Pyknidialstruktur und Pyknosporogenese bei Gymnosporangium fuscum DC.

B. METZLER

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

Eingegangen am 27.5.1981

Metzler, B. (1981) – Pycnidial Structure and Ontogeny of Pycniospores in *Gymnosporangium* fuscum DC. Z. Mykol. 47 (2): 271–280.

K e y W o r d s: Gymnosporangium fuscum, G. sabinae, Uredinales, ultrastructure, pycnium, conidiogenesis, paraphyses, septal structure.

A b s t r a c t: Sterile seedlings of pear were infected with axenic basidiospores of the pear trellis rust. After the pycnidia had grown they were examined by light microscopy as well as by scanning and transmission electron microscopy. The pycnidia of *G. fuscum* are flask shaped and therefore similar to those of other *Pucciniaceae*. But paraphyses occur in marginal and intrahymenial position. Two types of paraphyses were found, which differ in their plasmatic structures, length and septation. In the basal septum of a sporophore a pore with a double diaphragma was surrounded by vesicles, containing either electron opaque material or other yet smaller vesicles. As SEM observations indicate. the first pycniospore is formed by the enterroblastic mode. The following spores grow in basipetal succession as previously shown in other rust fungi.

Z u s a m m e n f a s s u n g: Sterile Birnensämlinge wurden mit Basidiosporen des Birnengitterrostes infiziert, die ohne mikrobielle Kontaminanten gewonnen werden konnten. Die danach entstehenden Pyknidien wurden mit dem Lichtmikroskop, sowie mit dem Raster- und Transmissions-Elektronenmikroskop untersucht. Die Pyknidien von G. fuscum (syn. G. sabinae (Dicks.) Winter) sind kugelflaschenförmig und damit denen von anderen Pucciniaceen sehr ähnlich. Paraphysen treten randständig, aber auch intrahymenial auf. Es gibt zwei Arten von Paraphysen, die sich in ihrer Plasmazusammensetzung, Länge und Septierung unterscheiden. Am basalen Septum einer Sporophore wurde ein Septum gefunden, dessen Porus mit einem doppelten Diaphragma verschlossen ist. Er ist von Vesikeln umgeben, die entweder elektronendichtes Material enthalten oder sehr kleine Membranbläschen, die in diesem Zusammenhang bisher unbekannt waren.

Insbesondere raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen zeigen, daß die erste Pyknospore enteroblastisch gebildet wird. Die folgenden Sporen entstehen in basipetaler Reihenfolge, wie bereits bei anderen Rostpilzarten beschrieben. Die systematische Bedeutung dieses Vorgangs wird diskutiert.

Die Untersuchungen von H i r a t s u k a & C u m m i n s (1963) und S a v i l e (1976) über die Pyknidienmorphologie von Rostpilzen, bestätigten die Eingliederung der Gattung *Gymnosporangium* bei den Pucciniaceen. *Gymnosporangium* hat nämlich den Pyknidientyp 4, der für diese Familie charakteristisch ist. Allerdings weisen bereits H i r a t s u k a und C u m m i n s auf intrahymniale Paraphysen hin, die sonst nicht in Pyknidien des Typs 4 auftreten. Diese besondere Morphologie korreliert mit der für Pucciniaceen ungewöhnlichen Wirtswahl: Das dikaryotische Mycel parasitiert vorwiegend auf Juniperus-Arten, das haploide hauptsächlich auf Maloideen (Kern 1973). So hat die Gattung *Gymnosporangium* einen besonderen Platz in den Pucciniaceen. Eine exaktere Erfassung der Pyknidialstruktur von *Gymnosporangium*-Arten ist deshalb lohnend.

Über die Pyknosporogenese von Rostpilzen wurden im letzten Jahrzehnt nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen scheinbar widersprüchliche Ergebnisse und Interpretationen veröffentlicht. R i j k en b er g & T r u t er (1974) und H ar d er & C h o n g (1979) bezeichneten die Pyknosporogenese von *Puccinia sorghi* bzw. *P. coronata* als annelidisch, aber M i m s et. al. (1976) für *G. juniperi-virginianae* als phialidisch. Wegen der nahen Verwandtschaft der untersuchten Pilze ist aber zu erwarten, daß die Bildungsmechanismen auf homologen Anlagen beruhen. In diesem Zusammenhang müssen Untersuchungen von H a m i 11 (1974) und M a d e l i n (1979) geprüft werden, die Begriffe wie Annellide und Phialide, sowie entero- und holoblastisch in ihrer systematischen Bedeutung durchleuchten.

1. Material und Methoden:

Teleutosporenlager von G. fuscum (Herb. BM 71)* wurden luftgetrocknet und bei -18° C eingefroren (P e a r s o n et. al. 1977). Vor Gebrauch wurden sie zur Quellung in Leitungswasser getaucht und dann auf Wasseragarplatten incubiert, deren Deckel zum Auffangen der Basidiosporen Kondenswasser enthielten. Bei der optimalen Keimungstemperatur von 16° C (B e r n a u x 1956) wurden Basidiosporen nach oben abgeschleudert, und sie konnten nach einigen Stunden kontaminationsfrei mit einer Pasteuerpipette entnommen werden. Damit wurden Blätter von steril in Erlenmeyerkolben angezogenen Birnensämlingen infiziert. 17 Tage nach der Infektion wurden Gewebestücke mit jungen Pyknidien ausgeschnitten und für die Elektronenmikroskopie präpariert.

Raster-Elektronenmikroskopie (REM): Die Präparation erfolgte nach S autter (1978). Die wesentlichen Schritte sind die Glutaraldehyd-Osmium-Fixierung, die Entwässerung durch eine Äthanolreihe, der Austausch des Äthanols durch flüssiges CO_2 , die Kritisch-Punkt-Trocknung, sowie Sprödbruch und Gold-Palladium-Beschichtung. Es wurde ein Cambridge S4-10-Elektronenmikroskop verwendet.

Transmissions-Elektronenmikroskopie (TEM): Die Proben wurden in Anlehnung an R u t h m a n n (1966) behandelt: Vorfixierung bei 4°C in Glutaraldehydlösung (3%) mit Phosphatpuffer ph 7,2, Magnesiumsulfat (0,1 mM) und Saccharose (66 mM); Fixierung in gepufferter Osmiumtetroxidlösung (1,1%) über zwei Stunden bei Raumtemperatur; eine Stunde Kontrastierung in Uranylacetat (1%); Entwässerung durch Äthanolreihe und Einbettung in ERL nach S p u r r (1969). Dünnschnitte wurden an einem Reichert Ultramikrotom OmU3 angefertigt, mit Glas- bzw. Diamantmesser. Die Nachkontrastierung erfolgte in Bleizitrat nach R e y n o 1 d s (1963) über 2–5 Minuten. Die Untersuchung wurde mit einem Zeiss EM 9 S2 durchgeführt.

Lichtmikroskopie: Für die lichtmikroskopische Untersuchung wurde Frischmaterial verwendet und außerdem mit Kristallviolett gefärbte Semidünnschnitte, die gemäß der TEM-Präparation angefertigt wurden.

2. Ergebnisse

a) Die Pyknidialstruktur

Die Pyknidien von Gymnosporangium fuscum sind kugelflaschenförmig und an der Oberfläche von Birnenblättern subepidermal eingesenkt. Sie haben einen Durchmesser von 150–190 μ m. Die Epidermis wird kegelförmig angehoben und apikal durch zugespitzte Paraphysen durchstoßen. Diese ragen etwa 80 μ m über die entstandene Öffnung hinaus (Abb. 1).

Die äußere Begrenzung des Pyknidiums gegen das Wirtsgewebe bildet ein Hyphengeflecht

* Herb. BM = Herbarium B. Metzler, Tübingen.

von ca. 10 μ m Dicke (Abb. 2, 3). Einige Zellen aus diesem Geflecht verzweigen sich kandelaberartig und bilden den Ursprung von sporogenen Zellen und Paraphysen. Von einer Basalzelle können gleichzeitig verschiedene Zelltypen entspringen (Abb. 9) Aus diesem Grund sind auch innerhalb des Hymeniums Paraphysen zu finden (Abb. 2, 3).

Zwischen Basalzelle und Sporophore (Abb. 9) konnte ein Porus gefunden werden, der beidseitig durch ein Diaphragma bedeckt ist. Halbkreisförmig sind darum ca. 200 nm große Vesikel angeordnet, die teils amorphe elektronenundurchlässige Substanz enthalten, teils Membranbläschen von ca. 40 nm Durchmesser.

Die sporogenen Zellen sind $15-30 \ \mu m$ lang. Ihr Durchmesser beträgt an der Basis etwa $4 \ \mu m$, am oberen Ende nur etwa $2 \ \mu m$. Sie geben die Pyknosporen in einen Hohlraum unterhalb der genannten Epidermisöffnung ab, den sie in radialer Anordnung umschließen. Die sporogenen Zellen bilden so ein konkaves Hymenium (Abb. 2).

Es können zwei Arten von Paraphysen gefunden werden: Paraphysen, die in ihren Plasmaverhältnissen den sporogenen Zellen entsprechen; sie sind septiert und reichen über die Pyknidialöffnung hinaus. Am Ende sind sie zugespitzt. Der zweite Paraphysentyp enthält stark kontrastierbares Plasma, in dem Zellorganelle kaum noch zu erkennen sind, und ca. 2 μ m große runde Einschlüsse, die an Lipidtröpfchen erinnern. Sie scheinen von einer Membran umgeben zu sein und können miteinander fusionieren (Abb. 3, 9). Diese Paraphysen ragen nicht über die Pyknidialöffnung hinaus, und es konnten bei ihnen keine Septen gefunden werden. Empfängnishyphen konnten nicht nachgewiesen werden.

b) Die Bildung der Pyknosporen

In REM-Bildern sieht die Spitze der sporogenen Zellen oft unregelmäßig aufgerissen und zerfranst aus (Abb. 5, 7). In Abb. 6 erscheint ein Zellwandstück deckelartig abgeklappt. In den entsprechenden Öffnungen ist je eine Sporeninitiale sichtbar, die unterschiedlich groß sein kann. Dicht darunter sind die sporogenen Zellen oft etwas eingeschnürt (Abb. 7).

[•]Die Wand der sporogenen Zellen ist 50–60 nm dick. Sie erscheint im TEM-Bild meist einschichtig, manchmal ist sie jedoch an der Außenseite stärker kontrastiert. Am oberen Ende hört sie abrupt auf und bildet einen $0,5-1,5 \mu m$ langen Kragen (Abb. 8, 11, 12, 13). Die Zelle wird durch die Wand der Sporeninitiale nach oben abgeschlossen.

Häufig haben die sporogenen Zellen einen mehrschichtigen Kragen, der das Lumen an ihrer Spitze stark einengen kann. Die äußere Kragenschicht, Teil der Primärwand, ist deutlich dicker und länger als die anderen Schichten. Die Zellwand der Sporeninitiale verläuft immer parallel zur innersten Kragenschicht und ist an der Primärzellwand fixiert.

Der Kern befindet sich normalerweise in der basalen Hälfte der sporogenen Zelle. Er kann aber bei einer Länge von bis zu $12 \,\mu\text{m}$ bis fast zur Spitze gestreckt sein (Abb. 4).

Die Pyknosporeninitialen enthalten granuläres Plasma, Endoplasmatisches Reticulum, Lipidtröpfchen und Mitochondrien. Der Zellkern konnte nur in großen Sporeninitialen gefunden werden, bei denen die Septenbildung bereits im Gang war. Hier ist er ca. 2 x 3,5 μ m groß. Das Chromatin ist wesentlich stärker kondensiert als in den sporogenen Zellen.

Die Septenbildung beginnt mit einer irisblendenartigen Einstülpung des Plasmalemmas, wo das Lumen am engsten ist (Abb. 11). In der Einstülpung von Abb. 13 sind bereits zwei Wandschichten zu erkennen, die beidseitig einer elektronendurchlässigen Mittellamelle angelegt werden. Diese beiden Schichten des Septums laufen an der Innenseite der Sporenwand bzw. des Septums aus. Ein Porus wurde am fertigen Septum nie gefunden. Die Freisetzung der Pyknospore geschieht durch die Auftrennung der Sporeninitialenwand und des Septums (Abb. 11). Der obere Teil des Septums wird zur Basalplatte der reifen Pyknospore, der untere wird zur Kappe der nachfolgenden Sporeninitiale. Diese schiebt die reife Pyknospore nach oben weg (Abb. 12).

Die Pyknosporen haben eine Größe von 5-8 x 2,5-3,5 μ m. Sie verjüngen sich nach vorne, an der Basis sind sie stumpf. Zur Längsachse sind sie meist auch nicht ganz symmetrisch. Manchmal kann man in der ca. 50 nm dicken Sporenwand eine Schichtung erkennen. In einem Fall (Abb. 14) bildet eine zusätzliche äußere Wandschicht eine 1,3 μ m breite Manschette um den unteren Teil der Pyknospore. Die einschichtige Basalplatte wird durch den Saum dieser äußeren Wandschicht begrenzt.

Diskussion

a) Die Pyknidialstruktur

Die Pyknidien von *Gymnosporangium fuscum* können dem Typ 4 nach H i r a t s u k a & C u m m i n s (1963) zugeordnet werden: Sie sind flaschenförmig im Umriß und subepidermal in das Wirtsgewebe eingelassen, das Hymenium ist stark konkav und es treten Mündungsparaphysen auf. Nach S a v i l e (1976) ist der Pyknidientyp charakteristisch für Pucciniaceen.

Der Durchmesser der Pyknidien von G. fuscum (bis 190 μ m) ist relativ groß im Vergleich zu anderen Arten der Gattungen Gymnosporangium, Puccinia und Uromyces; deren Pyknidien haben meist einen Querschnitt von 100–150 μ m (G ä u m a n n 1959).

Normalerweise treten sterile Trichome beim Pyknidientyp 4 nur am Rand des Hymeniums auf; sie werden deshalb Periphysen genannt. Da die Trichome bei *Gymnosporangium* auch im Hymenium auftreten, werden sie hier als Paraphysen bezeichnet (L i t t l e f i e l d & H e a t h 1979). Paraphysen und sporogene Zellen können von derselben Basalzelle ausgehen. Dies erklärt möglicherweise das intrahymeniale Auftreten von Paraphysen.

Neben Paraphysen mit Plasmastrukturen, wie sie auch in anderen vitalen Zellen vorkommen, treten auch sterile Trichome auf, die sehr dunkel kontrastiertes Plasma enthalten, das wahrscheinlich von lipidhaltigen Blasen durchsetzt ist. M i m s et. al. (1976) haben für *G. juniperi-virginianae* gleiche Strukturen abgebildet. O r c i v a l (1968) beschreibt einen vergleichbaren Zelltyp mit sehr dichtem Plasma und vielen lipidischen Einschlüssen bei *Puccinia poarum*. Er vermutet, daß es sich um "structures dégénérescentes" handelt, die ihren Inhalt als Nektar freisetzen. A l l e n (1930) hat in den Pyknidien von *P. graminis* "Pufferzellen" gefunden, die ebenfalls stark an die Trichome mit dem dunklen Plasma erinnern; auch sie ragen etwas über das Niveau der Pyknosporophoren hinaus. Ob die Pucciniaceen bezüglich dieser Trichome unterschiedlich sind, muß noch geklärt werden.

Der Porus zwischen Basalzelle und sporogener Zelle der Abb. 9 ist beidseitig von einem dunklen Diaphragma abgedeckt und halbkreisförmig von ca. 200 nm großen Microbodies umgeben, die entweder dunkles Material oder bisher unbekannte Membranvesikel von ca. 40 nm Durchmesser enthalten. Es ist denkbar, daß in den kleinen Vesikeln Synthesevorstufen für das dunkle Material enthalten sind, das wiederum zur Vervollständigung des "pulley-wheel"-Pfropfes benötigt wird. Auf die Funktion des Porenverschlusses wird u. a. bei Littlefield & Heath (1979) eingegangen. Eine vollständige Klärung steht noch aus.

b) Die Bildung der Pyknosporen

Einkernige sporogene Zellen gliedern an ihrer Spitze in basipetaler Reihenfolge Pyknosporen ab, ohne dabei an Länge zuzunehmen. Dieser Befund bei *G. fuscum* trifft nach Little field & Heath (1979) für alle danach untersuchten Rostpilze zu.

Die erste Pyknospore wird bei *G. fuscum* enteroblastisch gebildet. Die Wand der Pyknosporophore reißt apikal fransig oder deckelartig auf (Abb. 5, 6, 7) und bildet einen $0,5-1,5 \mu m$ langen Kragen (Abb. 8, 11, 12, 13, 14). Wäre die Bildung der ersten Spore holoblastisch, sollte der Kragen, der hier erst bei der Freisetzung der ersten Spore entsteht, kurz und eben abgeschnitten sein. Auch die Einschnürung unterhalb des Kragens (Abb. 7) weist auf den enteroblastischen Modus hin: Sie kann mit der Krümmung der Apikalkuppel vor dem Aufreißen erklärt werden (Abb. 15).

Nach dem Aufbruch der Primärwand wird die Sporeninitiale vergrößert unter Einwanderung von granulärem Plasma, ER, Lipidtröpfchen und schließlich des Zellkerns. Dieser geht durch eine mitotische Teilung aus dem Kern der Sporophore hervor (Blackman 1904, Harder & Chong 1978).

Ist die endgültige Größe der Pyknospore erreicht, stülpt sich das Plasmalemma zur Septenbildung irisblendenartig ein, wobei gleichzeitig die elektronendurchlässige Mittellamelle angelegt wird. Darauf wird anschließend beidseitig Zellwandmaterial gelagert. Die Mittellamelle bildet die Trennungsschicht zwischen der freizusetzenden Spore und der neuen Sporeninitiale. Das bedeutet, die obere Septenschicht wird die Basalplatte der Pyknospore, die untere wird Teil der folgenden Spore (Abb. 11, 12). Zur Freisetzung reißt die Sporenwand auf der Höhe der Mittellamelle von ihrem Ansatzstück ab, das als weitere Kragenschicht an der sporogenen Zelle zurückbleibt. So wird mit jeder neuen Pyknospore eine neue Kragenschicht nach innen aufgelagert, so daß das Lumen am Apex der sporogenen Zelle immer enger wird. Jede Schicht hat mit der Primärzellwand Kontakt. Der Ort der Sporenbildung bleibt etwa auf gleicher Höhe. Abgesehen von der Ausbildung der ersten Spore verläuft die Pyknosporogense bei *P. coronata* nach demselben Muster (H a r d e r & C h o n g 1978).

Eine Pyknospore von Abb. 14 muß als das Ergebnis einer abartigen Sporenbildung interpretiert werden. Die zusätzliche Zellwandmanschette um das untere Drittel der Spore stammt offensichtlich von der Wand der sporogenen Zelle, was einen retrogressiven Vorgang bedeutet. Unklar ist, ob retrogressive Sporenbildung nur bei holoblastisch sporulierenden Pilzen vorkommt, wie z. B. bei *Cladobotryum varium* (C o l e & S a m s o n 1979), oder auch bei enteroblastischer Bildung, wenn sich die Primärzellwand von der ersten Spore nicht periklin ablöst. Retrogressive Pyknosporenbildung tritt sicher nicht häufig bei Rostpilzen auf, es könnte sich sonst keine mehrschichtige Kragenregion bilden.

K en drick (1971) bezeichnet eine Sporenbildung als phialidisch, wenn die erste Spore enteroblastisch gebildet wird und die Sporophore sich bei der Abgliederung weiterer Sporen nicht verlängert. Als annellidisch bezeichnet er den Modus, bei dem die Sporen holoblastisch gebildet werden, wobei die sporogene Zelle sich normalerweise mit jeder Neubildung einer Spore verlängert.

M i m s et. al. (1976) kamen zu dem Schluß, daß die Pyknosporogense von G. juniperivirginianae nach dem Phialidentyp abläuft, obwohl sie die Entwicklung der ersten Spore nicht beobachten konnten. R i j k e n b e r g & T r u t e r (1974) sowie H a r d e r & C h o n g (1978) weisen für P. sorghi bzw. P. coronata eine holoblastische Bildung der ersten Pyknospore nach. Sie bezeichnen deshalb den Modus als annellidisch, obwohl die Bildung der weiteren Sporen übereinstimmt mit G. fuscum und G. juniperi-virginianae, d. h. daß die sporogene Zelle nicht verlängert wird. Trotz dieser Unterschiede bei der Bildung der ersten Spore läßt sich die relativ große Einheitlichkeit im Bau der Pyknidien und der sporogenen Zellen bei den Rostpilzen vermuten, daß die Sporogenese auf einem homologen Mechanismus beruht.

H a m i 11 (1974) kommt bei Studien über die Konidiogenese von *Trichoderma saturni*sporum zu dem Schluß, daß die Begriffe Annellide und Phialide (sensu K e n d r i c k 1971) zwei Extreme charakterisieren unter verschiedenen Möglichkeiten. M a d e l i n (1979) vermutet, der jeweilige Modus hänge ab von der Juvenilität der Zellwand in der sporogenen Region, was wiederum durch äußere Bedingungen beeinfluß werden könne. Die Unterscheidung zwischen entero- und holoblastischer Sporenbildung muß also nicht unbedingt systematisch bedeutsam sein, sondern nah verwandte Arten können sich in diesem Punkt unterschiedlich verhalten. Dies wiederum spricht dagegen, in jedem Fall auf die Anwendung des Begriffs Annellide bzw. Phialide zu drängen.

Für die Betreuung meiner Arbeit und für seine großzügige Unterstützung bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler. Danken möchte ich auch Fräulein Irene Thome für die freundliche Mithilfe bei der Raster-Elektronenmikroskopie.

Literatur

ALLEN, R. F. (1930) – A cytological study of heterothallism in *Puccinia graminis*. Agric. Res. (Washington, D.C.) 40: 585-614.

BERNAUX, P. (1956) – Contribution a l'etude de biologie des Gymnosporangium. Ann. Epiphyt. 7: 9-218.

- BLACKMAN, V. H. (1904) On the fertilisation, alternation of generations and general cytology of the Uredinales. Ann. Bot. 18: 323-373.
- COLE, G. T. & R. A. SAMSON (1979) Patterns of Development in Conidial Fungi. Pitman, London.
- GÄUMANN, E. (1959) Die Rostpilze Mitteleuropas. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. XII. Büchler & Co. Bern.
- HAMILL, T. M. (1974) Electron microscopy of phialides and conidiogenesis in *Trichoderma saturni-sporum*. Am. J. Bot. 61(1): 15–24.
- HARDER, D. E. & J. CHONG (1978) Ultrastructure of spermatium ontogeny in *Puccinia coronata* avenae. Can. J. Bot. 56: 395–403.
- HIRATSUKA, Y. & G. B. CUMMINS (1963) Morphology of the spermogonia of the rust fungi. Mycologia 55: 487–507.
- KENDRICK, B. (1971) Taxonomy of fungi imperfecti. University of Toronto Press: 253–262.
- KERN, F. D. (1973) A revised taxonomic account of *Gymnosporangium*. Pennsylvania State University Press.
- LITTLEFIELD, L. J. & M. C. HEATH (1979) Ultrastructure of rust fungi. Academic Press New York.
- MADELIN, M. F. (1979) An apprisal of the taxonomic significance of some different modes of producing blastic conidia. In B. KENDRICK (Ed.). The whole fungus. Nat. Mus. Canada.
- MIMS, C. W., F. SEABURY & E. L. THURSTON (1976) An ultrastructural study of spermatium formation in the rust fungus *Gymnosporangium juniperi-virginianae*. Am. J. Bot. 63(7): 997– 1002.
- ORCIVAL, J. (1968) Aspects infrastructuraux des spermogonies et de la formation des spermaties chez Puccinia poarum Niels. J. Microsc. (Paris) 7: 48a.
- PEARSON, R. C., H. S. ALDWINCKLE & R. C. SEEM (1977) Teliospore germination and basidiospore formation in *Gymnosporangium juniperi-virginianae*: A regression model of temperature and time effects. Can. J. Bot. 55: 2832–2837.
- 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.
- RIJKENBERG, F. H. J. & S. J. TRUTER (1974) The ultrastructure of sporogenesis in the pycnial stage of *Puccinia sorghi*. Mycologia 66: 319–326.
- RUTHMANN, A. (1966) Methoden der Zellforschung. Kosmos Stuttgart.
- SAUTTER, C. (1978) Vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen an Polyporaceen. Dissertation, Tübingen.
- SAVILE, D. B. O. (1976) Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems. Evol. Biol. 9: 137–207.
- SPURR, A. R. (1969) A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26: 31–43.



Abb. 1: Sicht auf ein Pyknidium von G. fuscum an der Oberfläche eines Birnenblattes. REM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 20 \ \mu m.$ – Abb. 2: Längsschnitt durch ein Pyknidium; intrahymeniale Paraphysen (Pa) in der Palisade von Pyknosporophoren (Sp); basales Hyphengeflecht (bHg). LM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 50 \ \mu m.$ – Abb. 3: Ausschnitt aus der Peripherie eines Pyknidiums; Paraphyse (Pa) mit dunklem Plasma und lipidischen Einschlüssen; Epidermis der Wirtspflanze (E). TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 10 \ \mu m.$ – Abb. 4: Sporophore mit Pyknosporeninitiale; außergewöhnlich langer Kern (N), vermutlich vor der Mitose. TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 3 \ \mu m.$



Abb. 5: Sicht auf sporogene Zellen mit Initialen von Pyknosporen. REM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 4 \ \mu m.$ – Abb. 6: Sporogene Zelle mit deckelartig aufgeklappter Primärzellwand (Pfeil), was auf die enteroblastische Bildung der ersten Spore hinweist. REM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 2 \ \mu m.$ – Abb. 7: Pyknosporophore mit deutlicher subapikaler Einschnürung (Pfeil). REM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 2 \ \mu m.$ – Abb. 8: Junge Sporeninitiale (Si). TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 2 \ \mu m.$ – Abb. 8: Junge Sporeninitiale (Si). TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 1 \ \mu m.$ – Abb. 9: Basalzelle mit Paraphyse (Pa) und Sporophoren (Sp.) TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 2 \ \mu m.$ – Abb. 10: Ausschnitt aus Abb. 9. Septenporus ist mit doppeltem Diaphragma verschlossen (großer Pfeil); halbkreisförmig sind darum Vesikel angeordnet, die kleinere Membranbläschen enthalten oder amorphes elektronendichtes Material (kleine Pfeile). TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 1 \ \mu m.$



Abb. 11: Ausschnitt aus Abb. 3: Plasmalemmaeinstülpung bei Beginn der Septenbildung (großer Pfeil); Trennung der ursprünglich durchgehenden Sporeninitialenwand (kleiner Pfeil) in Sporenwand und Kragen, kurz vor der Freisetzung der Spore. TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 1 \ \mu m.$ – Abb. 12: Junge Sporeninitiale schiebt fertige Pyknospore (Ps) nach oben weg. TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 1 \ \mu m.$ – Abb. 13: Junge Sporeninitiale (rechts), beginnende Septenbildung (links). TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 1 \ \mu m.$ – Abb. 14: Ungewöhnliche Pyknospore mit zusätzlicher Zellwandmanschette um das basale Drittel (Pfeile). TEM; Meßstrich $\stackrel{\circ}{=} 1 \ \mu m.$ – Abb. 15: Schema: Die subapikale Einschnürung an der sporogenen Zelle als Hinweis auf die enteroblastische Bildung der ersten Spore.



DGfM Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V. German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dqfm-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 ٠ 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: 1981

Band/Volume: <u>47_1981</u>

Autor(en)/Author(s): Metzler Berthold

Artikel/Article: <u>Pyknidialstruktur und Pyknosporogenese bei Gymnosporangium</u> <u>fuscum DC. 271-280</u>