Über die systematische Stellung der Exobasidiales[1]

P. BLANZ

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

Als Vortrag gehalten am 28.9.1977

Blanz, P (1978) – On the Taxonomic Position of the *Exobasidiales*. Z. Mykol. 44 (1) 91–107.

Key Words: *Exobasidiales, Exobasidium, Heterobasidiomycetes, Microstroma*, basidial morphology, conidial formation, septal pores, yeast-like budding.

Abstract: Species of the genera *Exobasidium* and *Microstroma* were observed by light microscopy and by scanning as well as transmission electron microscopy. Submersed cultures of these genera showed yeast-like growth. The basidia of the species of *Exobasidium* in most cases had a variable number of spores. In some cases we found forked sterigmata and unregularly distributed sterigmata on top of the basidia. Basidia of *Microstroma* had a similar pattern of distribution of the sterigmata, which were short and pin-like. The cell walls of *Exobasidium* and *Microstroma* were shown to have a lamellar structure. Yeast-like budding cells of *Microstroma juglandis* showed a „collar" at the site of the outgrowing daughter cell. The septa of *Exobasidium* and *Microstroma* are interrupted by a simple hole. In view of these observations the order of the *Exobasidiales* and their taxonomic position is discussed. – Part of this paper has been presented as lecture at the meeting of the „Deutsche Gesellschaft für Mykologie" in Tübingen.

Zusammenfassung: Vertreter der Gattungen *Exobasidium* und *Microstroma* wurden mit dem Lichtmikroskop und mit Raster- sowie Transmissionselektronenmikroskop untersucht. Alle Stämme dieser Gattungen zeigen in Schüttelkultur hefeartiges Wachstum. Die Basidien der *Exobasidium*-Arten tragen meistens eine variable Zahl von Sporen. Es wurden gegabelte Sterigmen und ungleichmäßig auf der Basidie verteilte Sterigmen gefunden. Die Basidien von *Microstroma* besitzen unregelmäßig angeordnete, kurze, stiftartige Sterigmen. Die Zellwandstruktur ist bei *Microstroma* und *Exobasidium* lamellär. Hefeartig knospende Zellen von *Microstroma juglandis* zeigen an der Stelle der auswachsenden Tochterzelle einen „Kragen". Die Septenporen bei *Exobasidium* und *Microstroma* sind einfach gestaltet. Aufgrund dieser Merkmale wird die Ordnung der *Exobasidales* und deren systematische Stellung diskutiert. – Ein Teil dieser Arbeit wurde als Vortrag anläßlich der Tagung der „Deutschen Gesellschaft für Mykologie" in Tübingen vorgestellt.

1) Teil einer Dissertation (Blanz 1977)

Die *Exobasidiales* stellen eine Gruppe von Pilzen dar, die als obligate Parasiten auf höheren Pflanzen, in Europa hauptsächlich auf Ericaceen, leben. Aufgrund der exogenen Sporenbildung wurden sie zu den *Basidiomycetes* und wegen ihrer ungeteilten sporenbildenden Organe zu den *Holobasidiomycetes* gerechnet (Woronin 1867, Saccardo 1888, Donk 1972).

1927 bestätigten Eftimiu und Karbush mit karyologischen Untersuchungen an verschiedenen Arten der Gattung *Exobasidium*, daß in diesen sporenbildenden Organen tatsächlich Karyogamie und Reduktionsteilung ablaufen, daß also echte Basidien vorliegen.

Die *Exobasidiales* unterscheiden sich jedoch von allen anderen Gruppen der *Homobasidiomycetes* durch ihr Parasitieren auf grünen Teilen lebender Pflanzen. Indes gleichen sie in ihrer Fähigkeit zu hefeartigem Wachstum den *Heterobasidiomycetes*. Das hefeartige Wachstum und das Fehlen von Fruchtkörpern bei den *Exobasidiales* veranlaßten v. Arx (1967), die Vertreter dieser Ordnung zusammen mit anderen Gruppen wie u. a. den *Endomycetales, Taphrinales* und *Ustilaginales*, welche die nämlichen Merkmale aufweisen, zur eigenen Klasse der *Endomycetes* zusammenzufassen und sie gleichrangig neben die *Ascomycetes* und die *Basidiomycetes* zu stellen.

Unsicherheit und Schwierigkeit bei der systematischen Einordnung der *Exobasidiales* sind bedingt durch die geringe Zahl an Differentialmerkmalen bei den fruchtkörperlosen Pilzen dieser Gruppe. Dies wirkte sich auch auf die Abgrenzung dieser Ordnung aus. Donk (1956) zählte zu den *Exobasidiaceae* – er wertete sie erst 1966 als eigene Ordnung – neben der Gattung *Exobasidium* Woronin die Gattung *Kordyana* Racib.; eine Zugehörigkeit der Gattungen *Dicellomyces* Olive und *Exobasidiellum* Donk schloß er nicht aus. Die Gattung *Protocoronospora* Atk. & Edgert ordnete Donk aufgrund der morphologischen und karyologischen Untersuchungen von Wolf (1920) zu den *Fungi imperfecti.* Donk (1956) ergänzt: „*Protocoronospora* is congeneric with *Kabatiella* Bubák, *Exobasidiopsis* Karak. and *Pachybasidiella* Bubák & H. Syd." Die Gattung *Microstroma* Niessl wurde 1888 von Schroeter bei den *Exobasidiaceae* eingeordnet. Wolf (1927 und 1929) gelangte durch karyologische Untersuchungen zu der Überzeugung, daß *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc. kein Basidiomycet wäre und stellte diese Art zu den *Fungi imperfecti.* Pires (1928) kam aufgrund gleicher Untersuchungen an derselben Art zur gegenteiligen Auffassung, da sie Schnallen sowie Meiosporangien mit Karyogamie und Reduktionsteilung gefunden hatte.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, neue Kriterien für eine Abgrenzung der Ordnung der *Exobasidiales* sowie für die Festlegung ihrer systematischen Stellung anzuwenden.

Studien des Verhaltens von Pilzen auf künstlichen Nährböden schienen bereits Brefeld (1888) für eine Klärung systematischer Zusammenhänge bei Pilzen sehr geeignet. 1965 veröffentlichten Kobayasi & Tubaki Studien über die Arten der Sporenkeimung bei den Heterobasidiomyceten und *Dacrymycetales*. Hier bot sich ein Vergleich mit der Sporenkeimung bei den *Exobasidiales* an.

Beobachtungen mit dem Transmissionselektronenmikroskop an höheren Pilzen haben Unterschiede in der Feinstruktur bei verschiedenen Pilzgruppen sichtbar gemacht. So fanden Moore & Mc Alear (1962), daß Ascomyceten und Basidiomyceten einen unterschiedlichen Bau der Septenporen aufweisen. Littlefield & Bracker (1971) und Sebald (1977) zeigten außerdem, daß die Septenporen der *Uredinales* nicht dem Bauplan der für Basidiomyceten typischen Doliporen entsprechen. Anderer-

seits wiesen Kreger-van Rij & Veenhuis (1969) auch bei Ascomyceten Doliporen-ähnliche Strukturen der Septenporen nach. Vor diesem Hintergrund wurden von der Struktur der Septenporen bei den *Exobasidiales* ein Hinweis für deren systematische Stellung erwartet.

Auf die Bedeutung der Zellwandschichtung für die Taxonomie bei höheren Pilzen haben Marchant & Smith (1967), Kreger-van Rij & Veenhuis (1971) und Donk (1973) hingewisen. Sie zeigten, daß die Zellwand der Ascomyceten im Transmissionselektronenmikroskop als helle, strukturlose Schicht erscheint, die nach außen von einer dunklen, dünnen Schicht begrenzt wird, während die Zellwand der Basidiomyceten eine lamelläre Struktur aufweist. Unterschiede in der Zellwandbildung bei knospenden Sproßzellen zeigten Marchant & Smith (1967) zwischen Ascomyceten-Hefen und Basidiomyceten-Hefen auf. Während bei ersteren die Zellwand der Mutterzelle gedehnt und die äußere Wandschicht der Tochterzelle wird, wächst bei den Basidiomyceten-Hefen die Zellwand bei der Sprossung nicht mit, sondern reißt auf. Die Tochterzelle erhält hier eine völlig neue Zellwand. Neben der lamellären Zellwandstruktur war hiermit ein Merkmal gegeben, das auch an nicht fruktifizierendem Material über die Zugehörigkeit eines Pilzes zu den Ascomyceten oder Basidiomyceten Auskunft geben konnte.

Für die vorliegende Arbeit standen verschiedene Arten von *Exobasidium* sowie eine Art von *Microstroma* zur Verfügung. Zum Vergleich mit anderen Basidiomyceten wurden jeweils ein Vertreter der *Dacrymycetales* und der *Agaricales* herangezogen.

Material und Methoden

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden folgende Objekte gesammelt: *Calocera cornea* Batsch per Fr.) Fr. (PB 3513)*, *Exobasidium japonicum* Shirai (PB 3684) auf *Azalea* spec. cult., *E. myrtilli* Siegm. (FO 23898* und PB 3385) auf *Vaccinium vitis-idaea L.*, *E. oxycocci* Rostr. (PB 3276 und PB 4151) auf *Vaccinium oxycoccus* L., *E. rhododendri* (Fuck.) Cramer (FO 24040 und PB 3333) auf *Rhododendron ferrugineum* L. und (PB 2857e) auf *Rhododendron intermedium* Tausch, *E. vaccinii* (Fuck.) Woron. (FO 24018) auf *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (PB 3277) auf *Vaccinium macrocarpum* Ait. und (PB 383) auf *Vaccinium uliginosum* L., *E. warmingii* Rostr. (FO 23895) auf *Saxifraga bryoides* L., *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc. (PB 3716 und PB 4142) auf *Juglans regia* L. und *Stropharia semiglobata* (Batsch ex Fr.) Quél. (FO 24133e).

Das gesammelte Frischmaterial wurde für die Rasterelektronenmikroskopie mit 0,1 %–, 1,0 %– und 2,5 %igem Glutaraldehyd in Phosphatpuffer pH 7,2 jeweils mehrere Stunden vorfixiert. Auf das mehrmalige Auswaschen mit Puffer folgte eine Fixierung mit gepufferter 1 %iger OsO_4-Lösung für zwei Stunden bei 4 °C. Nach der Entwässerung mit Äthanol wurden die Proben einer Kritisch-Punkt-Trocknung unterzogen. Die trockenen Proben wurden mit einer Gold-Palladium-Legierung besputtert und in einem S4–10 Rasterelektronenmikroskop der Firma Cambridge ausgewertet.

Für die Transmissionselektronenmikroskopie wurden die Objekte zuerst mit 2,5 %igem Glutaraldehyd in Phosphatpuffer pH 7,2 für zwei Stunden bei +4 °C und anschließend mit 1,5 %iger, wäßriger $KMnO_4$-Lösung 15 bis 30 Minuten bei Raumtemperatur fixiert. Bei der Präparation einer Kultur von *Microstroma juglandis* PB 4142 wurde anstelle des Glutaraldehyds Acrolein verwendet. Auf die Entwässerung mit Äthanol folgte das Einbetten der Proben in ERL nach Spurr (1969). Die Dünnschnitte wurden an einem Reichert Ultramikrotom OmU 3 mit Glas- oder Diamantmesser angefertigt und auf unbefilmte Kupfernetzchen aufgebracht. Die Schnitte wurden mit Bleicitrat nach Reynolds (1963) kontrastiert. Die Auswertung wurde mit einem Zeiss EM 9S-2 vorgenommen.

Von den Stämmen *Exobasidium myrtilli* FO 23898, *E. oxycocci* PB 3276, *E. rhododendri* PB 2857e, *E. vaccinii* PB 383, *Kabatiella microsticta* CBS 342.66 und *Microstroma juglandis* PB 4142

* FO = Herbarium F. Oberwinkler, Tübingen; PB = Herbarium P. Blanz, Tübingen.

wurden mit dem synthetischen Medium I nach Sundström (1964) Submerskulturen angezogen und auf einer Schüttelmaschine mehrere Tage inkubiert. Die sprossenden Zellen wurden sodann im Lichtmikroskop mit Phasenkontrast beobachtet.

Ergebnisse

Bei der Gewinnung von Sproßzellen in belüfteten Flüssigkulturen wurden die Beobachtungen Brefelds (1888) bestätigt, daß Zellen von *Exobasidium vaccinii* (Fuck.) Woron. in Wasser bzw. in Nährlösung ein Mycel, an der Luft aber Konidien bilden. Die gut belüfteten Schüttelkulturen aller untersuchter Arten der Gattungen *Exobasidium* und *Microstroma* wuchsen hefeartig. Dabei ließen sich drei Formenkreise feststellen, die den einzelnen Gattungen zuzuordnen waren:

1. Exobasidium

Untersucht wurden hierbei Schüttelkulturen von *Exobasidium myrtilli* FO 23898, *E. oxycocci* PB 3276, *E. rhododendri* PB 2857e und *E. vaccinii* PB 383. Für diese Arten ergab sich ein nahezu gleichartiges Bild (Fig. 1, a–d). In allen untersuchten Fällen gab es septierte Organe, welche terminal und/oder lateral Konidien abzugliedern

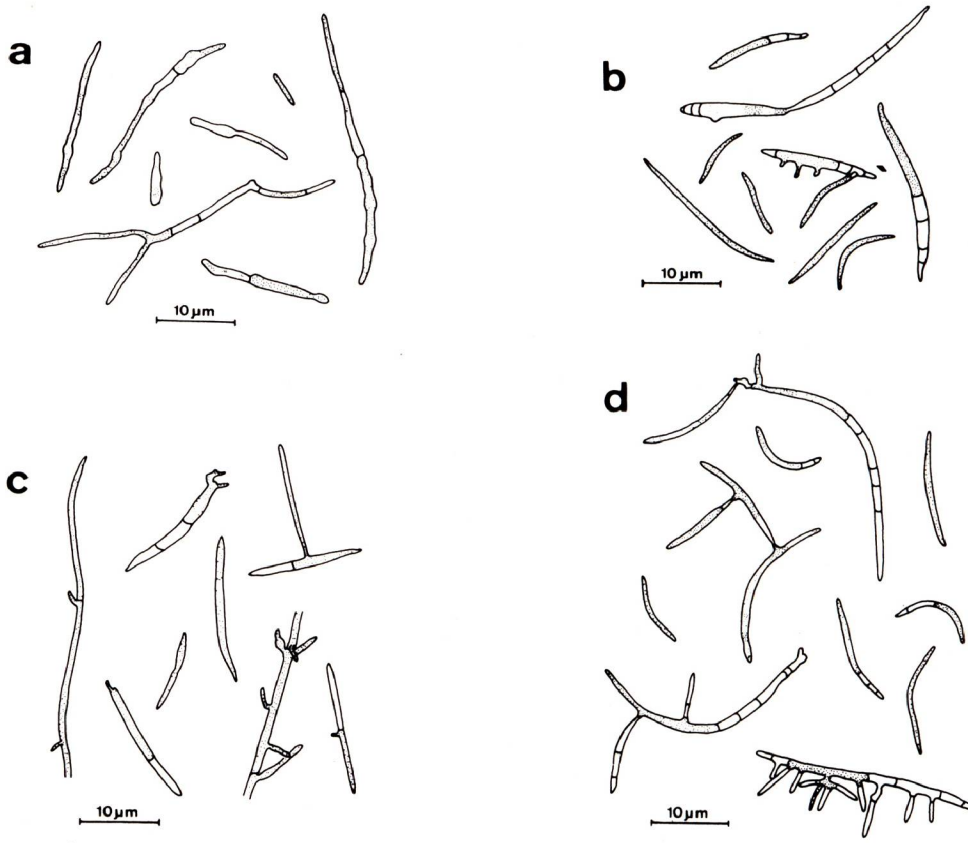


Fig. 1, a–d: Sproßzellen, a: *Exobasidium myrtilli* FO 23898, b: *E. oxycocci* PB 3276, c: *E. rhododendri* PB 2857e, d: *E. vaccinii* PB 383

vermögen. Diese Konidien sind lang und schmal und mehr oder weniger deutlich sichelförmig gebogen. Wegen der Gleichartigkeit ließen sich die untersuchten Schüttelkulturen nur der Gattung *Exobasidium*, nicht aber bestimmten Arten dieser Gattung zuordnen.

2. Microstroma juglandis

Die Zellen der drei untersuchten Stämme von *Microstroma juglandis* PB 1864, PB 3716 und PB 4142 sind in Schüttelkultur oval bis eiförmig, zeigen Sprossung, und bilden keine Keimschläuche.

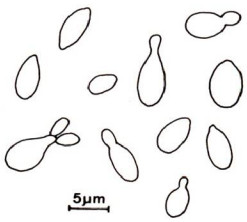


Fig. 2: Sproßzellen von *Microstroma juglandis* PB 4142

Eine vergleichende Betrachtung der Basidien verschiedener Arten von *Exobasidium* mit dem Rasterelektronenmikroskop bestätigte die bereits aus der Lichtmikroskopie bekannte Tatsache, daß die Zahl der Sterigmen je Basidie innerhalb der Gattung *Exobasidium* und auch innerhalb einer Art stark variiert. So zeigen nebeneinanderstehende Basidien von *Exobasidium japonicum* PB 3684 vier, fünf und sechs Sterigmen (Abb. 1) und die von *E. rhododendri* FO 24040 acht, neun und zehn Sterigmen (Abb. 2). Dabei waren die Sterigmen nicht mehr alle in einem Kreis angeordnet (Abb. 3). Bei *E. oxycocci* PB 4151 kamen neben Basidien mit zwei Sterigmen (Abb. 4) auch solche mit drei Sterigmen vor. In einem Fall wurde hier eine Basidie mit einem normalen und einem gegabelten Sterigma gefunden (Abb. 5). Ein gegabeltes Sterigma war auch bei *E. japonicum* PB 3684 aufgefallen (vgl. Abb. 1, Pfeil), daneben aber auch eine Basidie, bei welcher zwei Sterigmen sehr eng beieinander standen (Abb. 6). Bei *E. vaccinii* FO 24018 waren Basidien mit vier und fünf Sterigmen vorhanden, während *E. myrtilli* FO 23898 nur jeweils vier Sterigmen aufwies (Abb. 7). Die Entwicklung der Basidiosporen der verschiedenen untersuchten *Exobasidium*-Arten verlief nicht einheitlich. Die Septierung der Basidiosporen erfolgte bei *E. myrtilli* FO 23898 noch auf den Basidien (vgl. Abb. 7); in den meisten anderen Fällen dagegen wurde sie erst nach dem Abwurf der Sporen von der Basidie sichtbar. Eine Septierung der Basidiosporen scheint der Konidienbildung immer vorauszugehen. War diese Septierung bei konidienbildenden Sporen von *E. oxycocci* PB 4151 äußerlich kaum sichtbar (Abb. 8), so erscheint sie bei *E. warmingii* FO 23895 sehr deutlich (Abb. 9). Bei *E. vaccinii* FO 24018 wurden offensichtlich mindestens zwei Septen eingezogen, wobei der entstehende mittlere Abschnitt kollabierte und nur die äußeren Abschnitte zur Konidienbildung befähigt waren (Abb. 10). Die Konidien entstanden dann an einem sterigma-ähnlichen Auswuchs eines Sporenabschnittes (Abb. 11).

Bei den lichtmikroskopischen wie bei den rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen verschiedener *Exobasidium*-Arten zeigte sich als gemeinsames Merkmal die für die Vertreter der *Exobasidiales* typisch nach innen gekrümmten Sporen auf den Basidien (vgl. Abb. 2).

Microstroma juglandis PB 3716 bot ein anderes Bild. Die Basidien standen nicht wie bei den *Exobasidium*-Arten mehr oder weniger gleichmäßig verteilt auf der Blattoberfläche, sondern brachen in Büscheln aus den Spaltöffnungen hervor (Abb. 12).

Bei den *Exobasidium*-Arten entwuchsen die Sporen den Basidien über gerade, kräftige Sterigmen, die in der unteren Hälfte ihren größten Durchmesser erreichten (Abb. 3, 4 und 6). Waren nur zwei Sterigmen vorhanden, so waren diese besonders kräftig ausgebildet (Abb. 4). Bei *Microstroma juglandis* PB 3716 fanden sich nur unregelmäßig angeordnete, warzenförmige Aufwölbungen am Scheitel der Basidien, auf welchen die Sporen saßen (Abb. 13, Pfeil).

Der Aufbau der Septenporen wurde mit dem Transmissionselektronenmikroskop an eingebettetem Frischmaterial untersucht. Bei *Stropharia semiglobata* FO 24133e wurden in Erlenmeyerkolben gezogene Fruchtkörper verwendet. *Stropharia semiglobata* FO 24133e besaß typische Doliporen, bei welchen die Querwände an den Porenrändern stark erweitert und die Poren an beiden Seiten mit durchbrochenen Porenkappen (Parenthesome) umgeben waren (Abb. 15). Bei *Calocera cornea* PB 3513 lagen Doliporen vor, deren Parenthesome keine Durchbrechungen aufwiesen (Abb. 16). Auch schien hier das endoplasmatische Retikulum (ER) nicht direkt mit der Porenkappe verbunden zu sein. Es lag vielmehr zwischen den Porenkappen und grenzte einen kleineren Raum zu beiden Seiten des Doliporus ab als die Porenkappen.

Bei den untersuchten *Exobasidium*-Arten war keine Ähnlichkeit mit Doliporen zu finden. Wandverdickungen an den Porenrändern und Porenkappen fehlten. Bei *Exobasidium vaccinii* PB 3277 waren Septen mit einem zentralen Loch zu finden (Abb. 17). Die Septen waren an den Porenrändern abgerundet. Eine dünne, helle Mittelschicht schien Septum wie Porus zu durchziehen. *E. rhododendri* FO 24040 wies ebenfalls Septen mit zentralem Porus und abgerundetem Rand auf, zeigte aber zusätzlich eine Differenzierung des ER im Porenbereich (Abb. 18). Inmitten des Septenporus lag hier zudem ein dunkler Pfropf. Derartige Septenporen wurden außerdem bei *E. myrtilli* FO 23898 und PB 3385, bei *E. rhododendri* PB 3333 und bei *E. japonicum* PB 3684 gefunden. Die dünne, helle Mittelschicht war in allen Fällen vorhanden, ebenso ER entlang der Septen und am Porus.

Die bei *Microstroma juglandis* PB 3716 gesehenen Septenporen (Abb. 19) entsprachen dem bei den *Exobasidium*-Arten vorliegenden Porentyp. Eine klar begrenzte helle Mittelschicht wurde nicht festgestellt. Die Poren waren in mehreren Fällen mit Cytoplasma-Material gefüllt.

In der Zellwand von *Microstroma juglandis* PB 3716 ist eine Abfolge mehrerer Schichten deutlich erkennbar (vgl. Abb. 14). Diese lamelläre Struktur behält sie auch im Septum bei. Bei allen untersuchten Arten der Gattung *Exobasidium* lag ebenfalls eine lamelläre Zellwandstruktur vor.

Zellen von *Microstroma juglandis* PB 4142 in Schüttelkulturen vermehrten sich durch Sprossung. Dünnschnitte durch Zellen zeigten, daß die Sprossung mit dem Aufreißen der Zellwand eingeleitet wurde. Die Zellwand der Mutterzelle erscheint an der Aufrißstelle als Büschel von einzelnen Lamellen (Abb. 14).

Diskussion

Der Vergleich von Vertretern der Gattungen *Exobasidium* und *Microstroma* zeigt, daß deren Sproßzellen morphologisch gut unterscheidbar sind. Während *Microstroma juglan-*

dis (Bereng.) Sacc. rundliche bis ovale Sproßzellen besitzt, bilden *Exobasidium*-Arten lange, schmale, mehr oder weniger sichelförmig gebogene, bisweilen septierte Konidien, an denen gleichzeitig mehrere neue Konidien auswachsen können. Diese Konidien der *Exobasidium*-Arten sind denen mancher Vertreter der *Ustilaginales* und der *Dacrymycetales* so sehr ähnlich, daß sie morphologisch nicht von diesen zu unterscheiden sind.

In der Art der Konidienbildung gibt es zwischen *Exobasidium*-Arten und den *Dacrymycetales* weitere Ähnlichkeiten. Kobayasi & Tubaki (1965) beschreiben bei *Heterobasidiomycetes* und den *Dacrymycetales* vier Typen der Konidienbildung. Während sie eine „germination by long germ tubes" (Typ 1) bei allen von ihnen untersuchten Organismen vorfinden, erkennen sie eine „germination by repetition" (Typ 2) nur bei Vertretern der *Heterobasidiomycetes*, nicht aber bei den *Dacrymycetales*. Die letztere Gruppe zeigt „conidial formation" (Typ 3), was die Autoren folgendermaßen charakterisieren: „In destilled water, the conidia are formed in clusters or singly on short sterigmata (germ tubes) from basidiospores or sections of them." Dieser „*Dacrymyces*-Typ" der Konidienbildung tritt auch bei einigen *Heterobasidiomycetes* auf. „Yeast – like budding" (Typ 4) finden Kobayasi und Tubaki bei Vertretern der *Septobasidiaceae, Sirobasidiaceae* und *Tremellaceae.*

Die Konidienbildung bei *Exobasidium*-Arten (Abbildungen 8 bis 11) läßt sich ohne weiteres als der von Kobayasi und Tubaki beschriebene „*Dacrymyces*-Typ" ansprechen. Die Übereinstimmung betrifft dabei sowohl die kurzen Fortsätze, an denen die Konidien in beiden Fällen gebildet werden, als auch die Septierung der Basidiosporen.

Die Form der Basidie nimmt als systematisches Merkmal in nahezu allen taxonomischen Abhandlungen über Basidiomyceten eine Schlüsselstellung ein. Sie ist das Kriterium für die Zugehörigkeit eines Basidiomyceten zu den Phragmo- oder Holobasidiomyceten. Bereits Woronin (1867) erkannte, daß die Basidien von *Exobasidium vaccinii* (Fuck.) Woron. ungeteilt sind. Dies gilt auch für alle anderen Vertreter der *Exobasidiales*. Sie werden deshalb zu den *Holobasidiomycetes* gerechnet.

Die Sterigmen der meisten Basidiomyceten mit Ausnahme der gastroiden sind hornförmig gekrümmt (Corner 1950, Eriksson 1958, Oberwinkler 1965). Die untersuchten *Exobasidium*-Arten zeigen dagegen kräftige, gerade Sterigmen, deren breiteste Stelle nicht an der Basis, sondern in der unteren Hälfte ist. Bei Basidien mit nur zwei Sporen sind die Sterigmen besonders kräftig ausgebildet. Möglicherweise gibt es einen Zusammenhang zwischen den Basidien mit zwei Sterigmen von *Exobasidium* und den „Stimmgabel-Basidien" der *Dacrymycetales.*

Microstroma juglandis (Bereng.) Sacc. weist dagegen kurze, stiftförmige Sterigmen auf, die noch am ehesten mit den geraden Sterigmen von gastroiden Basidiomyceten verglichen werden können. Der Unterschied zwischen den Sterigmen bei *Exobasidium* und *Microstroma* läßt Zweifel aufkommen, ob die Einordnung von *Microstroma* in die Familie der *Exobasidiaceae* sinnvoll ist.

Bei allen untersuchten *Exobasidium*-Arten ist eine variierende Sterigmenzahl die Regel. Dennoch lassen sich Arten mit vielen (*Exobasidium rhododendri*) oder wenigen (*E. oxycocci*) Sterigmen pro Basidie unterscheiden. Der größte Teil dieser Arten besitzt jedoch zwischen drei - und sechs Sterigmen. Als systematisches Kriterium erscheint deshalb die Zahl der Sterigmen pro Basidie für die meisten Arten der Gattung *Exobasidium* unbrauchbar. Bei den meisten anderen Arten der Basidiomyceten ist dagegen die Zahl der Sterigmen konstant. Aus dem Grenzbereich zwischen Hetero- und Homobasi-

diomyceten sind jedoch mehrere Fälle bekannt, bei welchen auch in ein und derselben Aufsammlung Basidien mit unterschiedlicher Sterigmenzahl vorkommen (Oberwinkler 1965). Die Tatsache, daß die Sterigmenzahl bei den meisten untersuchten Arten der Gattung *Exobasidium* nicht fixiert ist, deutet auf eine Stellung dieser Gruppe im Grenzbereich zwischen Hetero- und Homobasidiomyceten.

Oberwinkler (1965) fand bei *Sebacina vermifera* Oberwinkler, *Tulasnella inclusa* M. P. Christ und *Uthatobasidium fusisporum* (Schroet.) Donk, alle drei zu den Heterobasidiomyceten gehörend, bifurcate Sterigmen. Der Grund für diese Erscheinung ist nach seiner Interpretation eine „Sekundärsporenbildung", die nicht erst in den Sporen, sondern noch in den Basidien stattfindet. So entstehen in den genannten Fällen statt vier im Idealfall acht Sporen pro Basidie.

Bei *Exobasidium japonicum* Shirai sind ebenso wie bei *E. oxycocci* Rostr. bifurcate Sterigmen gefunden worden. In beiden Fällen ist aber nur jeweils eines von vier bzw. zwei Sterigmen bifurcat. Bei *Exobasidium japonicum* ist außerdem eine Basidie mit drei Sterigmen gesehen worden, bei welcher zwei Sterigmen eng beieinander stehend sich dem dritten gegenüber befinden. Eine Interpretation im Sinne Oberwinklers kann auch hier erwogen werden. Allerdings muß hier anstelle einer noch in der Basidie ablaufenden Sekundärsporenbildung eine analoge Konidienbildung zugrundegelegt werden. Das Auftreten von gegabelten wie ungleichmäßig verteilten Sterigmen dürfte auch im Zusammenhang mit der nicht fixierten Zahl von Sterigmen zu sehen sein. Ob und inwieweit sich diese beiden Erscheinungen gegenseitig bedingen, läßt sich mit den bisherigen Befunden nicht klären.

Bei *Exobasidium rhododendri* (Fuck.) Cramer auf *Rhododendron ferrugineum* L. wie auf *Rhododendron intermedium* Tausch wurden neben den mehr oder weniger kreisförmig angeordneten Sterigmen noch ein oder zwei innerhalb dieses Kreises stehende Sterigmen gefunden, die ebenso Sporen trugen. Eine vergleichbare Erscheinung ist uns von anderen Basidiomyceten bisher nicht bekannt. Allerdings liegt die Zahl der Sterigmen bzw. Sporen pro Basidie mit acht bis zehn außergewöhnlich hoch. Da aber auch von insgesamt nur acht Sterigmen zwei zentral stehen können, in anderen bekannten Fällen wie bei den Arten der Gattung *Botryobasidium* acht Sterigmen regelmäßig in einem Kreis stehen, scheinen hohe Sterigmenzahl und Anordnung der Sterigmen nicht ursächlich miteinander verknüpft zu sein. Dieses Merkmal belegt eine weitere Variationsmöglichkeit im Bereich der Sporenbildung bei den *Exobasidiales.*

Bei Untersuchungen der Feinstruktur fanden Moore & McAlear (1962) bei Asco- und Basidiomyceten unterschiedliche Septenporen. Bei den Ascomyceten verjüngt sich das Septum zu einer zentralen Öffnung hin, bei den Basidiomyceten erweitert sich das Septum und bildet eine ringförmige Anschwellung um den zentralen Porus. Zu beiden Seiten wird diese Anschwellung von Kappen aus ER umgeben.

Der Septenporus von *Stropharia semiglobata* (Batsch ex Fr.) Quél. stimmt mit dem bei Moore & McAlear beschriebenen Doliporus überein. Neben der ringförmigen Anschwellung um den Porus weist er auch die durchbrochenen Porenkappen auf. Der Septenporus von *Calocera cornea* (Batsch per Fr.) Fr. ist dem vorhergehenden ähnlich, doch sind dessen Porenkappen nicht perforiert. Flegler et al. (1976) haben im vegetativen Mycel von *Dacrymyces stillatus* Nees ex Fr. ebenfalls durchgehende Porenkappen, im Hymenium desselben Pilzes jedoch Porenkappen mit einem zentralen Loch gefunden. Der Beleg für den letzten Fall erscheint aber nicht überzeugend.

Untersuchungen von Oberwinkler (1977a) und eigene Studien an einer Reihe von Hetero- und Homobasidiomyceten deuten darauf hin, daß die Porenkappen der Homobasidiomyceten durchbrochen, die der Heterobasidiomyceten häufig dagegen nicht perforiert sind. Daß die *Dacrymycetales* in diesem Merkmal den Heterobasidiomyceten gleichen, verdient besonderes Interesse.

Innerhalb der Basidiomyceten wurden bei den *Uredinales* Septenporen gefunden, deren Septen sich zum zentralen Porus hin verjüngen und die keine Porenkappen aufweisen (Ehrlich et al. 1968, Littlefield & Bracker 1971, Sebald 1977). Sie gleichen in ihrem Bauplan den Septenporen der Ascomyceten.

Die untersuchten *Exobasidium*-Arten und *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc. sind im Aufbau ihrer Septenporen einheitlich. Die Septen sind bis zum zentralen Porus gleich dick, der Porenrand ist abgerundet. Porenkappen fehlen, doch ist oftmals ER um den Porus angesammelt. Gelegentlich ist ein Porus mit ER verschlossen. Diese Charakterisierung findet bisher keine Parallele. Eine Ähnlichkeit besteht allenfalls mit den Septenporen bei manchen *Uredinales*, wenn man von der Verjüngung ihrer Septen zum Zentralporus hin absieht.

Ein feinstrukturelles Merkmal von systematischem Wert für die Unterscheidung von Asco- und Basidiomyceten fanden Marchant & Smith (1967) in der Struktur der Zellwand. Der Zellwand der Ascomyceten mit einer hellen, dicken, strukturlosen inneren und einer dunklen, dünnen äußeren Schicht entspricht bei den Basidiomyceten eine Zellwand, die lamelläre oder granuläre Struktur aufweist. Kreger-van Rij & Veenhuis (1971) untersuchten die Zellwandstruktur einer größeren Zahl verschiedener Basidiomyceten-Hefen und verglichen die Befunde mit dem Aufbau von Ascomyceten-Zellwänden. Dabei bewährte sich dieses Merkmal vorzüglich für die Klassifizierung der Hefen in Asco- und Basidiomyceten-Hefen. Sie wiesen auch darauf hin, daß der bei Hefen gefundene Zellwand-Typ auch bei Hyphen derselben Pilzgruppe anzutreffen ist.

Bei den eigenen Untersuchungen wurden bei *Stropharia semiglobata* und *Calocera cornea* ebenso lamelläre Zellwände nachgewiesen wie für verschiedene Arten der *Exobasidiales* (vgl. Abbildungen 15 bis 19, und Blanz 1974). Bei *Microstroma juglandis* ist die lamelläre Schichtung der Zellwände bei interzellulären Hyphen im Wirt und bei Sproßzellen einer Schüttelkultur gleichermaßen zu sehen.

Besonders deutlich zu erkennen ist diese Zellwandstruktur an den „Kragen" der knospenden Sproßzellen von *Microstroma juglandis*. Diese Kragenbildung tritt zu Beginn der Knospung auf, wenn eine Mutterzelle an einer Stelle auszuwachsen beginnt und die Zellwand dabei aufplatzt. Dieser Kragen erscheint im elektronenmikroskopischen Bild als Lamellen-Büschel und stellt nichts anderes dar als die in ihre einzelnen Schichten aufgesplitterte Zellwand. Diese Kragen bleiben auch nach der Ablösung der neu gebildeten Knospen und nach der Ergänzung der Zellwand der Mutterzelle deutlich sichtbar.

Marchant & Smith (1967) beschrieben den gleichen Vorgang bei Sproßzellen von *Rhodotorula glutinis* (Fres.) Harrison. Kreger-van Rij & Veenhuis (1971) ergänzten diese Studien durch eigene Beobachtungen an dem gleichen Objekt. Bandoni & Bisalputra (1971) fanden einen analogen Ablauf der Sprossung bei *Tremella mesenterica* Haplonten. Die Sprossung bei den Ascomyceten-Hefen verläuft dagegen nach einem anderen Schema (Marchant & Smith 1967). Hier reißt die Zellwand bei der Knospung nicht auf, sondern dehnt sich aus und wächst mit der Knospe mit. Sie wird ein Teil der Zellwand der Tochterzelle.

Die lamelläre Zellwandstruktur und die mit dem Aufreißen der Zellwand verbundene Knospung weisen *Microstroma juglandis* als Basidiomyceten aus. Der übereinstimmende Bau der Septenporen bei *Microstroma* und *Exobasidium* mag eine Zusammengehörigkeit der beiden Gruppen nahelegen. Indes scheint der Unterschied im Bau der Basidien und insbesondere die Form der Sterigmen einen Ausschluß von *Microstroma juglandis* zumindest aus der Familie der *Exobasidiaceae* zu rechtfertigen. Ob *Microstroma* als eigene gastroide Gruppe innerhalb der *Exobasidiales* verstanden werden kann, oder ob es gänzlich aus dieser Ordnung genommen werden muß, kann erst nach einer besseren Kenntnis bisher noch ungenügend untersuchter Gruppen der *Exobasidiales* wie der *Brachybasidiales* und *Cryptobasidiales* geklärt werden.

Der Rang einer eigenen Ordnung der *Exobasidiales* erscheint wegen morphologischer Besonderheiten wie insbesondere der Form der Sterigmen und der nach innen gekrümmt den Basidien aufsitzenden Sporen gerechtfertigt.

Die Beurteilung der systematischen Stellung der *Exobasidiales* ist durch die Kenntnis weiterer Merkmale erleichtert. Ihre Zellwandstruktur ist lamellär. Zusammen mit dem Vorhandensein von Basidien kann dies als ein sicherer Hinweis für die Zugehörigkeit der *Exobasidiales* zu den *Basidiomyceten* erachtet werden. Der Vorschlag von v. Arx (1967), die *Exobasidiales* neben den *Ustilaginales* und anderen hefeartig wachsenden Pilzgruppen in die neue Klasse der *Endomycetes* zu stellen, erscheint nun, nachdem auch andere Gruppen besser untersucht sind, als nicht mehr sinnvoll. Zum einen gibt es in dieser neuen Klasse Gruppen mit eindeutigen Ascomyceten-Merkmalen wie nicht lamellärer Zellwand und einfachen Septenporen neben anderen mit typischen Basidiomyceten-Charakteristika wie lamellärer Zellwand und Doliporen, wie dies für einige Vertreter der *Ustilaginales* aufgezeigt wurde (Deml 1977). Zum anderen gibt es unter den Gruppen, die auch v. Arx zu den Basidiomyceten stellt, solche, die hefeartig zu wachsen vermögen wie z. B. Arten der *Tremellales* und *Auriculariales*. Die Studien von Kobayasi & Tubaki (1965) über hefeartiges Wachstum bei verschiedenen Gruppen der Heterobasidiomyceten legen vielmehr den Schluß nahe, daß diese Art des Wachstums ebensowenig ein Argument für eine natürliche Verwandtschaft dieser Gruppen darstellt wie Pilze mit Stiel und Hut eine natürliche Gruppe bilden mögen.

Die oben aufgezeigte Übereinstimmung in der Art der Konidienbildung bei *Dacrymycetales* und *Exobasidiales* hat Oberwinkler (1977) veranlaßt, diese beiden Ordnungen in seinem Basidiomyceten-Schema unmittelbar nebeneinander zu stellen. Auch Donk (1972) erkannte die Mikrokonidienbildung als gemeinsames Merkmal der *Exobasidiales* und *Dacrymycetales*. Er rechnete jedoch nur die Basidiomyceten mit typischer Sekundärsporenbildung zu den *Heterobasidiomycetes*. Die *Exobasidiales* und *Dacrymycetales* stellte er deshalb zu den *Homobasidiomycetes*. Ich schließe mich dagegen der Interpretation von Kobayasi und Tubaki an, welche die Sekundärsporenbildung, das hefeartige Wachstum und die Konidienbildung als vergleichbare Vorgänge verstehen. Für diese Interpretation spricht auch das Auftreten von Sekundärsporenbildung und Konidienbildung innerhalb derselben Gattungen bei *Tremellales* und *Auriculariales*. Ich rechne deshalb die *Exobasidiales* und die *Dacrymycetales* zu den *Heterobasidiomycetes*. Für diese Meinung sprechen auch die nicht durchbrochenen Porenkappen der Doliporen bei den *Dacrymycetales*, die denen der *Heterobasidiomycetes* gleichen, während die der *Homobasidiomycetes* siebartig durchbrochen sind. Die *Exobasidiales* entsprechen allerdings in diesem Merkmal weder den Hetero- noch den Homobasidiomyceten.

Die Holobasidie der *Exobasidiales* und der *Dacrymycetales* scheint mit der Zuordnung

der beiden Ordnungen zu den Heterobasidiomyceten nicht unvereinbar. Zum einen kommen auch bei den Sekundärsporenbildnern Holobasidien vor (*Tulasnellales*), und zum anderen gibt es Übergänge zwischen Phragmo- und Holobasidien (Oberwinkler 1972).

Aus den hier aufgeführten Gründen halte ich eine Einordnung der *Exobasidiales* mit den *Dacrymycetales* in die *Heterobasidiomycetes* für sinnvoll.

Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler, Tübingen, verdanke ich die Förderung meiner Arbeit durch Überlassen mehrerer Stämme für diese Untersuchungen und durch wertvolle Diskussionen. Den Damen E. Deml und H. Gminder danke ich für ihre Hilfe bei der Präparation der Objekte für die Elektronenmikroskopie.

Literatur

ARX, J. A. von (1967) – Pilzkunde. Lehre.

BANDONI, R. J. & A. A. BISALPUTRA (1971) – Budding and fine structure of *Tremella mesenterica* haplonts. Can. J. Bot. 49: 27–30.

BLANZ, P. (1974) – Über die systematische Stellung von *Exobasidium*. Diplomarbeit, Universität München.

– (1977) – Vergleichende Merkmalsanalysen an *Exobasidium*-Arten und verwandten Basidiomyceten. Dissertation, Universität Tübingen.

BREFELD, O. (1888) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. Heft VIII, Basidiomyceten III, Leipzig „1889".

CORNER, E. J. H. (1950) – A monograph of *Clavaria* and allied genera. Oxford.

DEML, G. (1977) – Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an *Ustilaginales*-Arten. Z. Pilzkd. 43: 291–303.

DONK, M. A. (1956) – The generic names proposed for hymenomycetes VI, *Brachybasidiaceae, Cryptobasidiaceae, Exobasidiaceae*. Reinwardtia 4: 113–118.

– (1966) – Check list of european hymenomycetous Heterobasidiae. Persoonia 4: 205–287.

– (1972) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance I and II. Proc. K. Ned. Akad. Wet. (C) 75: Nr. 5.

– (1973) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance – III. Proc. K. Ned. Akad. Wet. (C) 76: Nr. 1.

EFTIMIU, P. & S. KHARBUSH (1927) – Recherches histologiques sur les Exobasidiées. Rev. Path. Veg. 14: 62–88.

EHRLICH, M. A., H. G. EHRLICH & J. F. SCHAFER (1968) – Septal pores in the heterobasidiomycetidae *Puccinia graminis* and *P. recondita*. Am. J. Bot. 55: 1020–1027.

ERIKSSON, J. (1958) – Studies in the *Heterobasidiomycetes* and *Homobasidiomycetes* – *Aphyllophorales* of Muddus National Park in North Sweden. Symb. Bot. Ups. XVI, 1.

FLEGLER, S. L., 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.

KOBAYASI, Y. & K. TUBAKI (1965) – Studies on cultural characters and asexual reproduction of *Heterobasidiomycetes*, I. Trans. Mycol. Soc. Jap. 6: 29–36.

KREGER-VAN RIJ, N. J. W. & M. VEENHUIS (1969) – Septal pores in *Endomycopsis platypodis* and *E. monospora*. J. Gen. Microbiol. 57: 91–96.

– & M. VEENHUIS (1971) – A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. J. Gen. Microbiol. 68: 87–95.

LITTLEFIELD, L. J. & C. E. BRACKER (1971) – Ultrastructure of septa in *Melampsora lini*. Trans. Br. Mycol. Soc. 56: 181–188.

MARCHANT, R. & D. G. SMITH (1967) – Wall structure and bud formation in *Rhodotorula glutinis*. Arch. Mikrobiol. 58: 248–256.

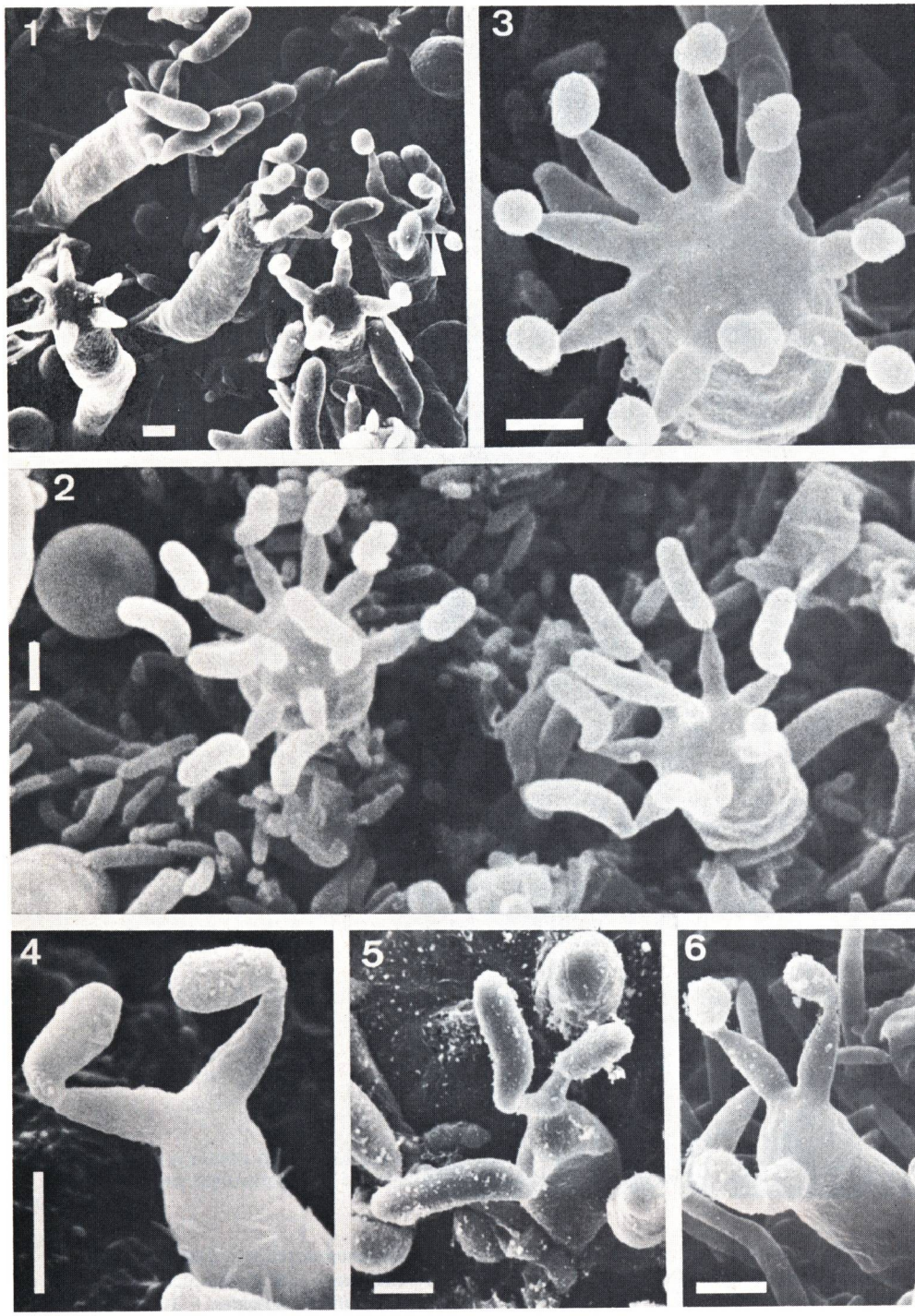
MOORE, R. T. & J. H. McALEAR (1962) – Fine structure of mycota: 7. Observations on septa of *Ascomycetes* and *Basidiomycetes*. Am. J. Bot. 49: 86–94.

OBERWINKLER, F. (1965) – Primitive Basidiomyceten. Revision einiger Formenkreise von Basidienpilzen mit plastischer Basidie. Sydowia 19: 1–72.
– (1972) – The relationships between the *Tremellales* and the *Aphyllophorales*. Persoonia 7: 1–16.
– (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In: W. FREY, H. HURKA & F. OBERWINKLER, Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Stuttgart, New York.
– (1977a) – persönliche Mitteilung.
PIRES, V. M. (1928) – Concerning the morphology of *Microstroma* and the taxonomic position of the genus. Am. J. Bot. 15: 132–140.
REYNOLDS, E. S. (1963) – The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17: 208–212.
SACCARDO, P. A. (1888) – Sylloge Fungorum 6. Patavia
SCHROETER, J. (1888) – zitiert in Donk (1956)
SEBALD, F. R. (1977) – Feinstrukturstudien zur Ontogenie von Arten der *Uredinales* und verwandter Basidiomyceten. Dissertation, Universität Tübingen.
SPURR, A. R. (1969) – A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastrastruct. Res. 26: 31–43.
SUNDSTRÖM, K. R. (1964) – Studies of the physiology, morphology and serology of *Exobasidium*. Symb. Bot. Ups. XVIII/3: 1–89.
WOLF, F. A. (1920) – zitiert in Donk (1956)
– (1927) – The morphology and systematic position of the fungus *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 43: 97–100.
– (1929) – The relationship of *Microstroma juglandis* (Bereng.) Sacc. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 45: 130–136.
WORONIN, M. (1867) – *Exobasidium vaccinii*. Ber. Verh. Naturf. Ges. Freiburg 4: 397–416.

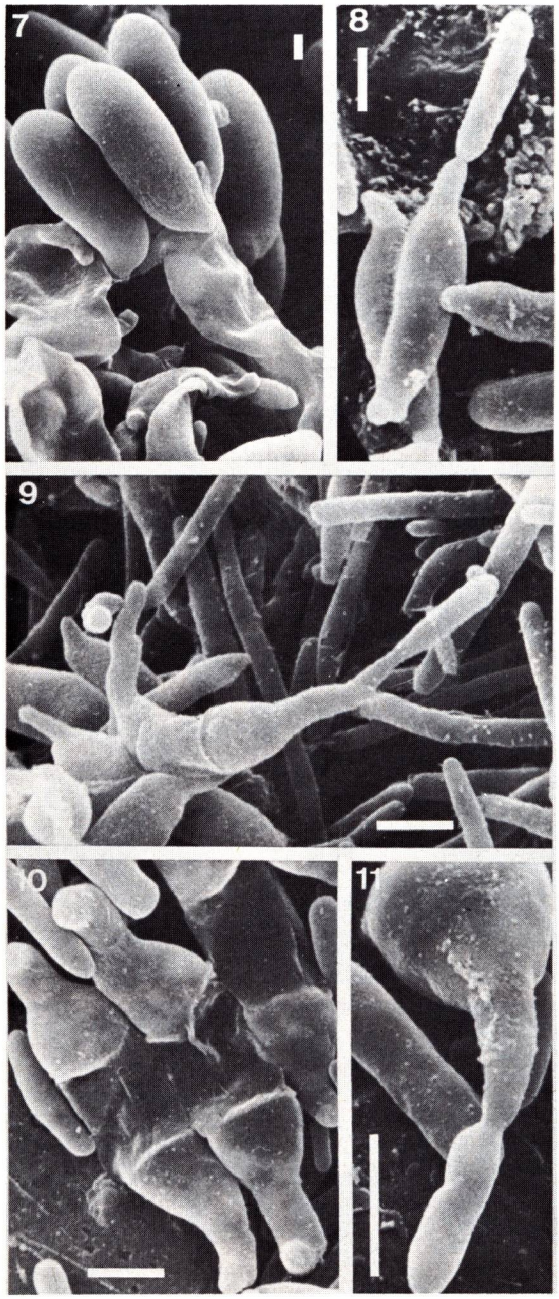
Abbildungstafeln

Erklärung der Tafeln:

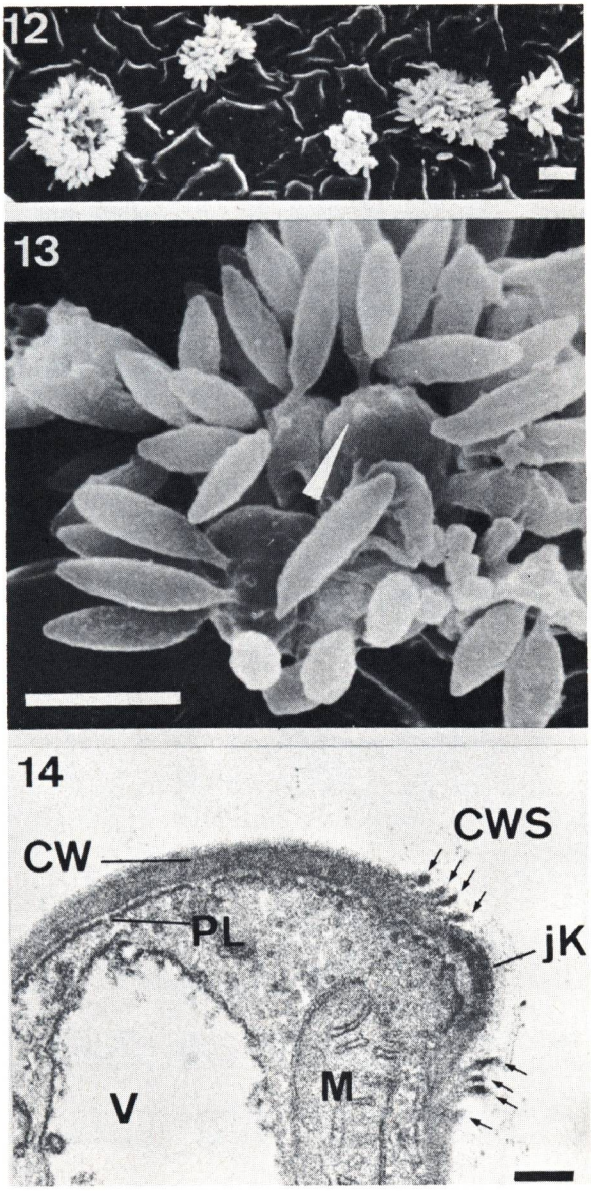
Abkürzungen: CW = Zellwand, CWS = einzelne Zellwandschichten, ER = endoplasmatisches Retikulum, jK = junge Knospe, M = Mitochondrium, MS = Mittelschicht des Septums, N = Nucleus, P =Parenthesom, PF =Pfropfen im Porenkanal, PK = Porenkanal, PL = Plasmalemma, PP = Parenthesomporen, SW = Septenwulst, V = Vakuole



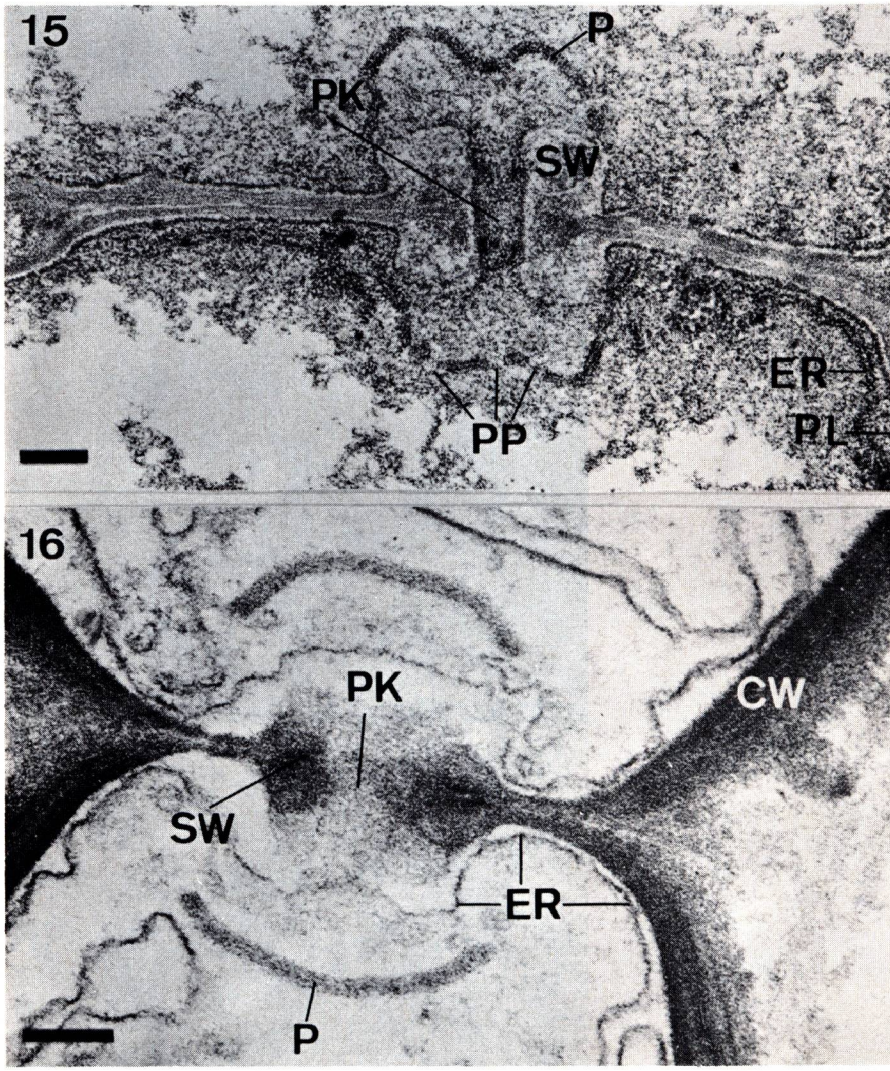
Tafel I: Basidien verschiedener *Exobasidium*-Arten
1. *Exobasidium japonicum* (PB 3684) auf *Azalea* spec. – 2. E. rhododendri (FO 24040) auf *Rhododendron ferrugineum* – 3. dto. – 4. *E. oxycocci* (PB 4151) auf *Vaccinium oxycoccus* – 5. dto. – 6. *E. japonicum* (PB 3684) auf *Azahlea* spec. Maßstab = 3 μm



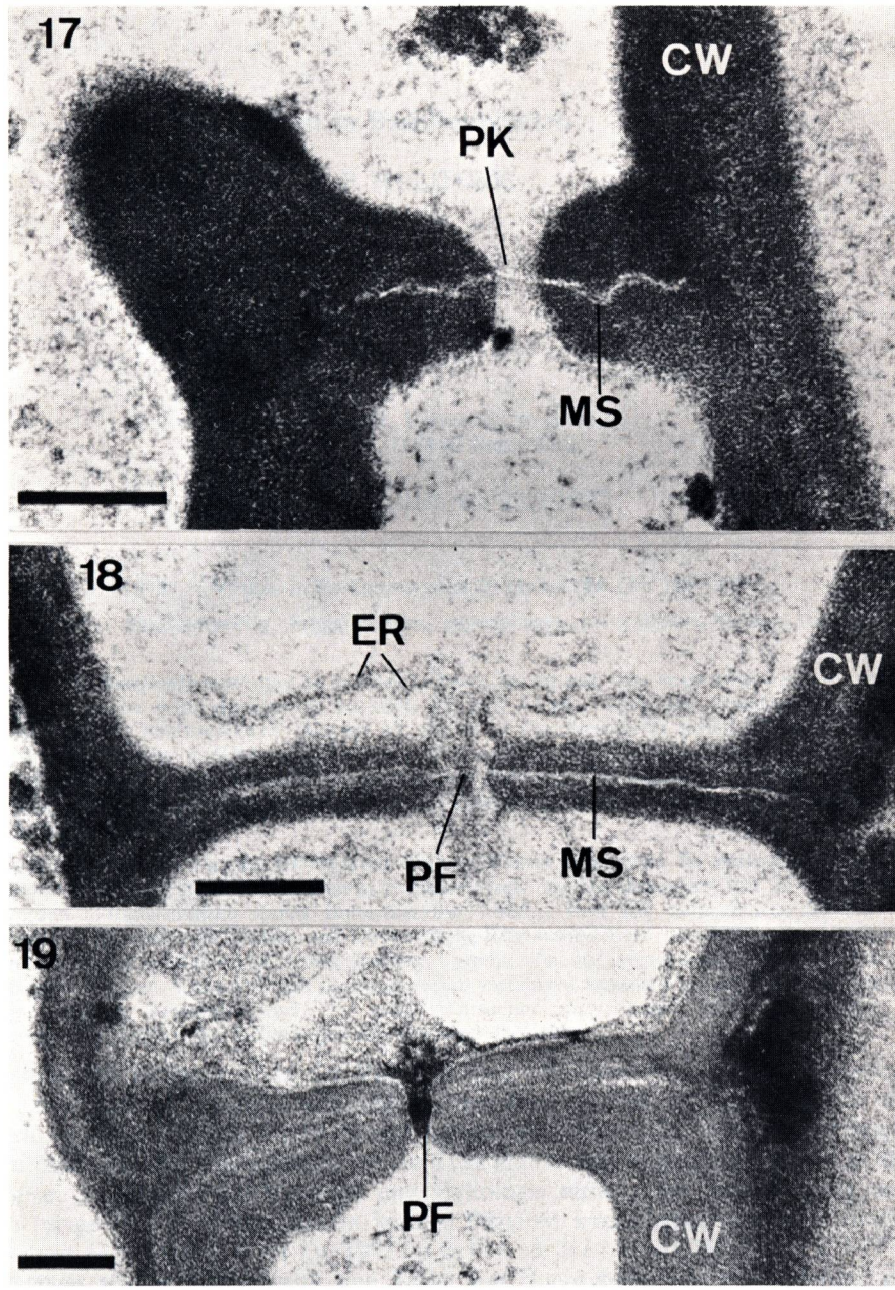
Tafel II: Sporenseptierung und Konidienbildung bei verschiedenen Arten von *Exobasidium*
7. *Exobasidium myrtilli* (FO 23898) auf *Vaccinium vitis-idaea* – 8. *E. oxycocci* (PB 4151) auf *Vaccinium oxycoccus* – 9. *E. warmingii* (FO 23895) auf *Saxifraga bryoides* – 10. *E. vaccinii* (FO 24018) auf *Arctostaphylos uva-ursi* – 11. dto. Maßstab = 2 μm



Tafel III:
12. *Microstroma juglandis* (PB 3716) auf *Juglans regia,* Maßstab = 10 μm – 13. dto., Maßstab = 5 μm – 14. *Microstroma juglandis* (PB 4142), Kultur, von *Juglands regia* isoliert, Acrolein/$KMnO_4$, Maßstab = 0,2 μm



Tafel IV: Doliporen bei Basidiomyceten
15. *Stropharia semiglobata* (FO 24133e) – 16. *Calocera cornea* (PB 3513) – Maßstab = 0,2 μm



Tafel V: Septenporen bei *Exobasidium* und *Microstroma*
17. *Exobasidium vaccinii* (PB 3277) auf *Vaccinium macrocarpum* – 18. *E. rhododendri* (FO 24040) auf *Rhododendron ferrugineum* – 19. *Microstroma juglandis* (PB 3716) auf *Juglans regia* – Maßstab = 0,2 μm

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. Freigebiger 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): Blanz Paul A.

Artikel/Article: Über die systematische Stellung der Exobasidiales 91-107