

# Feinstrukturen bei Basidiomyceten

CH. THIELKE

Institut für Pflanzenphysiologie und Zellbiologie  
der Freien Universität Berlin, Fachbereich 23,  
D-1000 Berlin 33, Königin-Luise-Str. 12-16a.

Als Vortrag gehalten am 29.9.1977

Thielke, Ch. (1978) – Ultrastructures in Basidiomycetes. Z. Mykol. 44 (1): 71–89.

**Key Words:** golgi apparatus, parallel cisternae, dolipore septum, intranuclear spindle, chromosomal microtubules.

**Abstract:** 1. In *Basidiomycetes* the cisternae of the golgi apparatus are not organized as dictyosomes. They are not different from those of other fungi that contain chitin. In special situations and in special cells – as cystides of *Stropharia* are – large aggregates of parallel orientated cisternae may occur. Till now, however, their function is unknown. – 2. The complex pore apparatus known as „dolipore“ is present exclusively in *Basidiomycetes*. In connection with taxonomy the pore cap – the parenthesome – may be modified. In relation to specific physiological situations additional differentiations are possible. – 3. The meiotic nuclear divisions proceed within an intact nuclear membrane. The intranuclear spindle apparatus consists of both spindle poles and of the polar microtubules as well as the chromosomal ones. Instead of a metaphase plate a chromosomal ring system seems to be developed. This mode of nuclear division is not very different from that in other higher fungi.

**Zusammenfassung:** 1. Bei den Basidiomyceten sind die Zisternen des Golgiapparates nicht in Form von Dictyosomen organisiert. Sie unterscheiden sich damit nicht von denen anderer chitinhaltiger Pilze. In besonderen Situationen und in Spezialzellen, wie den Cystiden von *Stropharia*, können größere Aggregate von parallel gelagerten Zisternen vorkommen. Ihre Funktion ist bisher nicht bekannt. – 2. Der als Dolipore bezeichnete komplexe Porenapparat findet sich nur bei Basidiomyceten. Die Porenkappe, das Parenthesom, kann in Zusammenhang mit der taxonomischen Stellung modifiziert auftreten. Weitere Differenzierungen dieser Septalpore scheinen in Abhängigkeit von der jeweiligen physiologischen Situation möglich zu sein. – 3. Die meiotischen Kernteilungen verlaufen im Innern der geschlossenen Kernmembran. Der intranucleäre Spindelapparat besteht aus den Spindelpolen, den polaren und den chromosomalen Mikrotubuli. Anstelle einer Metaphaseplatte wird ein chromosomaler Ring ausgebildet. Dieser Kernteilungsmodus unterscheidet sich nicht sehr wesentlich von dem der übrigen höheren Pilze.

Pilze verfügen über eine Grundausstattung von Organellen, die sie als Eukaryonten kenntlich machen. Im Hinblick auf ihre besondere ökologische Situation (Hyphenwachstum innerhalb eines Substrates, besondere Zellwand- und Reservestoffe, rasche Entwicklung) ist zu vermuten, daß manche Strukturen, die von anderen Eukaryonten bekannt sind, hier in modifizierter Form auftreten. Solche Modifikationen wären innerhalb der verschiedenen Gruppen von pilzartigen Organismen vor allem dort zu erwarten, wo eine Synthese von unterschiedlichem Zellwandmaterial stattfindet. Sie kommen vermutlich auch an Orten vor, wo der Modus der Sporogenese bzw. der der

Propagation (Planosporen, Aplanosporen, Endo- und Exosporen) strukturelle Differenzen voraussetzt und ebenfalls dort, wo Spezialzellen entwickelt werden.

Da die meisten Basidiomyceten innerhalb der höheren Pilze eine relativ gut abgegrenzte Gruppe darstellen, sollten bei ihnen sowohl im vegetativen als auch im reproduktiven Bereich kennzeichnende Feinstrukturen zu finden sein. Vergleichende Zusammenstellungen solcher Strukturen sind innerhalb der letzten Jahre mehrfach erfolgt (Beckett, Heath & McLaughlin 1974, Marchant 1974, Girbardt 1973 a u. b, 1975). Sie lassen erkennen, daß auf diesem Gebiet bisher nur lückenhafte Kenntnisse vorliegen; jedoch sind seitdem einige Angaben zu ergänzen oder zu revidieren. Es wurde auch bereits versucht, Eigenschaften aus dem Bereich der Feinstruktur zur Klärung von taxonomischen Fragen mit heranzuziehen (Girbardt 1968b, Moore 1971, 1977).

Mit der hier gegebenen Darstellung soll an Hand von drei subjektiv ausgewählten Themenkreisen die Frage beantwortet werden, ob es Strukturen gibt, die nur bei den Basidiomyceten zu finden sind.

### 1. Die Zisternen des Golgiapparates

Im vegetativen Bereich ist – ebenso wie bei vielen niederen Pilzen und bei den Ascomyceten – das Spitzenwachstum der Basidiomycetenhyphen durch einen Spitzenkörper charakterisiert. Dieser Spitzenkörper wurde lichtmikroskopisch bei *Coprinus* durch Brunswik (1924) zuerst festgestellt und später in seinem Verhalten an lebendem Mycel studiert (Girbardt 1957). Die elektronenmikroskopische Analyse brachte den Nachweis, daß er aus einer Summe von Vesikeln besteht, die als Derivate von Golgi-Zisternen aufgefaßt werden. Entsprechende Spitzenkörper wurden auch bei einigen niederen Pilzen und bei den Ascomyceten analysiert (Grove & Bracker 1970). Bei den Oomyceten lassen sich gleichartige aber weniger dichte Vesikelaggregate eindeutig als Abkömmlinge echter Dictyosomen ableiten (Grove, Bracker & Morré 1970, Hagedorn & Weinert 1971). Sie sind in dieser Form offenbar nur dort vorhanden, wo Zellulose in die Zellwand eingebaut wird. Es wird deshalb vermutet, daß bei chitinhaltigen Pilzen der Golgiapparat nur in Form von Einzelzisternen vorhanden sein kann (Grove & Bracker 1970). Darüber hinaus gibt es Angaben darüber, daß bei *Coprinus cinereus* die Golgivesikel Kohlenhydrate z. T. in fibrillärer Form enthalten und an die Orte des Sporenwandwachstums transportieren (McLaughlin 1974). Beachtenswert ist der neuere Befund, daß in verschiedenen Bereichen von chitinhaltigen Pilzen (*Allomyces*, *Mucor*, *Neurospora*, *Saccharomyces*) und auch bei einem Basidiomyceten (*Agaricus bisporus*) Chitosomen sowohl in Dünnschnitten in situ als auch in gereinigten Fraktionen nachgewiesen wurden (Bracker 1977). Sie stellen Vesikel mit einem Durchmesser von 40–70 nm dar, die Chitinsynthetase bzw. Chitin-Mikrofibrillen von unterschiedlicher Länge enthalten können. Es wird vermutet, daß sie beim Aufbau des Spitzenkörpers eine wichtige Rolle spielen.

Nach eigenen phasenoptischen Untersuchungen an etwa 35 verschiedenen Stämmen von Basidiomyceten sind Spitzenkörper weit verbreitet. Sie wurden ohne Ausnahme bei allen gesunden, wachsenden Hyphen gefunden.

Im übrigen beziehen sich die Angaben über das Vorkommen von gestapelten Golgi-zisternen in somatischen, chitinhaltigen Zellen auf besondere Objekte (*Schizosaccharomyces pombe*, Kopecka 1972) oder auf besondere Situationen, z. B. auf die Regeneration von Protoplasten (Strunck 1970). Bei Basidiomyceten sind entspre-



chende vereinzelte Angaben deshalb sehr kritisch zu werten. Gestapelte Zisternen wurden zwar in Nähe des Zellkerns in den Aecidien von *Puccinia* beobachtet (M o o r e 1963). Ähnliche Membransysteme fand man in meiotischen Basidien, wo sie im Zusammenhang mit der Kernteilung oder mit der Synthese von Kernmembranmaterial gesehen wurden (L u 1966, T h i e l k e 1968). Soweit es den vorliegenden Angaben zu entnehmen ist, scheint diesen Strukturen die sonst für Dictyosomen typische Polarität zu fehlen. Biochemische Analysen liegen darüber bisher nicht vor.

Auch Spezialzellen befinden sich in einer besonderen physiologischen Situation. Ihre Ultrastruktur wurde bisher nur vereinzelt untersucht. Die Pleurocystiden von *Stropharia rugosoannulata* werden nach ihrem auffälligen Zellinhalt als Gloeo- oder als Chryso-cystiden bezeichnet. Die stark lichtbrechenden Inhaltskörper bestehen aus dicht übereinander gestapelten Zisternen (T h i e l k e 1971, 1972b), die in jüngeren Zellen eine gewisse Ähnlichkeit zu Dictyosomen besitzen (Abb. 1 u. 2), sich aber später zu lichtmikroskopisch erkennbaren Dimensionen entwickeln. Dabei kann die Fläche der Zisternen einen Durchmesser erreichen, der größer als der der gesamten Zelle ist. Aus räumlichen Gründen wölbt sich dann ein solches Aggregat derart, daß im Querschnitt ringförmig gestaltete Membranen erscheinen (Abb. 3). Diese Aggregate treten anfangs innerhalb der Zelle in einer größeren Zahl auf, doch werden die großen Dimensionen meist nur von 1–2 Körpern erreicht. Gelegentlich hat es den Anschein, als ob daneben die in der Mehrzahl vorhandenen Zellkerne degenerieren. Vergleichbare Zisternenaggregate wurden auch bei *Stropharia aeruginosa* festgestellt (T h i e l k e, unveröffentlicht). Sie scheinen also für diese Gattung typisch zu sein. Im Vergleich zu echten Dictyosomen fällt auf, daß bei diesen Zisternen zwar auch am Rande Vesikel oder retikuläre Systeme abgegliedert werden, eine Polarität scheint jedoch auch hier zu fehlen. Die Differenzierung solcher Zellen läßt vermuten, daß sie zur Synthese bestimmter, für die Entwicklung des Hymeniums wichtiger Stoffe beitragen. Funktionell werden die Inhaltskörper u. a. durch den Gehalt an sauren Phosphaten gekennzeichnet (T h i e l k e 1972b).

Auch für die Cystiden von *Agrocybe praecox* wird eine sekretorische Funktion angenommen (G u l l & N e w s a m 1975a). Sie besitzen ebenfalls mehrere Zellkerne, sind aber im Gegensatz zu denen von *Stropharia* stark vakuolisiert. Daneben finden sich im Cytoplasma auffällige Ansammlungen von glattem ER sowie Anreicherungen von Microbodies und von Lipiden.

Einen völlig anderen Aspekt bieten dagegen die Cystiden der *Peniophora quercina* (Abb. 4). Hier enthalten die stark vergrößerten dickwandigen Zellen zahlreiche proteinhaltige Vakuolen und einen sehr großen Anteil an Partikeln, die Microbodies ähnlich sehen. Ihr Inhalt wurde bei dieser nur flüchtigen Studie allerdings nicht weiter analysiert.

Aus diesen wenigen, mehr vorläufigen Angaben ist zu ersehen, daß allein bei den verschiedenen Typen der Cystiden von Hymenomyceten die Substruktur kaum bekannt ist. Ihre Untersuchung – vor allem in Zusammenhang mit biochemischen Reaktionen – wäre dringend erforderlich, wenn man endlich etwas über ihre sicherlich sehr unterschiedliche Funktion erfahren möchte. Das gilt auch für die übrigen Idioblasten: Zellen der Fruchtkörperoberfläche am Hut, am Stiel und am Velum; Zellen der Sklerotien u. a. Da entsprechende Spezialzellen von taxonomischer Bedeutung außerhalb der Basidiomyceten nicht vorkommen, könnten die hier zu ermittelnden Differenzierungen als typisch für dieses Taxon angesehen werden.

## 2. Der Porenapparat des Septums (Dolipore)

Eine weitere für Basidiomyceten charakteristische Differenzierung liegt in Form der Dolipore vor. Dieser septale Porenapparat wurde schon 1958 durch Girbardt beschrieben. Er kommt regelmäßig zumindest bei allen Homobasidiomyceten vor. Wegen seiner auffälligen Struktur wird er gelegentlich mit einem Hoftüpfel verglichen. Sicherlich kommt auch ihm eine Funktion für die Regelung des Stofftransportes zu. Bei diesem komplexen Apparat ist zunächst das Septum perforiert. Die Pore ist von einem Ringwulst begrenzt, dessen Natur unterschiedlich gedeutet wurde. Er ist vom Plasmalemma umgeben und besteht nicht aus einheitlichem Zellwandmaterial (Bracker & Butler 1963, Wells 1964), wie es oft angegeben wird. Das ist schon an der unterschiedlichen Kontrastierung zu erkennen (Abb. 5, 7 u. 8). Aus Gründen der optischen Dichte ist früher vermutet worden, daß der Randwulst z. T. liquiden Inhalt führt (Setliff, MacDonald & Patton 1972, Thielke 1972a). Diese Annahme läßt sich bestätigen, wenn bei mangelhafter Fixierung, z. B. im Bereich des Wundrandes, zu erkennen ist, daß der vom Plasmalemma umgebene Raum ausläuft oder schrumpft (Abb. 8). Entsprechende Beobachtungen lassen sich auch an lebendem Mycel mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens machen (Thielke, unveröffentlicht). Eine enzymatische Analyse hat bei *Schizophyllum* inzwischen gezeigt, daß – von dem zentralen Teil der Zellwand, der das Chitin enthält, abgesehen – der periphere Teil des "pore swelling" vor allem Glucan enthält und stärker hydratisiert ist (van der Valk, Marchant & Wessels 1977). Durch eine weitere Verdickung des Randwulstes kann eine entleerte Basidie vom Subhymenium abgetrennt werden (Wells 1964, 1977a).

Zur Dolipore gehört ein als Porenkappe (=Parentesom) modifizierter Teil des ER, der mit wandständigem ER in Verbindung steht. Er unterscheidet sich vom cytoplasmatischen ER durch eine zusätzliche, elektronendichte Membran und kann von Poren durchsetzt sein (Abb. 5–8), deren Zahl und Größe offenbar für die betreffende Art charakteristisch ist. Gelegentlich kann die Dolipore von einem Pfropfen verstopft sein (Abb. 5). An Stelle des Pfropfens können aber auch ein oder zwei elektronendichte Ränder den Porenkanal säumen (Thielke 1972a). Solche perforierten Pfropfen sollen nur in den Bereichen der Fruchtkörper von Homobasidiomyceten vorkommen können, während die vollständigen nur in den vegetativen Hyphen zu finden seien (Flegler, Hooper & Fields 1976). Dagegen spricht aber die Abbildung 5; außerdem wurden im vegetativen Mycel von *Amanita caesarea* Doliporen mit und ohne Pfropfen angetroffen (unveröffentlicht). Es können auch 1–3 Diaphragmen den Porenkanal wie Schließhäute eines Tüpfels durchziehen (Abb. 6 u. Thielke 1971, 1972a).

In Fruchtkörpern ist häufig eine weitere Differenzierung als „Außenkappe“ vorhanden (Abb. 5 u. 7 u. Thielke 1971, 1972a). In neuerer Zeit wird vermutet, daß diese Außenkappe nur in besonderen räumlichen oder physiologischen Situationen ausgebildet wird. Bei *Agrocybe praecox* fehlt sie im Hymenium und in der Trama, ist aber im Subhymenium vorhanden und kann in Grenzbereichen nur einseitig auftreten (Gull 1976). Das gilt in ähnlicher Weise auch für *Pholiota terrestris* (Wells 1977a); bei diesem Objekt ist aber an der Basis einer diploiden Basidie die Außenkappe zweiseitig ausgebildet.

Das Vorhandensein dieser speziellen Septalporen läßt sich auch mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens in lebenden Hyphen als knotige Verdickung nachweisen. Bei Beobachtung solcher wachsenden Mycelien kann man feststellen, daß während der Bildung des Septums, die zentripetal erfolgt, zunächst ein vollständiger Abschluß derart erreicht



wird, daß weder Plasmaströmung noch Durchtritt von Organellen möglich sind. Dabei wird vorübergehend das Stadium einer einfachen Pore durchlaufen. An wachsenden Hyphen ist mit einer gewissen Regelmäßigkeit die Dolipore am jeweils zweiten Septum fertig ausgebildet. Von den Fällen, in denen Septen interkalar entstehen, abgesehen, finden sich Doliporen in fast allen älteren, gesunden Mycelien, unabhängig davon, ob homo- oder heterokaryotische Mycelien vorliegen (Jersild, Mishkin & Niederpruem 1967), ob einfache oder Wirtelschnallen ausgebildet sind und unabhängig von der Zahl der Zellkerne.

Dieser komplexe Porenapparat, der als typisch für alle Homobasidiomyceten angesehen wird, reguliert offenbar den Stofftransport und scheint normalerweise für größere Organelle nicht passierbar zu sein. Wenn gelegentlich darüber berichtet wird, daß Mitochondrien im Porenkanal stecken, dann kann ein solches Phänomen artefiziell durch osmotische Differenzen während des Fixierungsvorganges entstanden sein. Es kann aber bei bestimmten Gelegenheiten der Porenkomplex wieder abgebaut werden. Auf diese Weise ist im Verlaufe der Somatogamie gesichert, daß Zellkerne im konträren Mycel weitertransportiert werden (Chang 1969, Giesy & Day 1965, Mayfield 1974).

Die bisherigen Angaben über den Aufbau der Doliporen lassen immerhin erkennen, daß diese Struktur modifizierbar ist, wahrscheinlich in Abhängigkeit von der jeweiligen Funktion. Eine vergleichende Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien der gleichen Art wäre dringend erforderlich um die Frage zu prüfen, ob die oben erwähnten Varianten regelmäßig einer bestimmten physiologischen Situation zugeordnet werden können.

Die Frage nach der taxonomischen Bedeutung der Doliporen wurde bereits vor einigen Jahren gestellt (Girbardt 1968b, Moore 1971 u. a.). Allein innerhalb der Homobasidiomyceten können art- oder gattungsspezifische Differenzen schon in der Ausbildung des Parenthesoms auftreten (Ellis, Rogers & Mims 1972). Bei *Poria* ist es stark perforiert, bei *Rhizoctonia* kommen nur wenige, große Poren vor, während es bei *Polyporus tomentosus* kontinuierlich sein soll (Setliff, MacDonald & Patton 1972). *Polyporus rugulosus* besitzt dagegen eine durchbrochene Porenkappe (Wiltsenach & Kessel 1965).

Der Zusammenhang des Parenthesoms mit dem ER scheint für die Klassifizierung der „niederer“ Basidiomyceten sehr wichtig zu sein. Schließlich gibt es bei *Filobasidiella* und bei *Filobasidium floriforme* nur noch den Ringwulst nicht aber das Parenthesom (Übersicht bei Kwon Chung 1977 und Moore 1977). Einfache Poren sind dagegen bei den *Ustilaginales* und bei den *Uredinales* zu finden, auch sie können zeitweise verstopft sein (Ehrlich & Ehrlich 1968, Littlefield & Bracker 1971).

Bei den Ascomyceten und den dazugehörigen Deuteromyceten sind Poren mit Pfropfen oder elektronendichten Randsäumen sehr häufig. Hier jedoch werden räumliche und funktionelle Beziehungen der jeweiligen Verschlussstrukturen zu den Woroninschen Körpern diskutiert (Carroll 1967, Reichle & Alexander 1965, Schrantz 1970, Wergin 1973). Weder bei niederen noch bei höheren Basidiomyceten sind bisher Woroninsche Körper nachgewiesen worden.

### 3. Die meiotische Kernteilung

Da die Zellkerne der Pilze relativ klein und substanzarm sind, ließen sich Einzelheiten der Kernteilung mit lichtmikroskopischen Mitteln nur unvollständig erfassen. Zwar sind mehrfach Berichte über die Zahl der Chromosomen sowie über die morphologische Seite der Kernteilung gegeben worden (Olive 1953, 1965), doch sollten solche Angaben sehr vorsichtig gewertet werden.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen haben inzwischen gezeigt, daß hinsichtlich der Feinstruktur und hinsichtlich des Ablaufs der Kernteilung Unterschiede bei den einzelnen Gruppen der pilzähnlichen Organismen zu verzeichnen sind (Girbardt 1973a u. b, Fuller 1976, Wells 1977b). Bei den höheren Pilzen sind die Interphasekerne dadurch gekennzeichnet, daß der Nucleolus stets exzentrisch in Kontakt mit der inneren Kernmembran liegt. In einer gewissen Distanz davon befindet sich an der äußeren Kernmembran ein elektronendichter amorpher Körper, der bei sich teilenden Kernen eine Funktion als Spindelpol übernimmt. An gleicher Stelle ist an der inneren Kernmembran Chromatin inseriert (Abb. 18, 19 u. 20).

Der Spindelpol, der heute meist als SPB (= spindle pole body) bezeichnet wird, weist nicht die strukturellen Einheiten (9 x 3) auf, die für ein echtes Centriol typisch sind. Diese Einheiten werden wohl nur von Organismen benötigt, die noch während ihres Entwicklungszyklus in der Lage sind, Geißeln auszubilden. Der SPB erfüllt aber die übrigen Kriterien, die für ein Centriol kennzeichnend sein sollen (Fulton 1971): 1. In sich nicht teilenden Zellkernen markiert er den Ort der Anheftung von Chromatin. 2. Er stellt das Bildungszentrum für Mikrotubuli dar und entspricht damit einem MTOC (= microtubule organizing centre) nach Pickett-Heaps (1969). Daraus läßt sich ableiten, daß dieses Organell dem Centriol zumindest homolog ist. Es wird deshalb in dieser Darstellung auch als Centrioläquivalent bezeichnet. Die Diskussion über seine Zuordnung ist inzwischen recht umfangreich geworden (Girbardt 1971, Gull & Newsam 1975b, McLaughlin 1971, Raj & Lu 1973, Setliff, Hoch & Patton 1974, Thielke 1974, 1976, Wells 1977b).

Es besteht Übereinstimmung darin, daß dieses Organell vor der Kernteilung eine diglobuläre Form annimmt und daß während des Auseinanderweichens der beiden globulären Enden der Spindelapparat entsteht. Die beiden Gruppen von höheren Pilzen sollen sich aber darin unterscheiden, daß bei den Ascomyceten Mitose und Meiose intranukleär verlaufen, während bei den Basidiomyceten zu einem relativ späten Zeitpunkt der Teilung die Kernmembran aufgelöst werden soll (Frank 1974). Außerdem sei für Basidiomyceten charakteristisch, daß der Kern vor der Teilung einen Ortswechsel durchführt, wie es bei heterobasidialen Hefen (McCully & Robinow 1972a u. b) und für den Kern in der Schnalle nachgewiesen wurde. Die Differenzen in der Ausbildung des Spindelapparates wurden durch Kubai (1975) übersichtlich zusammengestellt.

Unklar ist bisher noch geblieben, in welcher Form das chromosomale Material verteilt wird. Einige Befunde von Basidiomyceten sprechen für das Modell vom "two track type" (Day 1972, Harder 1976), bei dem zwei Chromatinketten bzw. Verbundchromosomen voneinander getrennt werden. Sicher ist, daß bei den höheren und auch bei einigen niederen Pilzen eine Metaphaseplatte nicht ausgebildet wird.

In diesem Bericht wird in bezug auf das Verhalten der Kernmembran eine Meinung vertreten, die von der in den oben genannten zusammenfassenden Darstellungen abweicht. Sie beruht zu einem Teil auf der Kenntnis der in vivo ablaufenden Vorgänge, wie sie durch phasenoptische Untersuchungen an wachsenden Mycelien während der



Mitose bekannt geworden sind (Thielke 1973). Außerdem scheint bei der Deutung von Membranstrukturen im elektronenoptischen Bild besondere Vorsicht geboten, da hier mit Artefakten zu rechnen ist. Bei elektronenmikroskopischen Arbeiten, die über einen längeren Zeitraum hin vergleichend mit verschiedenen Fixantien durchgeführt wurden, ist aufgefallen, daß die Kontinuität von Membranen sehr unterschiedlich in gleichartigen Situationen konserviert wird. Mit der früher viel verwendeten  $\text{KMnO}_4$ -Fixierung, die besonders kontrastreiche Membranbilder verursacht, werden Plasmalemma und andere Membranen häufig geradlinig und kontinuierlich dargestellt. Das ist auch nach einer Vorfixierung durch Glutaraldehyd der Fall. Die heute meist verwendete Glutaraldehyd- $\text{OsO}_4$ -Fixierung erlaubt zwar eine bessere Aussage, weil cytoplasmatische Strukturen erhalten bleiben, die Membranen zeigen sich jedoch meist in einer anderen Situation. Das Plasmalemma hat – vor allem im Bereich wachsender Zellwände – meist eine gefaltete Oberfläche und neigt stark zur Bildung von In- und Evaginationen und zur Diskontinuität. Deshalb sind vor allem nach einer solchen Fixierung die viel diskutierten Lomasomen, Plasmalemmasomen und auch viele multivesikuläre Körper in größerer Zahl nachzuweisen (Brushaber & Jenkins 1971, Marchant & Moore 1973, Weisberg & Turian 1974). Die Membranen verfügen offenbar in Kontakt mit Glutaraldehyd über eine besondere Flexibilität, die in Kontakt mit  $\text{KMnO}_4$  selten auftritt. Deshalb ist die Deutung solcher Strukturen problematisch.

Zur Illustration solcher Artefakte sei auf Abb. 9 verwiesen. Dort ist im Bereich des oberen Zellkerns und dem unteren Rand der Vakuole eine Situation entstanden, die erkennen läßt, daß – vermutlich durch Diffusionsdifferenzen des Fixierungsmittels – die Kernmembran lokal begrenzt ausgeweitet wurde (=at). Aus räumlichen Gründen wurde dabei der Tonoplast gestört. Er hinterläßt dort, wo er eingedellt wurde, Membranreste, die sich zu Vesikeln geschlossen haben. Daran ist erkennbar, daß bei solchen Störungen die Enden von Membranen durch ihre besondere Affinität zueinander einen „Kurzschluß“ herbeiführen können. Als Artefakte sind sicher auch die Veränderung des Tonoplasten bei Turgorverlust und Fixierung in Abb. 11 sowie die „Lomasomen“ am Septum in Abb. 7 aufzufassen. Ein ähnlich flexibles Verhalten ist auch für andere Membranen und auch für die Kernmembran zu erwarten. Das gilt naturgemäß besonders für die Stadien der Kernteilung.

Wenn für mehrere Basidiomyceten an lebenden Mycelien nachgewiesen wurde, daß während der gesamten Mitose die Kernmembran intakt bleibt (Thielke 1973), dann ist zu erwarten, daß die Kernmembran sich während der Meiose ebenso verhält. Die Meiose wurde an Vertretern verschiedener Gattungen der *Agaricales* studiert (Thielke 1971, 1974, 1976). Nach dem bisherigen Stand der Kenntnisse läuft sie nach dem gleichen Modus ab. Die noch haploiden Kerne der dikaryotischen Basidie liegen stets unterhalb einer größeren Vakuole (Abb. 9). An dieser Stelle muß auch die Karyogamie stattfinden, als deren Produkt man vorübergehend Kerne mit zwei Nucleolen finden kann (Thielke 1976). Beide meiotischen Teilungen finden dann im oberen Teil der Basidie statt (Abb. 10). Für diese Untersuchungen ist die Gattung *Coprinus* günstig, weil die Entwicklung des Hymeniums weitgehend synchron erfolgt und daher die Teilungsstadien reichlich zu finden sind. Als Kennzeichen der Meiose treten synaptische Komplexe auf, wie sie in Abb. 12 für *Lentinus edodes* dargestellt sind. Sie kommen in fast identischer Form auch bei anderen Organismen vor und sind auch bei Basidiomyceten mehrfach beschrieben worden (Lu 1966 b, Volz, Heintz, Jersild & Niederpruem 1968, Radu, Steinlauf & Koltin 1974, Gull & Newsam 1975 c, Thielke 1971, 1974, 1976).

Die Kernteilungen in der Basidie konnten phasenoptisch bisher nicht gut verfolgt werden. Man kann aber in elektronenoptischen Präparaten während verschiedener Stadien der 1. und der 2. meiotischen Teilung nachweisen, daß auch im Bereich des Spindelpoles die Kernmembran bei *Coprinus* ein Kontinuum darstellt (Abb. 13, 16, 17). Entsprechende Stadien wurden bereits früher bei *Coprinus radiatus* sowie bei *Agaricus bisporus* gefunden (Thielke 1974, 1976). Bei Schnittpräparaten ist außerdem zu berücksichtigen, daß Membranen und andere Strukturen sich nur dann gut abbilden lassen, wenn die Schnittebene senkrecht zu ihrer Oberfläche verläuft. Aus diesem Grunde gibt es im Bereich des schmäleren Spindelpoles häufig schräge Anschnitte und damit Bilder, die in bezug auf die Kernmembran nicht ganz klar sind. (Abb. 14, 15).

Bei Beobachtung der verschiedenen Teilungsstadien fällt weiterhin auf, daß in bezug auf die Lage des Spindelpoles, der als Centrioläquivalent auch das Bildungszentrum für Mikrotubuli darstellt, ein regelmäßiger Wechsel eintritt. Während der Interphase liegt das Organell außerhalb der Kernmembran. Im Laufe der Prophase, nachdem sich die beiden globulären Partikel von einander getrennt haben, kommt es zur Invagination. Der gesamte Spindelapparat ist dann intranucleär (Abb. 13–17). Während oder nach der Telophase werden die Centrioläquivalente durch Evagination wieder nach außen transportiert. Dabei wird erneut sichtbar, daß an dem Ort der Kernmembran, an dem außen dieses Organell inseriert, innen das Chromatin haftet (Abb. 18). Dieser Ortswechsel ist bereits für einen Heterobasidiomyceten beschrieben worden (McCully & Robinow 1972 a) und wurde auch in Berichten über die Meiose von *Coprinus radiatus* und *Agaricus bisporus* erwähnt (Thielke 1974, 1976).

Die Frage nach der Morphologie des Chromatins ist mehrfach diskutiert worden (Fuller 1976, Wells 1977 b). Bei pilzlichen Objekten sollen einige Besonderheiten vorkommen, die es bei anderen Organismen nicht gibt. Außerdem können sich die einzelnen Pilzgruppen in dieser Hinsicht unterschiedlich verhalten. Bei dem hier vorliegenden Material könnten einige Tatsachen dafür sprechen, daß das Chromatin in Form eines Verbundchromosoms organisiert ist. In Stadien, die vermutlich eine Metaphase darstellen, verbleibt das gesamte chromosomale Material peripher in der Nähe der Kernmembran und außerhalb der Spindelachse, die aus vielen von Pol zu Pol führenden Mikrotubuli besteht. Es kann deshalb keine Metaphaseplatte gebildet werden. An ihrer Stelle tritt ein Metaphasering bzw. eine zylindrische Struktur auf. Ist ein Schnitt nicht median durch die Spindelachse geführt, dann sind die chromosomalen Mikrotubuli erkennbar (Abb. 14 u. 15); dabei hat es gelegentlich den Anschein, als ob mehrere Kinetochoren am gleichen Chromatinkomplex inserieren. Auch dieser Befund spricht für die Hypothese vom Verbundchromosom.

Nach der Telophase wird das Centrioläquivalent als Spindelpol außer Funktion gesetzt und durch Evagination wieder an die Außenseite der Kernmembran verlagert. Dabei fällt auf, daß sowohl nach der ersten als auch nach der zweiten Teilung dieses Organell stets zur Peripherie der Zelle orientiert ist und dort offenbar einen Kontakt zum Plasmalemma herstellt (Abb. 18 u. Thielke 1974, 1976). Diese Situation wurde ebenfalls bei weiteren Objekten gefunden und ist auch von anderen Autoren beschrieben worden (Gull & Newsam 1976).

An dem gleichen Körper, der vorübergehend den Spindelpol bildete, können plasmatische Mikrotubuli inserieren. Dadurch kann dieses Organell eine weitere Funktion als Kinetosom übernehmen, wie es mehrfach angegeben wurde (Wilson & Aist 1967, Girbardt 1968 a, Berkson 1970, Thielke 1975). Dieses Phänomen wird



besonders deutlich, wenn in der Situation des postmeiotischen Kerns am Sterigma das Centrioläquivalent stets vorne ist, und von ihm ausgehend, ein Bündel von Mikrotubuli in das Sterigma und auch in die Spore hinein führt (Abb. 19, 20). Daß plasmatische Mikrotubuli während der Reifung der Sporen auftreten, ist auch an anderen Pilzen beobachtet worden (McLaughlin 1973, 1977, Nakai & Ushiyama 1977).

#### Literatur

- BECKETT, A., I. B. HEATH & D. J. McLAUGHLIN (1974) – An Atlas of fungal ultrastructure. Longman, London.
- BERKSON, B. M. (1970) – Centriole: Its role in fungal nuclear motility. *Cytologia* 35: 471–472.
- BRACKER, C. E. (1977) – Structure and transformation of chitosomes during chitin microfibril synthesis. Abstracts Second Intern. Mycol. Congr. 64.
- & E. E. BUTLER (1963) – The ultrastructure and development of septa in hyphae of *Rhizoctonia solani*. *Mycologia* 55: 35–58.
- BRUSHABER, J. A. & S. F. JENKINS (1971) – Lomasomes and vesicles in *Poria monticola*. *Can. J. Bot.* 49: 2075–2079.
- BRUNSWIK, H. (1924) – Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Botan. Abhandl. ed. K. GOEBEL, G. Fischer, Jena.
- CARROLL, G. (1967) – The fine structure of the ascus septum in *Ascodesmis sphaerospora* and *Saccobolus kerverni*. *Mycologia* 59: 527–532.
- CHANG, S. T. (1969) – A cytological study of spore germination of *Volvariella volvacea*. *Bot. Mag.* 82: 102–109.
- DAY, A. W. (1972) – Genetic implications of current models of somatic nuclear division in fungi. *Can. J. Bot.* 50: 1337–1347.
- EHRlich, M. A. & H. G. EHRlich (1968) – Septal pores in the Heterobasidiomycetidae *Puccinia graminis* and *P. recondita*. *Am. J. Bot.* 55: 1020–1027.
- ELLIS, T. T., M. A. ROGERS & C. W. MIMS (1972) – The fine structure of the septal pore cap in *Coprinus stercorearius*. *Mycologia* 64: 681–688.
- FLEGLER, S. C., G. R. HOOPER & W. G. FIELDS (1976) – Ultrastructural and cytochemical changes in the basidiomycete dolipore septum associated with fruiting. *Can. J. Bot.* 54: 2243–2253.
- FRANKE, W. W. (1974) – Structure, biochemistry, and functions of the nuclear envelope. *Int. Rev. Cytol. Suppl.* 4: 71–236.
- FULLER, M. S. (1976) – Mitosis in fungi. *Int. Rev. Cytol.* 44: 113–153.
- FULTON, C. (1971) – Centrioles. In: Results and problems in cell differentiation. Vol. 2, Origin and continuity of cell organelles. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 170–221.
- GIESY, R. M. & P. R. DAY (1965) – The septal pores of *Coprinus lagopus* in relation to nuclear migration. *Am. J. Bot.* 52: 287–293.
- GIRBARDT, M. (1957) – Der Spitzenkörper von *Polystictus versicolor*. *Planta* 50: 47–59.
- (1958) – Über die Substruktur von *Polystictus versicolor* L. *Arch. Mikrobiol.* 28: 255–269.
- (1968a) – Ultrastructure and dynamics of the moving nucleus. In: Aspects of cell motility. Cambridge Univ. Press.
- (1968b) – Besitzt die Porenkappe taxonomische Bedeutung? In: Das Art- und Rassenproblem bei Pilzen. G. Fischer-Verlag, Jena: 147–154.
- (1971) – Ultrastructure of the fungal nucleus II. The kinetochore equivalent (KCE). *J. Cell Sci.* 2: 453–473.
- (1973a) – Die Pilzzelle. In Grundlagen der Cytologie, G. Fischer, Jena 441–460.
- (1973b) – Morphologie und Morphogenese von Pilzzellen. *Fortschr. Bot.* 35: 23–36.
- (1975) – Special cytology: Cytology and morphogenesis of the fungal cell. *Fortschr. Bot.* 37: 22–27.
- GROVE, S. N. & C. E. BRACKER (1970) – Protoplasmic organization of hyphal tips among fungi: Vesicles and Spitzenkörper. *J. Bacteriol.* 104: 989–1009.
- C. E. BRACKER & D. J. Morré (1970) – An ultrastructural basis for hyphal tip growth in *Pythium ultimum*. *Am. J. Bot.* 57: 245–260.
- GULL, K. (1976) – Differentiation of septal ultrastructure according to cell type in the Basidiomycete *Agrocybe praecox*. *J. Ultrastruct. Res.* 54: 89–94.
- & R. J. NEWSAM (1975a) – Ultrastructural organization of cystidia in the Basidiomycete *Agrocybe praecox*. *J. Gen. Microbiol.* 91: 74–78.

- & R. J. NEWSAM (1975b) – Meiosis in basidiomycetous fungi I. Fine structure of spindle pole body organization. *Protoplasma* 83: 247–257.
- & R. J. NEWSAM (1975c) – Meiosis in basidiomycetous fungi II. Fine structure of the synaptonemal complex. *Protoplasma* 83: 259–268.
- & R. J. NEWSAM (1976) – Meiosis in the basidiomycetous fungus *Coprinus atramentarius*. *Protoplasma* 70: 343–352.
- HAGEDORN, H. & H. WEINERT (1971) – Untersuchungen über die Ultrastruktur von *Saprolegnia monoica* I. Die vegetative Hyphe. *Z. Natur.* 26 b: 843–849.
- HARDER, D. E. (1976) – Mitosis and cell division in some cereal rust fungi II. The process of mitosis and cytokinesis. *Can. J. Bot.* 54: 995–1019.
- JERSILD, R., S. MISHKIN & D. J. NIEDERPRUEM (1967) – Origin and ultrastructure of complex septa in *Schizophyllum commune* development. *Arch. Mikrobiol.* 57: 20–32.
- KOPECKA, M. (1972) – Dictyosomes in the yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *Antonie van Leeuwenhoek Microbiol. Serol.* 38: 27–31.
- KUBAI, D. F. (1975) – The evolution of the mitotic spindle. *Intern. Rev. Cytol.* 43: 167–227.
- KWON-CHUNG, K. J. (1977) – Phylogeny of the genus *Cryptococcus*. *Abstracts Second Intern. Mycol. Congr.*: 367.
- LITTLEFIELD, L. J. & C. E. BRACKER (1971) – Ultrastructure of septa in *Melampsora lini*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 56: 181–188.
- LU, B. C. (1966a) – Golgi apparatus of the Basidiomycete *Coprinus lagopus*. *J. Bacteriol.* 92: 1931–1934.
- (1966b) – Fine structure of meiotic chromosomes of the Basidiomycete *Coprinus lagopus*. *Exp. Cell. Res.* 43: 224–227.
- MARCHANT, R. (1974) – Die Pilze. In A. W. ROBARDS, *Ultrastruktur der pflanzlichen Zelle*, Georg Thieme-Verlag, Stuttgart: 225–244.
- & R. T. MOORE (1973) – Lomasomes and Plasmalemmasomes in fungi. *Protoplasma* 76: 235–247.
- MAYFIELD, J. (1974) – Septal involvement in nuclear migration in *Schizophyllum commune*. *Arch. Mikrobiol.* 95: 115–124.
- Mc CULLY, E. K. & C. F. ROBINOW (1972a) – Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts I. *Leucosporidium scottii*. *J. Cell Sci.* 10: 857–881.
- & C. F. ROBINOW (1972b) – Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts II. *Rhodospodium* sp. (*Rhodotorula glutinis*) and *Aeossosporon salmonicolor* (*Sporobolomyces salmonicolor*). *J. Cell Sci.* 11: 1–31.
- McLAUGHLIN, D. J. (1971) – Centrosomes and microtubules during meiosis in the mushroom *Boletus rubinellus*. *J. Cell Biol.* 50: 737–745.
- (1973) – Ultrastructure of sterigma growth and basidiospore formation in *Coprinus* and *Boletus*. *Can. J. Bot.* 51: 145–150.
- (1974) – Ultrastructural localisation of carbohydrate in the hymenium and subhymenium of *Coprinus*. Evidence for the function of the golgi apparatus. *Protoplasma* 82: 341–364.
- (1977) – Basidiospore initiation and early development in *Coprinus cinereus*. *Am. J. Bot.* 64: 1–16.
- MOORE, R. T. (1963) – Fine structure of Mycota 11. Occurrence of the golgi dictyosome in the heterobasidiomycete *Puccinia podophylli*. *J. Bacteriol.* 86: 866–871.
- (1971) – An alternative concept of the fungi based on their ultrastructure. *Recent advances in Microbiol. X. Intern. Congr. Microbiol.*: 49–64.
- (1977) – Regnum fungi and the place of septal fine structure in fungal taxonomy. *Second Intern. Mycol. Congr. Abstracts*: 449.
- NAKAI, Y. & USHIYAMA (1977) – Nuclear migration in *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. *Second Intern. Mycol. Congr. Abstracts*: 464.
- OLIVE, L. S. (1953) – The structure and behavior of fungus nuclei. *Bot. Rev.* 19: 439–586.
- (1965) – Nuclear behavior during meiosis. In: AINSWORTH & SUSSMAN (eds.), *The fungi*, Academic Press, New York, Vol. 1: 143–161.
- PICKETT-HEAPS, J. D. (1969) – The evolution of the mitotic apparatus: an attempt of comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells. *Cytobios* 3: 257–280.
- RADU, M., R. STEINLAUF & Y. KOLTIN (1974) – Meiosis in *Schizophyllum commune*. *Arch. Mikrobiol.* 98: 301–310.
- RAJ, N. B. & B. C. LU (1973) – Meiosis in *Coprinus* IV. Morphology and behavior of spindle pole bodies. *J. Cell Sci.* 12: 131–141.
- behavior of spindle pole bodies. *J. Cell Sci.* 12: 131–141.
- REICHLER, R. E. & J. V. ALEXANDER (1965) – Multiperforate septations, Woronin bodies, and septal plugs in *Fusarium*. *J. Cell Biol.* 24: 489–496.



- SCHRANTZ, J. P. (1970) – Etude cytologique en microscopie optique et électronique de quelques *Ascomycetes* II. La paroi. Rev. Cytol. Biol. Veg. 33: 111-168.
- SETLIFF, E. C., H. C. HOCH & R. F. PATTON (1974) – Studies on nuclear division in basidia of *Poria latemarginata*. Can. J. Bot. 52: 2323-2333.
- W. L. McDONALD & R. F. PATTON (1972) – Fine structure of the septal pore apparatus in *Polyporus tomentosus*, *Poria latemarginata* and *Rhizoctonia solani*. Can. J. Bot. 50: 2559-2563.
- STRUNCK, C. (1970) – Golgi Cisternen in *Saccharomyces*-Protoplasten. Cytobiologie 2: 251-258.
- THIELKE, Ch. (1968) – Membransysteme in meiotischen Basidien. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 81: 183-186.
- (1971) – New investigations on the structure of mushrooms IX. Internat. Congr. of Mushroom Science: 285-293.
- (1972a) – Die Dolipore der Basidiomyceten. Arch. Mikrobiol. 82: 31-37.
- (1972b) – Zisternenaggregate bei höheren Pilzen. Protoplasma 75: 335-339.
- (1973) – Intranucleäre Mitosen in homokaryotischen und dikaryotischen Mycelien der Basidiomyceten. Arch. Mikrobiol. 94: 341-350.
- (1974) – Intranucleäre Spindel und Reduktion des Kernvolumens bei der Meiose von *Coprinus radiatus* (Bolt) Fr. Arch. Mikrobiol. 98: 225-237.
- (1975) – *Polyporus adustus* (*Polyporaceae*) Intranucleäre Mitose im dikaryotischen Mycel. Encycl. Cinematographica, Göttingen: 1-9.
- (1976) – Intranucleäre Meiose bei *Agaricus bisporus*. Z. Pilzkd. 42: 57-66.
- v.d.VALK, P., R. MARCHANT & J. G. H. WESSELS (1977) – Ultrastructural localization of polysaccharides in the wall and septum of the Basidiomycete *Schizophyllum commune*. Exptl. Mycology 1: 69-82.
- VOLZ, P. A., C. H. HEINTZ, R. JERSILD & D. J. NIEDERPRUEM (1968) – Synaptinomal complexes in *Schizophyllum commune*. J. Bacteriol. 95: 1476-1477.
- WEISBERG, S. H. & G. TURIAN (1974) – The membraneous type of lomasome (membranosome) in the hyphae of *Aspergillus nidulans*. Protoplasma 79: 377-389.
- WELLS, K. (1964) – The basidia of *Exidia nucleata* I. Ultrastructure. Mycologia 56: 327-349.
- (1977a) – Fine structure of the septal pore apparatus in the lamellae of *Pholiota terrestris*. Second Intern. Mycol. Congr., Abstracts: 731.
- (1977b) – Meiotic and mitotic divisions in the Basidiomycotina. In T. L. RAST & E. M. GIFFORD (eds.), Dowden, Hutchison and Ross Strandsburg, P. A.: 337-374.
- WERGIN, W. P. (1973) – Development of Woronin bodies from microbodies in *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Protoplasma 76: 249-260.
- WILSENACH, R. & M. KESSEL (1965) – On the function and structure of the septal pore of *Polyporus rugulosus*. J. Gen. Microbiol. 40: 397-400.
- WILSON, C. L. & J. R. AIST (1967) – Motility of fungal nuclei. Phytopathology 57: 769-771.

### Abbildungen

Abkürzungen: ak = Außenkappe, at = Artefakt, ce = Centrioläquivalent, chr = Chromatin, er = endoplasmatisches Retikulum, ki = Kinetochor, lo = „Lomasom“, mc = Microbody, mi = Mitochondrium, mt = Mikrotubuli, n = Zellkern, nm = Kernmembran, pa = Parenthesom, sp = Sporenwand, st = Sterigma, sy = synaptischer Komplex, va = Vakuole, ve = Vesikel, Markierung = 1  $\mu$ , GAO = Glutaraldehyd-OsO<sub>4</sub>-Fixierung, KMnO<sub>4</sub> = Fixierung mit KMnO<sub>4</sub>.



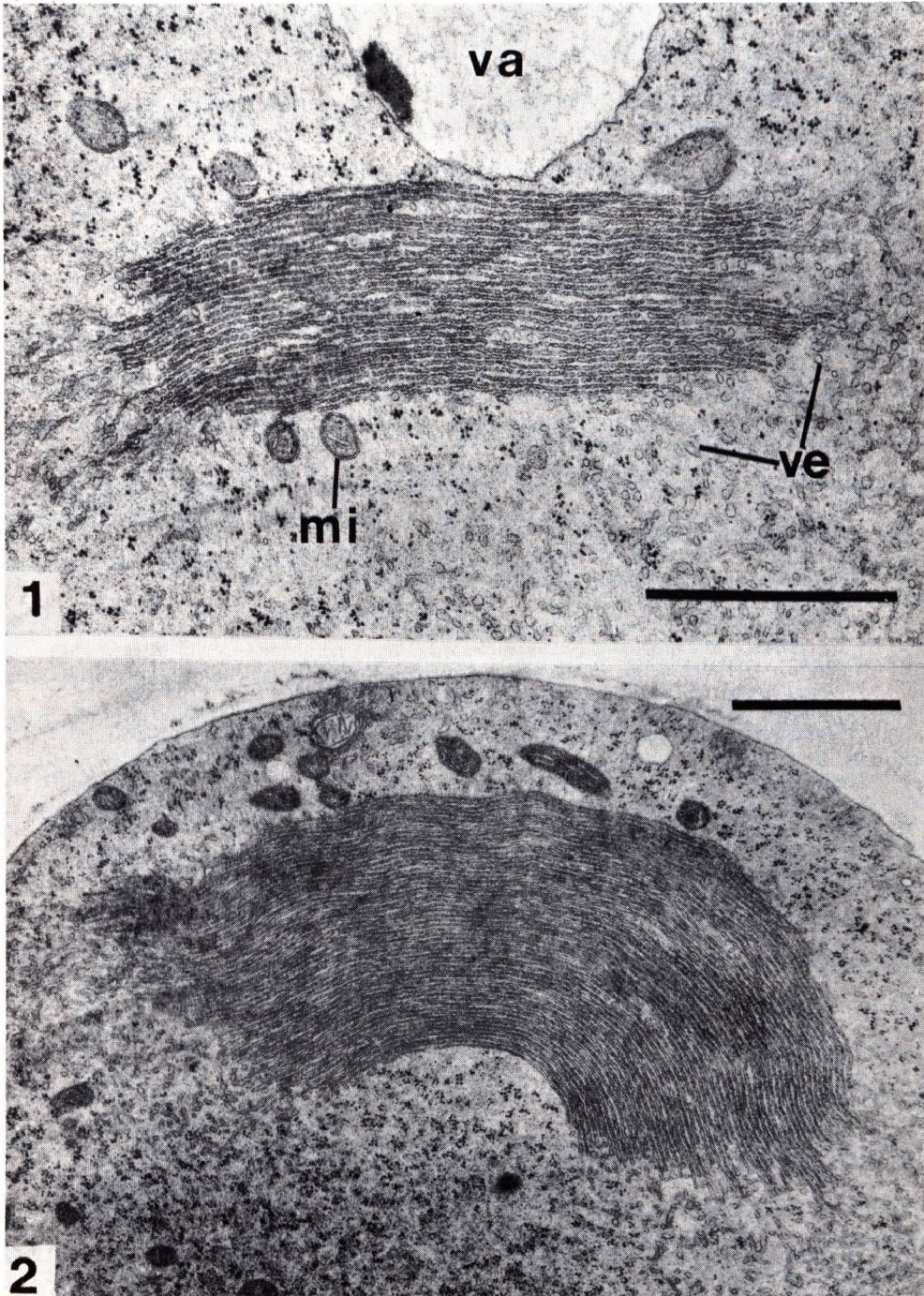


Abb. 1 und 2: *Stropharia rugosoannulata*: Zisternenaggregate in Cystiden eines jungen Fruchtkörpers, Zelle im Längsschnitt, GAO.





Abb. 3: *Stropharia rugosoannulata*: Zisternenaggregat in der Cystide eines ausgewachsenen Fruchtkörpers, Querschnitt durch die Zelle, GAO.



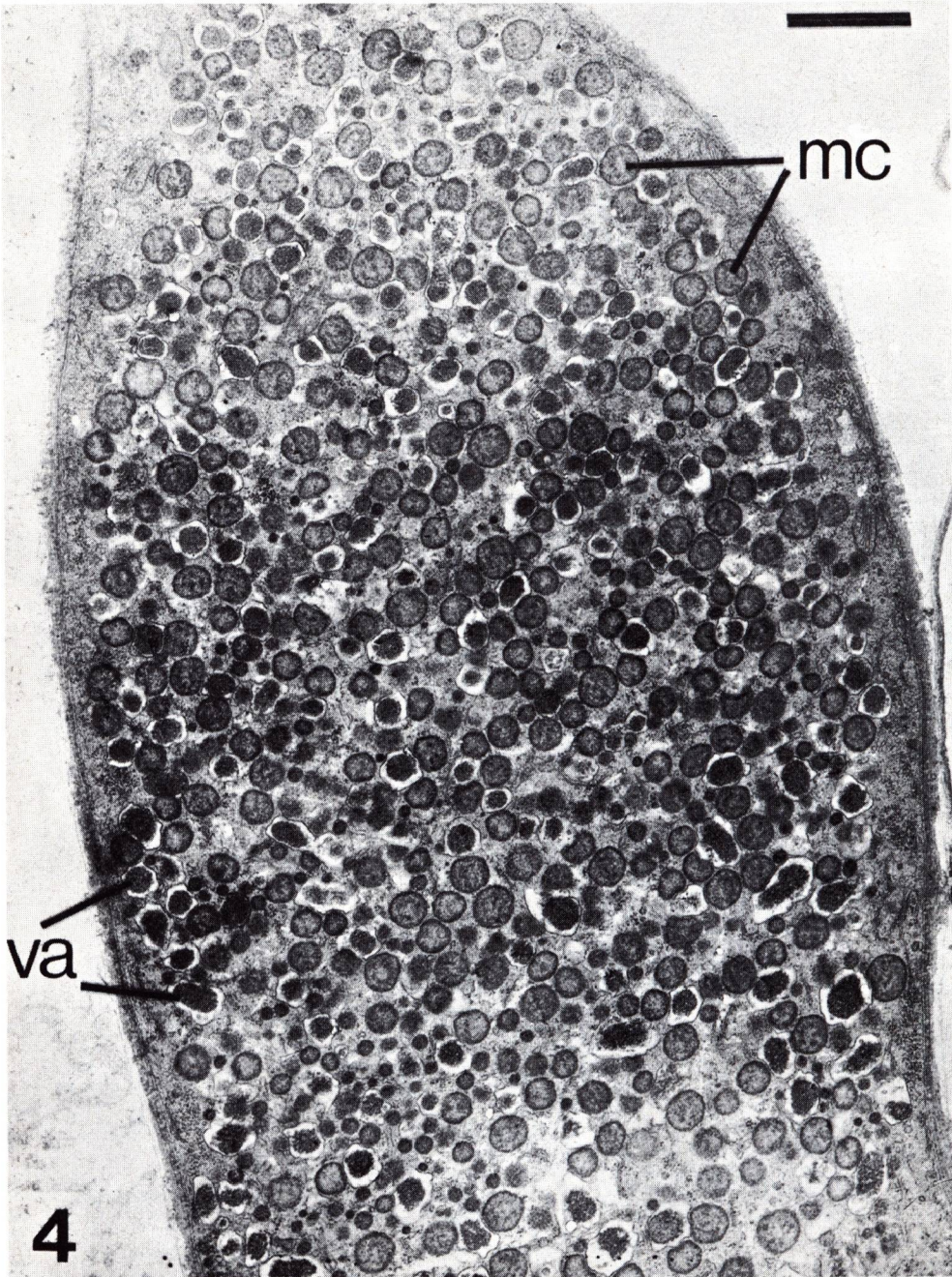


Abb. 4: *Peniophora quercina*: Längsschnitt durch eine Cystide mit Microbodies und Vakuolen, GAO.



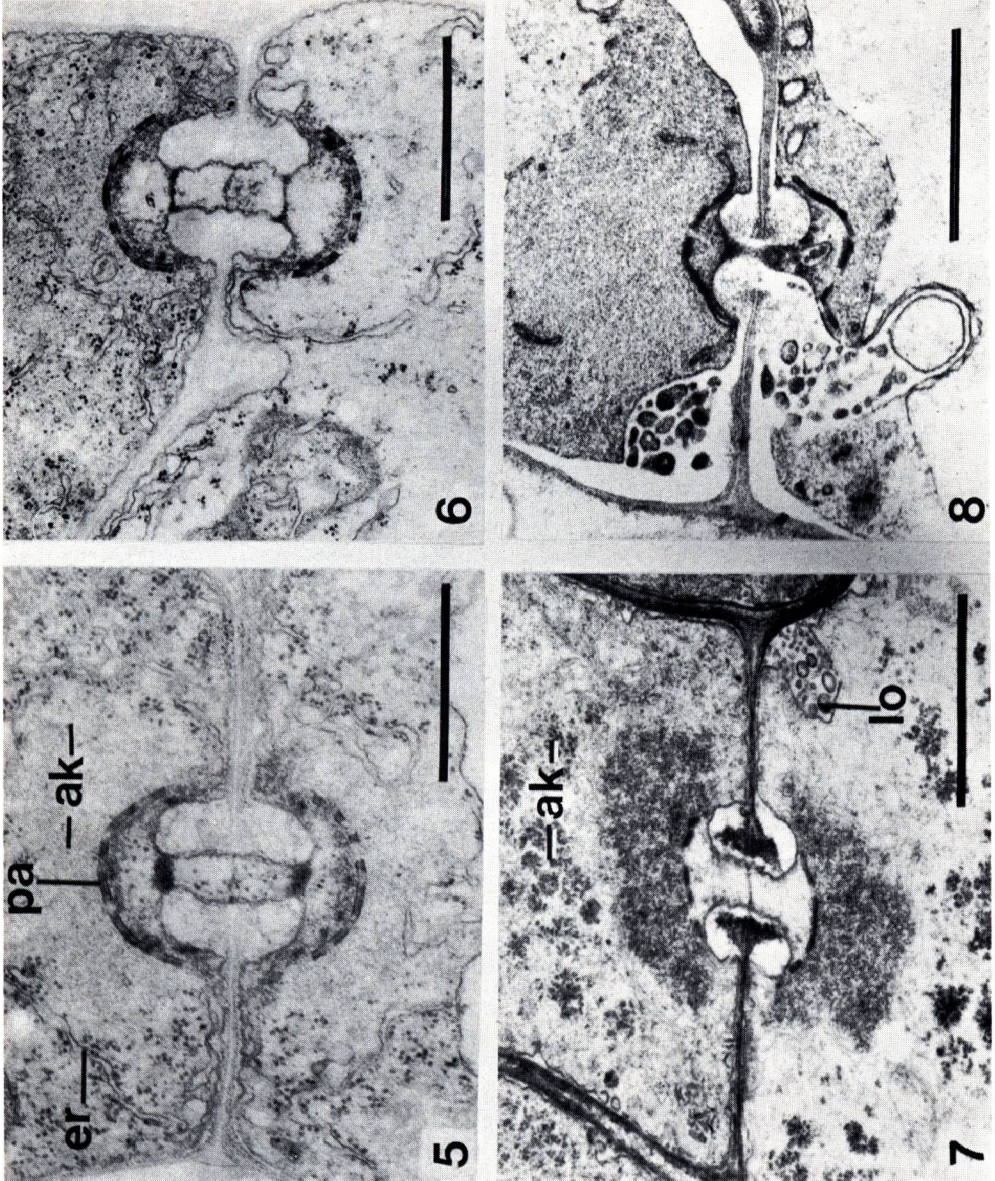


Abb. 5: *Stropharia rugosoannulata*: Dolipore mit Verschlusspfropfen und Außenkappen an der Basis einer Basidie, GAO. (Aufnahme: Arnhild Lederer).

Abb. 6: *Stropharia rugosoannulata*: Dolipore mit Schließhäuten an der Basis einer Basidie, GAO.

Abb. 7: *Agaricus bisporus*: Dolipore mit Schließhaut und dichten Außenkappen an der Basis einer Basidie, GAO.

Abb. 8: *Agaricus bisporus*: Schlecht fixierte Dolipore mit Artefakten: geschrumpftes Cytoplasma und „Lomasomen“,  $\text{KMnO}_4$ .



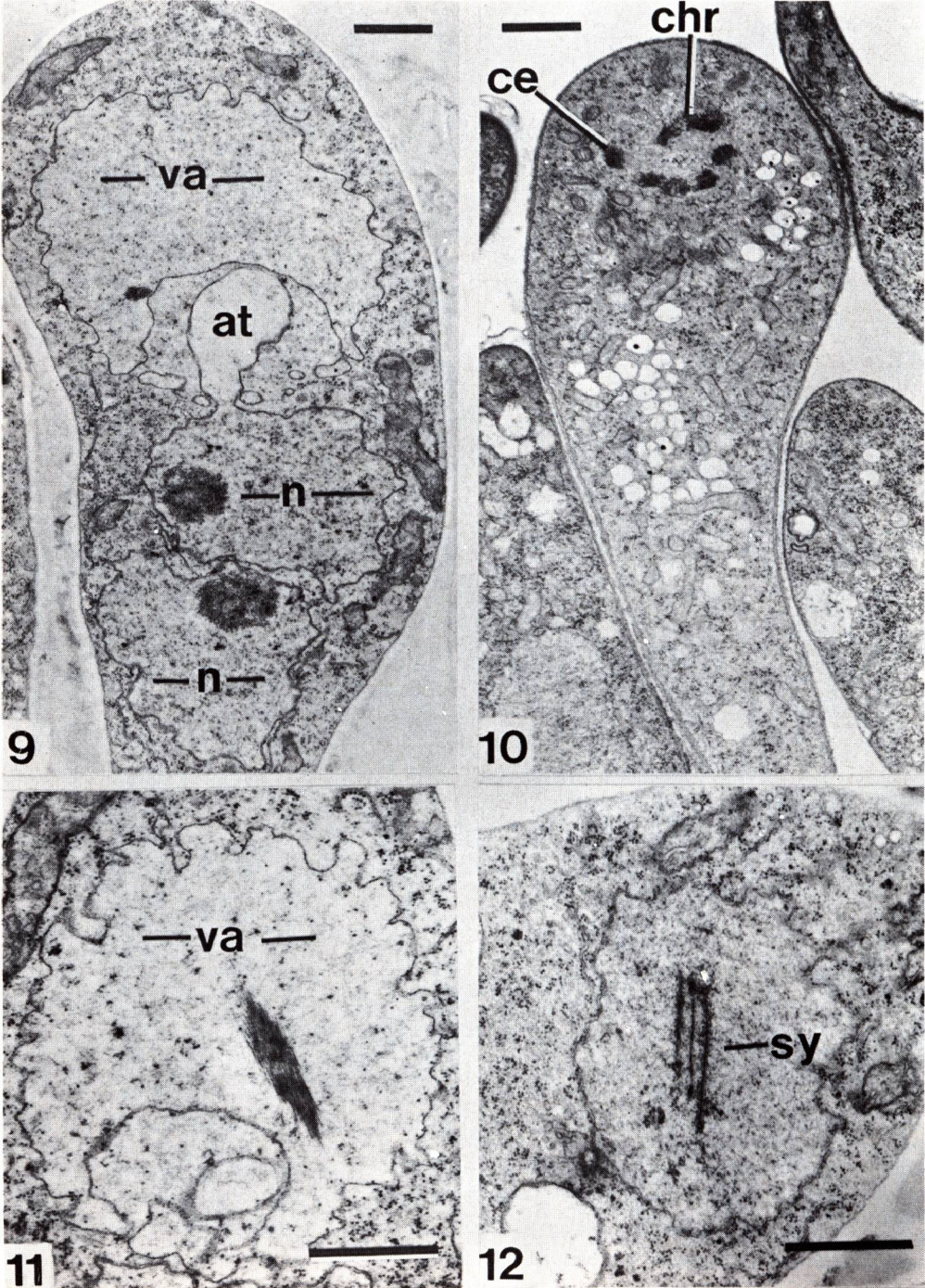


Abb. 9: *Lentinus edodes*: Dikaryotische Basidie im Längsschnitt, Artefakte an der Kernmembran und am Tonoplasten, GAO.

Abb. 10: *Flammulina velutipes*: 1. meiotische Teilung im oberen Teil der Basidie, GAO.

Abb. 11: *Lentinus edodes*: Vakuole einer dikaryotischen Basidie mit fibrillärem Einschluss, der in dieser Form nur bei *Lentinus* gefunden wurde, und deformiertem Tonoplasten, GAO.

Abb. 12: *Lentinus edodes*: Meiose, synaptischer Komplex im Zellkern, GAO.



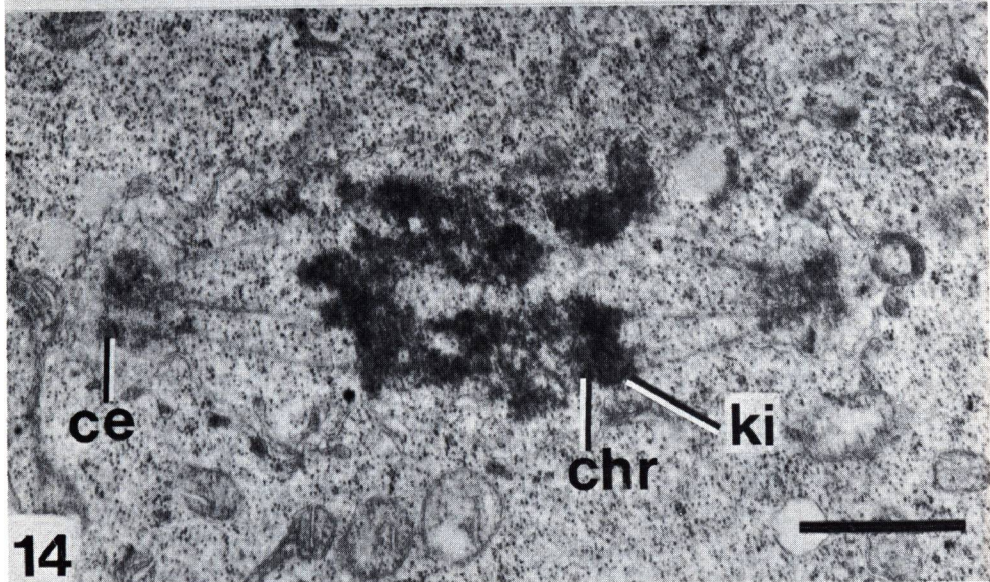
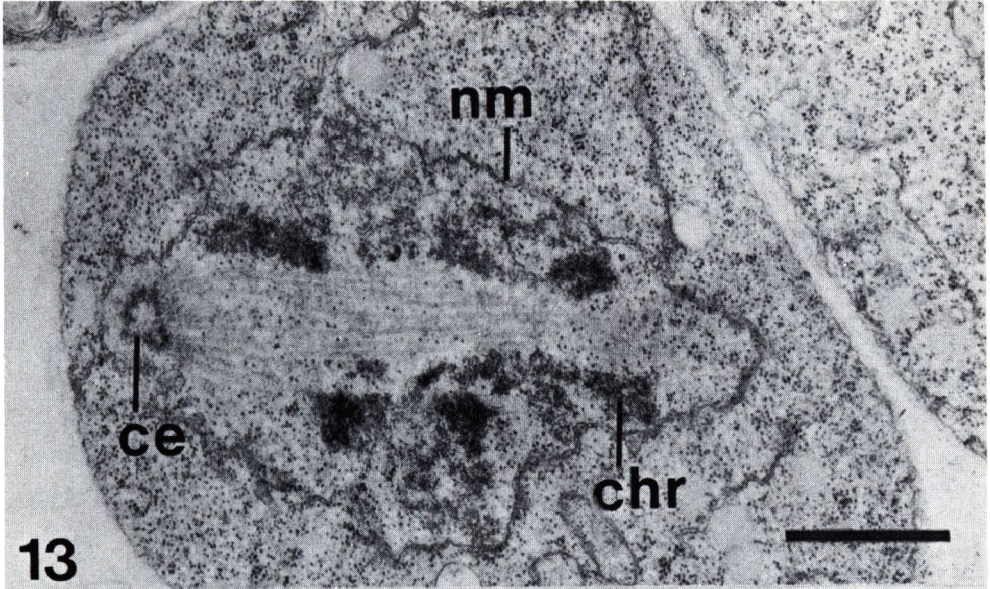
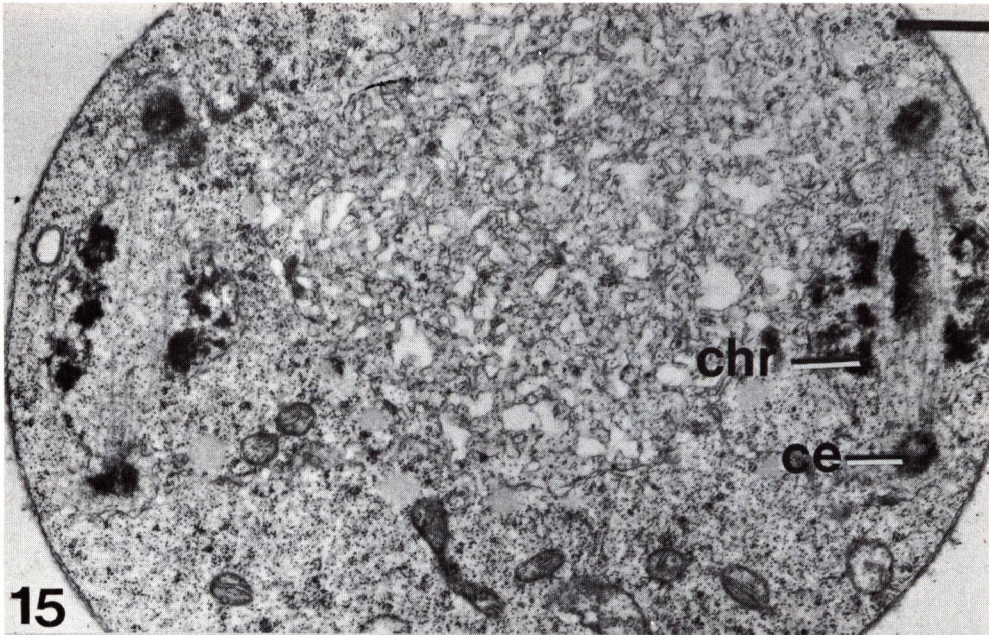


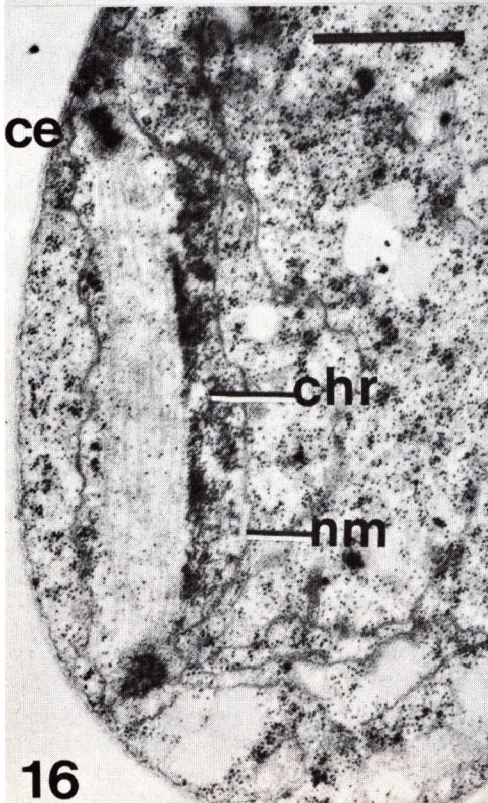
Abb. 13: *Coprinus micaceus*: Basidie im Querschnitt, 1. Meiotische Teilung, Centrioläquivalent und polare Mikrotubuli, die von peripher liegendem Chromatin umgeben sind, im Innern einer geschlossenen Kernmembran (Aufnahme: Arnhild Lederer).

Abb. 14: *Coprinus cinereus*: Basidie im Querschnitt, 1. meiotische Teilung, Schnitt außerhalb der Spindelachse, chromosomale Mikrotubuli an Kinetochoren, GAO.

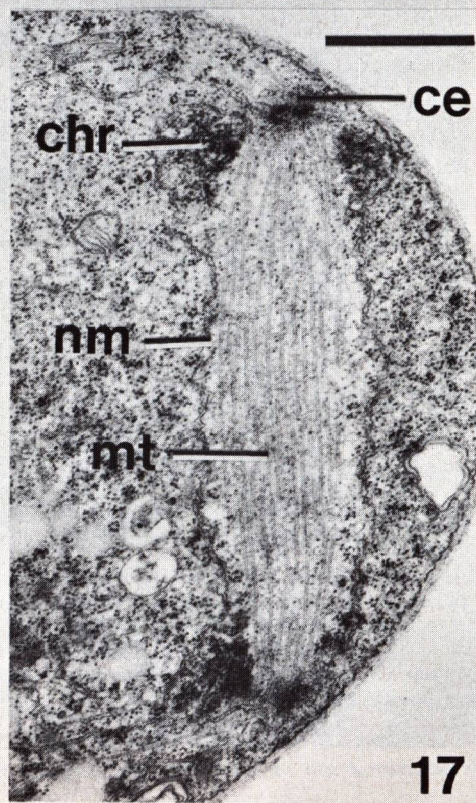




15



16



17

Abb. 15: *Coprinus cinereus*: 2. meiotische Teilung, links ist der Schnitt mehr median, rechts mehr tangential durch die Teilungsfiguren geführt, GAO.

Abb. 16: *Coprinus micaceus*: 2. meiotische Teilung, Centrioläquivalente, polare Mikrotubuli und peripheres Chromatin innerhalb der Kernmembran, GAO.

Abb. 17: *Coprinus micaceus*: 2. meiotische Teilung, späte Anaphase, GAO.



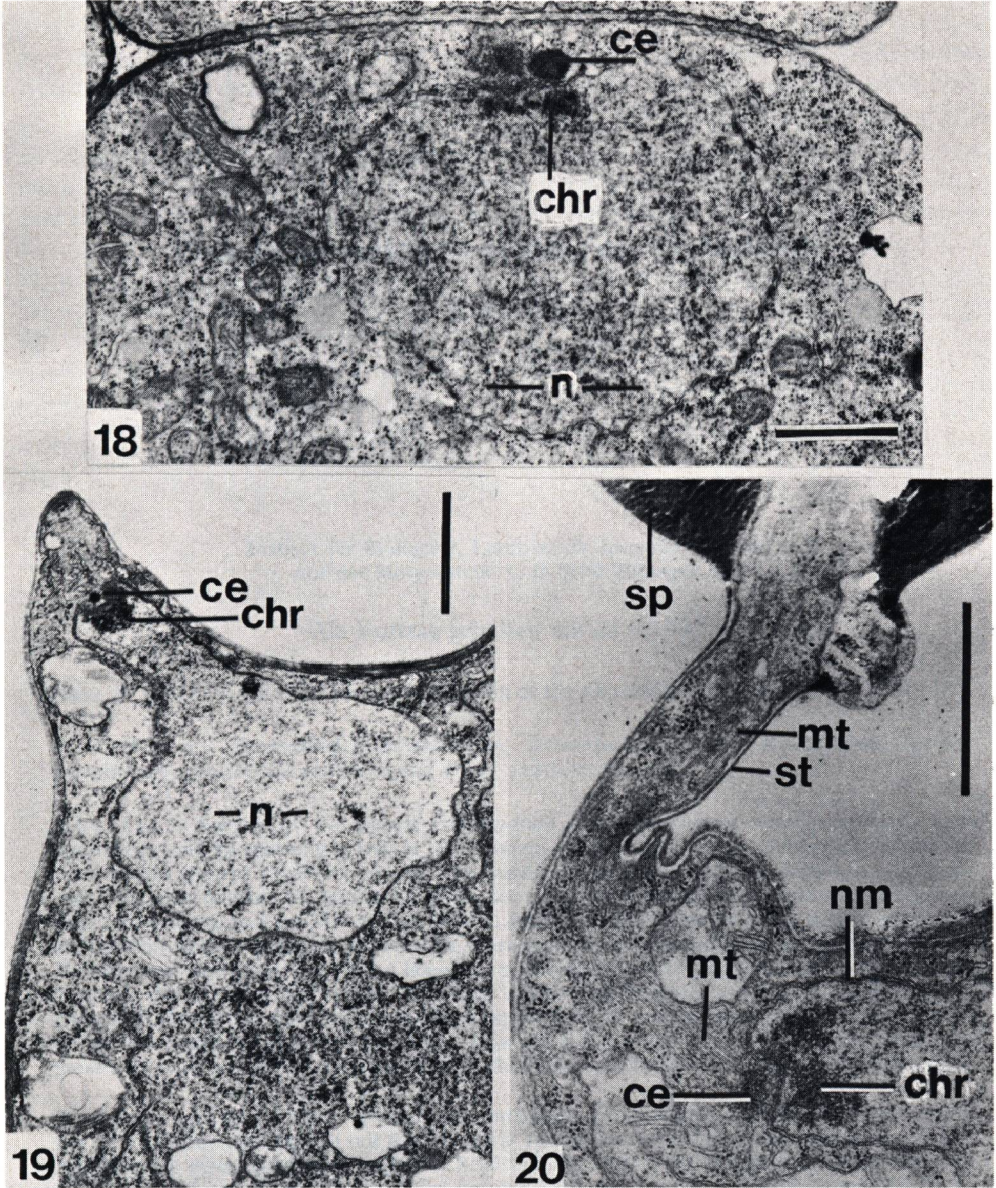


Abb. 18: *Coprinus cinereus*: postmeiotischer Zellkern, Centrioläquivalent außerhalb der Kernmembran, GAO.

Abb. 19: *Stropharia rugosoannulata*: postmeiotischer Kern am Sterigma, Centrioläquivalent und Chromatin an der Spitze des wandernden Kernes, GAO.

Abb. 20: *Stropharia rugosoannulata*: Spitze des wandernden Kernes mit dem Centrioläquivalent außerhalb der Kernmembran. Ein Bündel von Mikrotubuli führt in das Sterigma und in die Spore, GAO.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.  
German Mycological Society

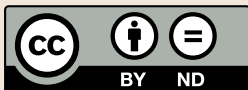
Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

[www.dgfm-ev.de](http://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 Hefreihe 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. Freigibiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.



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

Artikel/Article: [Feinstrukturen bei Basidiomyceten 71-89](#)