungi. *Ann. Rev. Microbiol.* 22: 87–108.
- (1970) – Cell wall composition and other biochemical markers in fungal phylogeny. In HARBORNE, J. B.: *Phytochemical phylogeny*; Proc. Phytochem. Soc. Symp., Bristol, April 1969, London and New York.
- BICKEL, H., E. GÄUMANN, W. KELLER-SCHIERLEIN, V. PRELOG, E. VISCHER, A. WETTSTEIN & H. ZÄHNER (1960) – Über eisenhaltige Wachstumsfaktoren, die Sideramine, und ihre Antagonisten, die eisenhaltigen Antibiotica Sideromycine. *Experientia* 16: 129–133.
- BLANZ, P. (1977) – Vergleichende Merkmalsanalysen an *Exobasidium*-Arten und verwandten Basidiomyceten. Dissertation, Universität Tübingen.
- (1978) – Über die systematische Stellung der *Exobasidiales*. *Z. Mykol.* 44 (1):
- CRAWFORD, J. P. (1975) – Gene rearrangements in the evolution of the Tryptophan synthetic pathway. *Bacteriol. Rev.* 39: 87–120.
- DEML, G. (1977a) – Vergleichende feinstrukturelle und chemische Merkmalsanalysen an *Ustilaginales*-Arten. Dissertation, Universität Tübingen.
- (1977b) – Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an *Ustilaginales*-Arten. *Z. Pilzkd.* 43: 291–303.
- DERX, H. G. (1930) – Etudes sur les *Sporobolomyces*. *Ann. mycol.* 28: 1–23.
- (1948) – *Itersonilia*, nouveau genre de *Sporobolomycetes* à mycélium bouclé. *Bull. Bot. Gard. Buitenzorg*, ser. III, 17: 465–472.
- DONK, M. A. (1973) – The *Heterobasidiomycetes*: A reconnaissance – I, II, III, IV, V. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C Biol. Med. Sci.* 75: 366–390; 76: 1–22; 76: 109–140.
- FELL, J. W. (1966) – *Sterigmatomyces*, a new fungal genus from marine areas. *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol.* 32: 99–104.
- (1970) – *Sterigmatomyces* Fell. In LODDER (ed.): *The Yeasts*, pp. 1229–1234.
- A. C. STATZELL, I. L. HUNTER & H. J. PHAFF (1969) – *Leucosporidium* gen. n., the heterobasidiomycetous stage of several yeasts of the genus *Candida*. *Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol.* 35: 433–462.
- HÜTTER, R. & J. A. DE MOSS (1967) – Organization of the Tryptophan pathway: a phylogenetic study of the fungi. *J. Bacteriol.* 94: 1896–1907.
- JONES, G. R. & D. E. S. STEWART-TULL (1975) – Antigenic analysis of yeast cellwalls. *Sabouraudia* 13: 94–109.
- KNIEP, H. (1928) – Die Sexualität der niederen Pflanzen. G. Fischer, Jena.
- KREGER-VAN RIJ, N. J. W. & M. VEENHUIS (1971) – A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. *J. Gen. Microbiol.* 68: 87–95.
- KWON-CHUNG, K. J. (1975) – A new genus, *Filobasidiella*, the perfect state of *Cryptococcus neoformans*. *Mycologia* 67: 1197–1200.
- (1976a) – Morphogenesis of *Filobasidiella neoformans*, the sexual state of *Cryptococcus neoformans*. *Mycologia* 68: 821–833.
- (1976b) – A new species of *Filobasidiella*, the sexual state of *Cryptococcus neoformans* B- and C serotypes. *Mycologia* 68: 942–946.
- (1977) – Phylogeny of the genus *Cryptococcus*. 2 nd Int. Myc. Congr. Abstr.: 367.
- MALENÇON, G. (1953) – Le conidiectium chevalieri Har. et Pat., sa nature et ses affinités. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 69: 77–100.
- MEYER, S. A. & H. J. PHAFF (1970) – Taxonomic significance of the DNA base composition in yeasts. *Spectrum* 1: 1–29.
- MOORE, R. T. (1977) – Regnum fungi and the place of septal fine structure in fungal taxonomy. 2 nd Int. Myc. Congr. Abstr.: 449.
- NAKASE, T. & KOMAGATA (1968) – Taxonomic significance of base composition of yeast DNA. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 14: 345–357.

- & K. KOMAGATA (1971a) – Significance of DNA base composition in the classification of yeast genera *Cryptococcus* and *Rhodotorula*. J. Gen. Appl. Microbiol. 17: 121–130.
- & K. KOMAGATA (1971b) – DNA base composition of some species of yeasts and yeast-like fungi. J. Gen. Appl. Microbiol. 17: 363–369.
- NEILANDS, J. B. (1952) – A crystalline organo-iron pigment from the fungus *Ustilago sphaerogena*. J. Am. Chem. Soc. 74: 4846–4847.
- NYLAND, G. (1949) – Studies on some unusual *Heterobasidiomycetes* from Washington State. Mycologia 41: 686–701.
- (1950) – The genus *Tilletiopsis*. Mycologia 42: 487–496.
- OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten, pp. 59–105, in FREY, W., H. HURKA & F. OBERWINKLER (ed.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. G. Fischer, Stuttgart.
- OLIVE, L. S. (1968) – An unusual new Heterobasidiomycete with *Tilletia*-like basidia. Journ. Mitch. Sci. Soc. 84: 261–266.
- (1952) – Studies on the morphology and cytology of *Itersoniella perplexans* Derx. Bull. Torrey Bot. Club 79: 126–138.
- RODRIGUES DE MIRANDA, L. (1972) – *Filobasidium capsuligenum* nov. comb. Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 38: 91–99.
- (1975) – Two new species of the genus *Sterigmatomyces*. Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 41: 193–199.
- SEELIGER, H. P. R. (1956) – Use of a urease test for the screening and identification of *Cryptococci*. J. Bacteriol. 72: 127–131.
- SŁODKI, M. E., L. J. WICKERHAM & R. J. BANDONI (1966) – Extracellular Heteropolysaccharides from *Cryptococcus* and *Tremella*: a possible taxonomic relationship. Can. J. Bot. 12: 489–494.
- STADELMANN, F. (1975) – A new species of the genus *Bullera* Derx. Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 41: 575–582.
- STENDERUP, A. & A. LETH BAK (1968) – Deoxyribonucleic acid base composition of some species within the genus *Candida*. J. Gen. Microbiol. 52: 231–236.
- STORCK, R., C. J. ALEXOPOULOS & H. J. PHAFF (1969) – Nucleotide composition of deoxyribonucleic acid of some species of *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, and *Sporobolomyces*. J. Bacteriol. 98: 1069–1072.
- M. K. NOBLES & C. J. ALEXOPOULOS (1971) – The nucleotide composition of deoxyribonucleic acid of some species of *Hymenochaetaceae* and *Polyporaceae*. Mycologia 63: 38–49.
- SUKROONGREUNG, S. & L. RODRIGUES DE MIRANDA (1973) – A new aspect of the life cycle of *Candida tropicalis*. Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 39: 65–80.
- THIELKE, CH. (1978) – Feinstruktur bei Basidiomyceten. Z. Mykol. 44 (1):
- VAN UDEN, N. & M. VIDAL-LEIRIA (1970) – *Torulopsis* Berlese. In LODDER (ed.): The Yeasts, pp. 1235–1308.
- VAN DER WALT, J. P. (1970) – The perfect and imperfect states of *Sporobolomyces salmonicolor*. Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 36: 49–55.
- & V. K. HOPUSU-HAVU (1976) – A colour reaction for the differentiation of ascomycetous and hemibasidiomycetous yeasts. Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 42: 157–163.
- WEETE, J. D. & W. D. KELLEY (1977) – Fatty acids and sterols of *Cronartium fusiforme* mycelium and a yeast-like form. 2 nd Int. Myc. Congr. Abstr.: 725.
- YAMADA, Y. & K. KONDO (1973) – Coenzyme Q system in the classification of the yeast genera *Rhodotorula* and *Cryptococcus*, and the yeast-like genera *Sporobolomyces* and *Rhodosporidium*. J. Gen. Appl. Microbiol. 19: 59–77.
- ZÄHNER, A., H. E. BACHMANN, R. HÜTTER & J. NÜESCH (1962) – Sideramine, eisenhaltige Wachstumsfaktoren aus Mikroorganismen. Pathol. Mikrobiol. (Basel) 25: 708–730.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigegebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [44_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Oberwinkler Franz

Artikel/Article: [Was ist ein Basidiomycet? 13-29](#)