Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 25*

Feinstrukturelle Untersuchungen zu einzelnen Ontogeniestadien von Ustilago scabiosae (Sowerby) Winter

A. SCHMITTER

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

Eingegangen am 24.5.1982

Schmitter, A. (1982) – Studies in *Heterobasidiomycetes,* part 25 – Ultrasturctural studies of some ontogenetic stages of *Ustilago scabiosae* (Sowerby) Winter. Z. Mykol. 48 (2): 261–274.

K e y W o r d s: *Ustilago scabiosae,* ultrastructure, ontogenetic stages, promycelial development, promycelium, basidiospore development, basidiospore, nucleus, transmission electron microscopy.

A b s t r a c t: The ultrastructure of some ontogenetic stages of *Ustilago scabiosae* (Sowerby) Winter has been investigated. Ultrathin sections of infected anthers of *Knautia arvensis* L. showed the intercellularly growth of the dicaryotic mycelium. Germination of teliospores, promycelial development and basidiospore formation could be studied with the aid of a flat embedding method by TEM.

Z u s a m m e n f a s s u n g: Einzelne Ontogeniestadien von *Ustilago scabiosae* (Sowerby) Winter wurden feinstrukturell untersucht. Ultradünnschnitte befallener Antheren von *Knautia arvensis* L. zeigten den interzellulären Verlauf des dikaryotischen Myzels. Mit Hilfe einer Flacheinbettung konnten Sporenkeimung, Promycelentwicklung und Sporidiensprossung im Transmissionselektronenmikroskop dargestellt werden.

Unsere Kenntnisse über Brandpilze lassen nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft noch viele Fragen offen. Um zu einem besseren Verständnis dieser Organismen zu kommen, müssen daher vorrangig ihre Entwicklungsgeschichte, ihre Feinstruktur und ihre chemischen Merkmale einer genaueren Untersuchung unterzogen werden (O b e r w i n k l e r 1977).

Zur umfassenden Charakterisierung dieser Organismen ist es von Vorteil, möglichst viele Stadien ihres Ontogeniezyklus zu kennen. Elektronenmikroskopische Merkmale sind hierfür von großer Bedeutung.

---

* Deml, G. & F. Oberwinkler – Studies in *Heterobasidiomycetes,* part 24 – On *Ustilago violacea* (Pers.) Rouss. from *Saponaria officinalis* L. (eingereicht).

Morphologie der Dauersporen

Wichtig für die Taxonomie ist die genaue Kenntnis der Morphologie der Dauersporen. Das Rasterelektronenmikroskop liefert detaillierte Informationen über die Struktur der Sporenoberflächen. Untersuchungen dieser Art wurden an verschiedenen Brandpilzarten von Schwinn (1969), Zogg&Schwinn (1971), Durrieu&Rajeriarison (1968) und Deml et al. (1981b) durchgeführt. Eine weitere Möglichkeit, Sporenoberflächen im Elektronenmikroskop darzustellen, wird mit Hilfe der Replikamethode erreicht. Khanna et al. (1966) charakterisierten auf diese Weise die Sporen von *Neovossia indica* (Mitra) Mundk. und *Tilletia caries* (DC.) Tulasne.

Mit größeren Schwierigkeiten verbunden ist die Herstellung von Ultradünnschnitten von Brandpilzsporen, da die oft recht dicken Sporenwände für die Fixierlösungen und Einbettungsmittel undurchlässig sind. Allen et al. (1971) bedienten sich der Gefrierätztechnik, um eine Aufsicht auf das Cytoplasma und die Zellorganelle der Sporen von *Tilletia caries* zu erhalten. Mit denselben Methoden beschrieben sie die Ultrastruktur der Lipidtröpfchen von *T. caries* (Gardner&Hess 1977). Gardner et al. (1975) stellten mittels eines Gefriermikrotoms dickere Schnitte ihres Sporenmaterials her und führten danach erst die eigentliche Einbettung durch. Sie konnten somit die Ultrastruktur ungekeimter Sporen von *T. caries* mit der gekeimter Sporen vergleichen.

In einer Arbeit über Form und Funktion von Basidiomycetensporen stellten Hess & Weber (1976) die Ultrastruktur von *Tilletia*-Sporen dar. Graham (1960) führte eine chemische Analyse der Sporenwandbestandteile von *Tilletia contraversa* Kühn durch und konnte einzelne Schichten differenzieren. Khanna et al. (1971, 1973) fertigten Ultradünnschnitte in Kaliumpermanganat fixierter Sporen von *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. und *Sphacelotheca reiliana* (Kühn) Clinton an und gewannen so Erkenntnisse über den Sporenaufbau. Die cytologischen Veränderungen während der Quellung ungekeimter Sporen von *Ustilago hordei* (Pers.) Lagerheim arbeitete Robb (1971) heraus.

Entwicklung des Parasiten im Wirt

Da Brandpilze parasitisch auf höheren Pflanzen leben, müssen ebenso Lokalisation und Verlauf in der Wirtspflanze untersucht werden. Audran&Batcho (1980) verglichen gesunde Antheren von *Silene dioica* (L.) Clairv. mit von *Ustilago violacea* (Pers.) Rouss. infizierten. Sie unterschieden fünf Etappen des Befalls, angefangen vom ersten Auftreten des Myzels in den Filamenten bis zur Sporenbildung und damit bis zur gesamten Zerstörung des Antherengewebes. In einer anderen Arbeit wiesen sie auch im vegetativen Gewebe von *Silene dioica* Hyphen von *U. violacea* nach. Die Bildung der Sporenornamente innerhalb sporogener Hyphen wurde am Beispiel von *Anthracoidea* von Kukkonen & Vaissalo (1964) beschrieben. Nebel (1979) und Deml et al. (1981a) untersuchten den Hyphenverlauf und die Sporenbildung bei *Ustilago maydis* (DC.) Corda, *U. pustulata (DC.)* Winter und *U. scabiosae* (Sowerby) Winter mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops. Deml & Oberwinkler (1981) befaßten sich mit der Hyphenmorphologie und der Sporenentwicklung von *Entorrhiza casparayana* (Magn.) Lagerheim.

Der Infektionsvorgang, sowie der Mechanismus der Sporenbildung von *Ustilago avenae* (Pers.) Rostr. wurde von Mills (1966) dargestellt. Kharbush (1927) beschrieb den Hyphenverlauf und die Keimung von *U. maydis* und *Tilletia tritici* (Bjerk.) Winter. Langdon & Fullerton (1975) verglichen die Sorusontogenie und die Sporenbildung der Typusarten von *Ustilago* und *Sorosporium.*

Keimung der Brandsporen

Nur wenige Autoren haben sich bisher mit der Ultrastruktur gekeimter Brandsporen beschäftigt. Brefeld (1883, 1895) und Norton (1896) lieferten ausführliche lichtmikroskopische Keimungsbeschreibungen von zahlreichen Brandpilzarten. Aus neuer Zeit stammen die ebenfalls lichtmikroskopischen Zeichnungen gekeimter Brandsporen von Zambettakis (1973).

Kollmorgen et al. (1978) beschrieben die zeitlichen Zusammenhänge zwischen Heraustreten des Promyzels und Sporidienbildung bei *Tilletia caries* anhand rasterelektronenmikroskopischer Ergebnisse. In einer zweiten Arbeit (Kollmorgen et al. 1979) befaßten sie sich mit der Ultrastruktur der primären Sporidien.

Gekeimte Brandsporen für das Transmissionselektronenmikroskop einzubetten, ist aufgrund der Kleinheit und der leichten Verletzbarkeit der Promyzelien äußerst schwierig. Ramberg & McLaughlin (1980) führten eine Flacheinbettung durch, um die Entwicklung des Promyzels und die Sporidiensprossung von *Ustilago maydis* im Elektronenmikroskop darzustellen.

Ziel der vorliegenden Arbeit: Ontogeniestadien von Ustilago scabiosae

In dieser Arbeit wurde versucht, möglichst viele Entwicklungsstadien vom Antherenbrand *Ustilago scabiosae* mit Hilfe des Transmissionselektronenmikroskops zu untersuchen. Insbesondere sollte versucht werden, mit einer Flacheinbettungsmethode Erkenntnisse über die Ultrastruktur des Promyzels und die Sporidienbildung zu gewinnen.

Material und Methoden

Ustilago scabiosae (Herb. AS 7*) wurde am 24.8.1981 in der Nähe von Tübingen auf *Knautia arvensis* L. gesammelt. Antheren, die einen Durchmesser zwischen 0,3 mm und 0,6 mm besaßen, wurden unter dem Binokular freipräpariert. Ein Teil des reifen Sporenmaterials wurde eingefroren.

Die infizierten Antheren von *K. arvensis* wurden bei 4° C in 3%iger Glutaraldehydlösung (mit Phosphatpuffer pH 7,2, Magnesiumsulfat (0,1 mM) und Saccharose (66 mM) vorfixiert. Die Fixierung erfolgte in gepufferter Osmiumtetroxidlösung (1,1%) über zwei Stunden bei Raumtemperatur; anschließend 1 Stunde Kontrastierung in Uranylacetat (1%), Entwässerung durch Äthanolreihe und Einbettung in ERL nach Spurr (1969). Die Ultradünnschnitte wurden an einem Reichert Ultramikrotom mit Diamantmesser angefertigt; Nachkontrastierung mit Bleicitrat (6 min) nach Reynolds (1963). Für die Untersuchungen stand ein Zeiss EM 9 S 2 zur Verfügung.

Die Präparation der gekeimten Brandsporen erfolgte nach folgender Methode der Flacheinbettung:
Die eingefrorenen Brandsporen wurden in Petrischalen mit H_2O Agar (1,5%), auf dem runde Dialysierschlauchstücke (Visking) von ca. 1 cm Durchmesser gelegt worden waren, zum Keimen ausgestreut (24 h). Die Membranen mit den gekeimten Brandsporen wurden mit einer zweiten derselben Größe abgedeckt, so daß durch die Adhäsion beider Membranen ein Verrutschen und Wegschwimmen von Promyzelien während der Präparation erschwert wurde. Diese Doppelmembran kam auf den Boden runder Glasgefäße von ca. 1 cm Durchmesser. Der Präparationsvorgang erfolgte in diesen Glasgefäßen wie oben beschrieben unter Verkürzung der einzelnen Präparationsschritte (30 min Vorfixierung in Glutaraldehyd, 30 min Fixierung in Osmiumtetroxid, 20 min Kontrastierung in Uranylacetat, 5 h in ERL). Die Membran wurde mit einem Tropfen frischem ERL zwischen zwei Objektträger gebracht, die zuvor mit Teflon beschichtet worden waren.

Dazu wurden gereinigte Objektträger mit einem Teflonspray (Pampus GmbH, Willich) aus ca. 30 cm Entfernung so lange besprüht, bis sich eine gleichmäßige Trübung der Glasoberflächen einstellte. Diese Objektträger kamen zum Auspolymerisieren der Teflonschicht 20 Minuten lang bei 200°C in einen Trockenschrank. Die Teflonbeschichtung ermöglichte eine bessere Ablösung des ERL-Films (Chang 1971).

---

* Herbarium A. Schmitter, Tübingen

Die auspolymerisierten ERL-Filme wurden lichtmikroskopisch untersucht, Bereiche mit gekeimten Brandsporen markiert, anschließend ausgeschnitten und mit einem Zweikomponentenkleber (UHU) auf leere ERL-Blöckchen befestigt. Mit einem Glasmesser wurden solange Semidünnschnitte angefertigt, bis die Ebene der ausgekeimten Brandsporen erreicht war, danach erfolgte die Herstellung von Ultradünnschnitten mit einem Diamantmesser. Die Schnittebene lag parallel zur Membranfläche.

Ergebnisse und Diskussion

Hyphenverlauf in den Antheren

Die Hyphen von *Ustilago scabiosae* verlaufen interzellulär (Abb. 1,2). Dies wird besonders deutlich, wenn man die Ausbreitung des Parasiten in der gesamten Anthere betrachtet (Abb. 3). Die beiden äußeren Zellschichten der Anthere werden vom Parasiten nicht erreicht. Nur in seltenen Fällen scheint der Pilz auch weiter vorzudringen (Abb. 3).

Deml et al. (1981a) stellten den interzellulären Hyphenverlauf von *U. scabiosae* im Rasterelektronenmikroskop dar, Audran & Batcho (1980) erhielten ein ähnliches Bild bei *U. violacea.* Sehr selten soll bei *U. violacea* intrazelluläres Wachstum beobachtet worden sein (Audran & Batcho 1980).

In Antheren mit einem Durchmesser zwischen 0,3 mm und 0,6 mm besitzen die Hyphen einen Querschnitt von nur 1 µm. In manchen Bereichen sind die Hyphen unterschiedlich dick (Abb. 4). Es handelt sich hier um verzweigt wachsende sporogene Hyphen, die bereits Nebel (1979) im Rasterelektronenmikroskop gesehen hat. In dieser Entwicklungsphase sind zum Teil schon Sporenanlagen gebildet.

In befallenen Antheren kommt es vereinzelt noch zur Bildung von Pollen. Man findet dikaryotisches Myzel, das umgeben ist von Pollenwandresten (Abb. 5). Audran & Batcho (1980) berichten, daß durch den Befall von *U. violacea* die normale Antherenentwicklung in einem sehr frühen Stadium der Entwicklung gestoppt wird und daß vor allem keine Meiose mehr stattfindet. Im Gegensatz dazu kommt es bei nicht massivem Befall durch *U. scabiosae* zum Teil noch zu Meiosen und rudimetärer Pollenentwicklung.

Sporenanlagen: Sporenanlagen mit zwei Kernen trifft man in diesem Entwicklungsstadium (Antherendurchmesser ca. 0,5 mm) häufig an. In den Kernen ist der Nucleolus oft stark kontrastiert und daher leicht zu erkennen (Abb. 6, 7, 8). Diese Sporenanlagen zeigen eine zunehmende Verdickung ihrer Wand (Abb. 6, 7, 8). Junge Sporen, in denen nur noch ein Kern zu erkennen ist, haben eine drei- bis viermal so dicke Wand wie zu Beginn ihrer Entwicklung (Abb. 9). Auffallend ist in diesem Entwicklungsstadium die Formenvielfalt der Mitochondrien.

Reife Sporen: Reife Sporen besitzen eine äußerst fein geschichtete, fast homogene, elektronenundurchlässige Sporenwand von ca. 1 µm Dicke. Der Durchmesser von reifen Sporen beträgt ca. 7–10 µm (Abb. 10). Der Sporeninhalt ist trotz der verhältnismäßig dicken Sporenwand gut fixiert. Anscheinend stellt die Sporenwand von *Ustilago scabiosae* für die verwendeten Fixierlösungen und Einbettungsmittel kein Hindernis dar. Die bereits von Allen et al. (1971) an Sporen von *Tilletia caries* beobachteten Plasmalemmaeinstülpungen können auch bei *U. scabiosae* nachgewiesen werden (Abb. 10, 11). Im Cytoplasma der reifen, noch nicht gekeimten Spore befindet sich ein (diploider?) Kern. Auffallend ist die große Anzahl von Lipidtröpfchen. Ebenso lassen sich zahlreiche, relativ kleine Mitochondrien erkennen. Nach Bracker (1967) geht die Spore vor der Keimung

von einem Zustand niederer Stoffwechselaktivität („Überdauerungsspore") in einen Zustand hoher Stoffwechselaktivität über, was sich in einer allgemeinen Vermehrung der Mitochondrienzahl äußert; dabei geht die Vermehrung mit einem Größenverlust der Mitochondrien einher.

Sporenkeimung: Beginnt eine Spore zu keimen, verdünnt sich die Sporenwand an einer Stelle (Abb. 10) und eine innere Schicht der Sporenwand wölbt sich nach außen (Abb. 11). Die Austrittstelle bleibt sehr eng. Nach und nach wandert das Cytoplasma mit seinem Inhalt durch diese Öffnung in das sich verlängernde Promyzel. Dabei muß sich der Kern stark verformen (Abb. 12). Wenn das Promyzel seine endgültige Länge von 15–20 μm erreicht hat, ist das gesamte Cytoplasma der Spore hinausgewandert und die Spore ohne Inhalt (Abb. 13). Häufig löst sich die Spore vom reifen Promyzel (Abb. 14).

Ultrastruktur des Promyzels und Sporidiensprossung: Das reife Promyzel ist durch drei Septen in vier Abschnitte gegliedert, von denen jeder einen Kern enthält. Die Mitochondrien vom Cristaetyp variieren stark in der Größe, auffallend ist hier die oft schlanke Form. In jedem Abschnitt findet man zahlreiche Lipidtröpfchen und zum Teil große Vakuolen. Rauhes und glattes ER sowie viele Ribosomen sind deutlich zu erkennen. Ebenso kann man in jeder der vier Promyzelzellen mehrere kleine Vesikel finden. An der Promyzelspitze sieht man in annähernd medianen Schnitten eine Ansammlung unterschiedlich geformter Vesikel (Abb. 14). Man könnte diese als einen Spitzenkörper mit vesikulären Elementen ansprechen (Girbardt 1969). Es handelt sich hier um einen Ort, wo erhöhte Stoffwechselaktivität zu erwarten ist, da bei der apikalen wie auch bei der lateralen Sporidiensprossung neue Zellen gebildet werden.
Die laterale und apikale Sporidiensprossung entspricht der Hefeknospung, wie sie für Basidiomyceten typisch ist (Oberwinkler 1978). Die Mutterzellwand, in diesem Fall die Promyzelwand, reißt bei der Sprossung auf und der für Basidiomyceten charakteristische Kragen wird sichtbar (Abb. 15, 16, 17). Das Ergebnis wiederholter Sprossungsprozesse ist ein stufenartig aufgefranster Kragen, wie er in Abb. 16 deutlich zu erkennen ist. Fernandez & Hess (1978) beschrieben solche übereinanderliegenden Sprossungsnarben für die Sporidiensprossung von *Sorosporium consanguineum* Ellis & Everh. Das Cytoplasma der Sporidienzelle wird sehr früh vom Promyzel durch Einziehen einer neuen Wandschicht getrennt (Abb. 17). Ein kurzes Sterigma, wie von Ramberg & McLaughlin (1980) bei der Sporidienbildung von *Ustilago maydis* beschrieben, kann man bei dem untersuchten *U. scabiosae* nicht finden.

Septen: Die Septen entstehen durch Einschnürung einer inneren Zellwandschicht (Abb. 14, 15). Septenporen wurden in den zahlreichen untersuchten Schnitten nicht gefunden. Das beweist jedoch nicht, daß keine vorhanden sind. Um den Septenbauplan mit eventuell vorhandenen Poren richtig erfassen zu können, müßten von einem gesamten Promyzel Serienschnitte angefertigt werden. Ramberg & McLaughlin (1980) fanden nur in wenigen Promyzelzellen von *Ustilago maydis* winzige Poren, die bei *U. scabiosae* möglicherweise auch zu erwarten wären.

Die Sporidien selbst sind wiederum in der Lage, hefeartig weiterzuwachsen (Abb. 18).

Zur Aufklärung des vollständigen Ontogeniezyklus fehlt die Beschreibung des Infektionsmechanismus. Für Brandpilze sind derartig wichtige Erkenntnisse kaum vorhanden, da die Vorgänge, die nach der Sporenkeimung in der Natur im Boden ablaufen, nur äußerst schwierig erfaßt werden können. Ein erster Schritt in diese Richtung wären breit angelegte Infektionsversuche unter optimalen Bedingungen.

Schlußfolgerungen

Die Ergebnisse zeigen die Vorteile der beschriebenen Flacheinbettung für die Darstellung von gekeimten Brandsporen im Transmissionselektronenmikroskop.

Die von Girbardt (1965) beschriebene Einbettungsmethode wurde ebenfalls an *Ustilago scabiosae* getestet, erwies sich für diesen Organismus jedoch als nicht geeignet.

Während Ramberg & McLaughlin (1980) und Kollmorgen et al. (1979) das Material zwischen den jeweiligen Präparationsschritten zentrifugierten, was oft ein Auseinanderbrechen der Promyzelien zur Folge hatte, wurde bei diesen Untersuchungen das Material während des gesamten Präparationsvorgangs keinen großen Veränderungen unterworfen, da die Keimung auf Dialysemembranen durchgeführt und diese anschließend eingebettet wurden.

Der Wert dieses schonenden Einbettungsverfahrens wird sich sicher in weiteren Untersuchungen bewähren.

Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler danke ich für die freundliche Unterstützung sowie allen Mitarbeitern des Lehrstuhls für Spezielle Botanik, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Anregungen bei der Entwicklung der Flacheinbettungsmethode verdanke ich Herrn Dr. G. Hänßler von der RWTH Aachen.

Literatur

ALLEN, J. V., W. M. HESS & D. J. WEBER (1971) – Ultrastructural investigations of dormant *Tilletia caries* teliospores. Mycologia 63: 144–156.

AUDRAN, J. C. & M. BATCHO (1980) – Aspects infrastructuraux des altérations des anthères de *Silene dioica* parasitées par *Ustilago violacea*. Can. J. Bot. 58 (4): 405–415.

– & – (1980) – Localisation d'*Ustilago violacea* (Pers.) Rouss. dans les tissus de *Silene dioica* (L.) Clairv. au stade végétatif. Ann. Phytopathol. 12 (1): 45–55.

BRACKER, CH. E. (1967) – Ultrastructure of fungi. Phytopathology 5: 343–374.

BREFELD, O. (1883) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, Heft V: Die Brandpilze. Leipzig: Verlag A. Felix.

– (1895) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, Heft XI, XII: Hemibasidii, Brandpilze. Münster: Comissionsverlag von H. Schönigh.

CHANG, J. P. (1971) – A new technique for seperation of coverglass substrate from epoxy-embedded specimens for electron microscopy. J. Ultrastruct. Rex. 37: 370–377.

DEML, G., M. NEBEL & F. OBERWINKLER (1981 a) – Light and scanning electron microscope studies of spore formation in *Ustilago pustulata* and *U. scabiosae*. Can. J. Bot. 59 (2): 122–128.

– , A. POHL & F. OBERWINKLER (1981 b) – Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 12: Brandpilze auf Polygonaceen-Arten. Z.Mykol. 47 (2): 257–270.

– & F. OBERWINKLER (1981) – Studies in Heterobasidiomycetes, part 4: Investigations on *Entorrhiza casparayana* by light and electron microscopy. Mycologia 73 (3): 392–398.

DURRIEU, G. & CH. RAJERIARISON (1968) – L'ornamentation sporale des Polygonacées (observations en microscopie éléctronique). C. R. Acad. Sc. Paris D 267: 1940–1942.

FERNÁNDEZ, J. A. & W. M. HESS (1978) – Sporidial reproduction in *Sorosporium consanguineum*: wall ontogeny. Mycologia 70: 814–820.

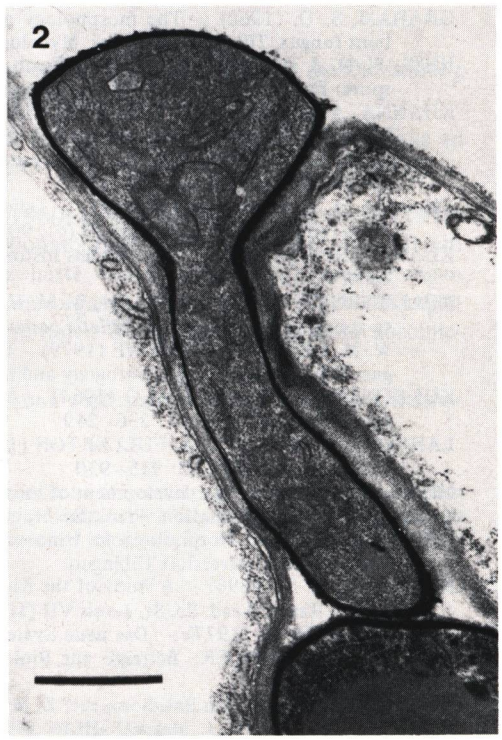
GARDNER, J. & W. M. HESS (1977) – Ultrastructure of lipid bodies in *Tilletia caries* teliospores. J Bacteriol. 13 (2): 662–671.

– , J. V. ALLEN & W. M. HESS (1975) – Fixation of dormant *Tilletia* teliospores for thin sectioning. Stain Technol. 50 (5): 347–350.

GIRBARDT, M. (1965) – Eine Zielschnittmethode für Pilzzellen. Mikroskopie 20: 254–264.

– (1969) – Die Ultrastruktur der Apikalregion von Pilzyhphen. Protoplasma 67: 413–441.

GRAHAM, S. O. (1960) – The morphology and a chemical analysis of the teliospore of the dwarf bunt fungus, *Tilletia contraversa.* Mycologia 52 (1): 97–118.
HESS, W. M. & D. J. WEBER (1976) – Form and function in basidiomycete spores. In: The fungal spore: form and function. Wiley – Interscience New York.
KHANNA, A., M. M. PAYAK & S. C. MEHTA (1966) – Teliospore morphology of some smut fungi. I. Electron microscopy. Mycologia 58 (4): 562–569.
– , – & N. PRAKASH (1971) – Teliospore morphology of some smut fungi. III. *Ustilago nuda.* Indian Phytopathol. 24: 481–486.
KHANNA, A. & M. M. PAYAK (1973) – Teliospore morphology of some smut fungi. IV. *Sphacelotheca reiliana.* Nowa Hedwigia 23 (4): 907–910.
KHARBUSH, S. S. (1927) – Recherches histologiques sur le Ustilaginées. Rev. Pathol. Veg. Entomol. agric. Fr. 15: 48–56.
KOLLMORGEN, J. F., J. V. ALLEN, W. M. HESS & E. J. TRIONE (1978) – Morphology of primary sporidial development in *Tilletia caries.* Trans. Br. Macol. Soc. 71 (2): 223–229.
– W. M. HESS & E. J. TRIONE (1979) – Ultrastructure of primary sporidia of a wheat bunt fungus, *Tilletia caries,* during ontogeny and mating. Protoplasma 99: 189–202.
KUKKONEN, I. & T. VAISSALO (1964) – An electron microscope study on spore formation in a smut. Ann. Bot. Fenn. 1: 236–249.
LANGDON, R. F. N. & R. A. FULLERTON (1975) – Sorus ontogeny and sporogenesis in some smut fungi. Austr. J. Bot. 23: 915–930.
MILLS, J. T. (1966) – The development of loose smut *(Ustilago avenae)* in the oat plant with observations on spore formation. Trans. Br. Mycol. Soc. 49 (4): 651–663.
NEBEL, M. (1979) – Morphologische Untersuchungen zur Ontogenie der Brandsporen bei *Ustilago.* Diplomarbeit Universität Tübingen.
NORTON, J. B. S. (1896) – A study of the Kansas Ustilagineae, especially with regard to their germination. Trans. Acad. Sc. St. Louis VII (10): 229–241.
OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In: FREY, W., H. HURKA & F. OBERWINKLER: Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Stuttgart. Gustav Fischer Verlag.
– (1978) – Was ist ein Basidiomycet? Z. Mykol. 44 (1): 13–29.
RAMBERG, J. E. & D. J. McLAUGHLIN (1980) – Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in *Ustilago maydis.* Can. J. Bot. 58: 1548–1561.
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.
ROBB, J. (1971) – Ultrastructure of *Ustilago hordei.* I. Pregermination development of hydrating teliospores. Can. J. Bot. 50: 1253–1261.
SCHWINN, F. J. (1969) – Die Darstellung von Pilzsporen im Rasterelektronenmikroskop. Phytopath. Z. 64: 376–379.
SPURR, A. R. (1969) – A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26: 31–43.
ZAMBETTAKIS, Ch. (1973) – Recherches sur la germination des téliospores des *Ustilaginales.* I. Différents modes de germination selon l'espèce et le milieu utilisé. Bull. Soc. Mycol. Fr. 89: 253–275.
ZOGG, H. & F. SCHWINN (1971) – Surface structures of spores of the *Ustilaginales.* Trans. Br. Mycol. Soc. 57 (3): 403–410.



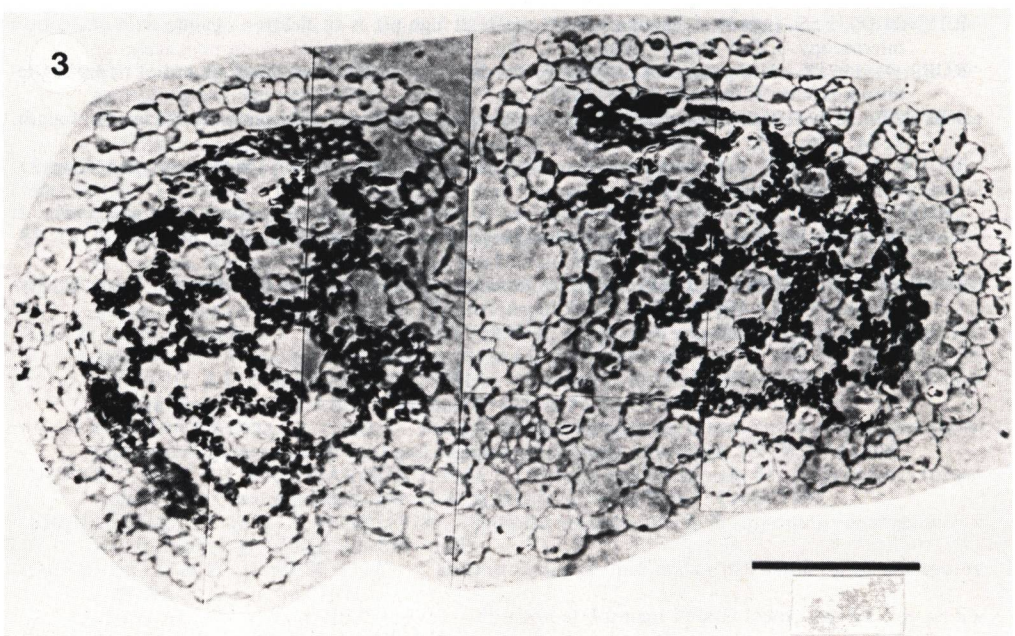
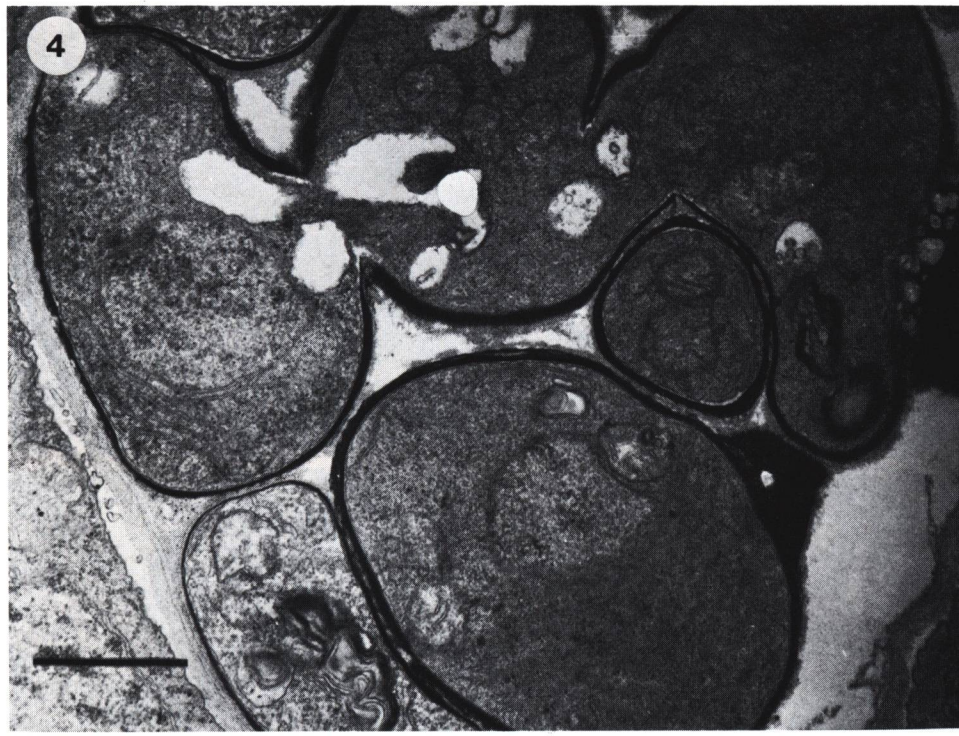


Abb. 1–9: Antherenquerschnitt von *Knautia arvensis* mit *Ustilago scabiosae*.
Abb. 1, 2: Interzellulärer Verlauf der noch sehr dünnen Hyphen; Meßstrich = 1 µm. – Abb. 3: Semidünnschnitt gefärbt mit Neofuchsin-Kristallviolett; Meßstrich = 0,1 mm.



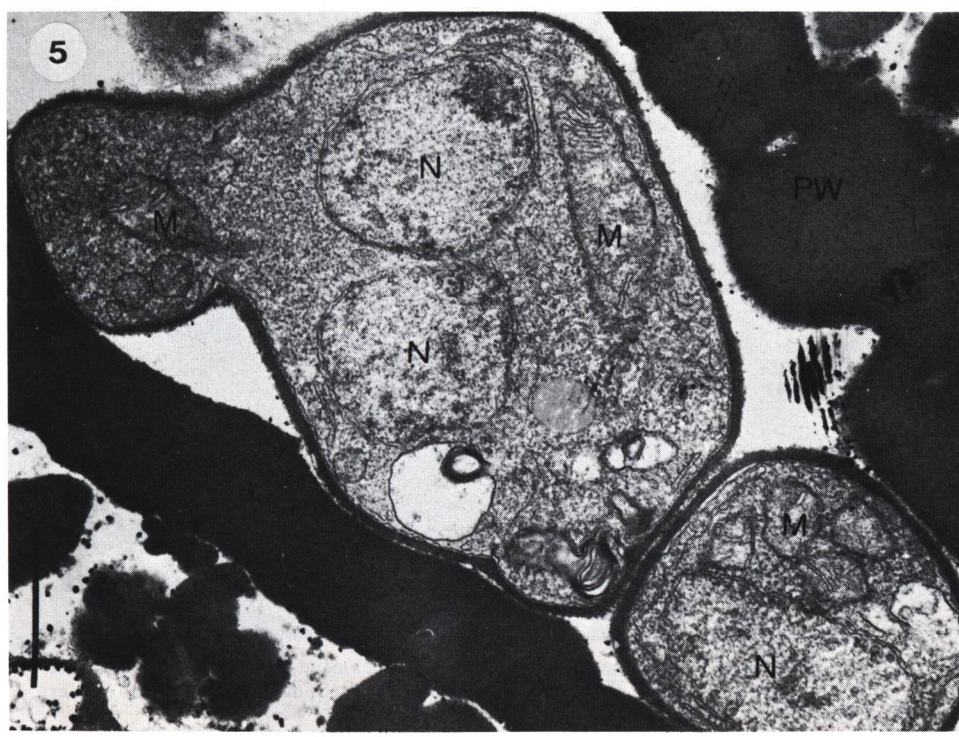


Abb. 4: Schnitt durch verzweigt wachsende sporogene Hyphen unterschiedlicher Dicke; Meßstrich = 1 μm. – Abb. 5: Dikaryotisches Myzel (Zellkern = N) umgeben von Pollenwandresten (PW), Mitochondrien (M); Meßstrich = 1 μm.

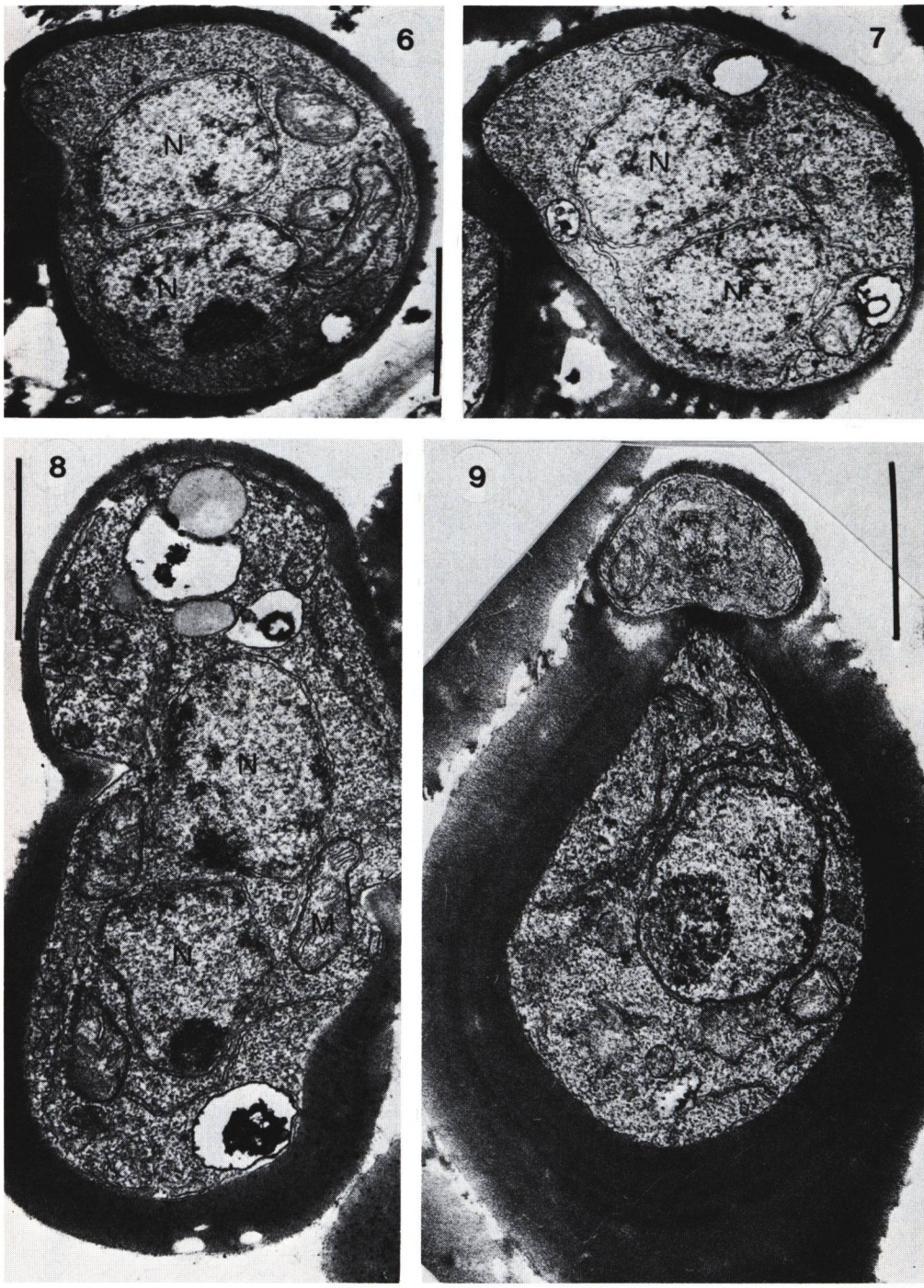
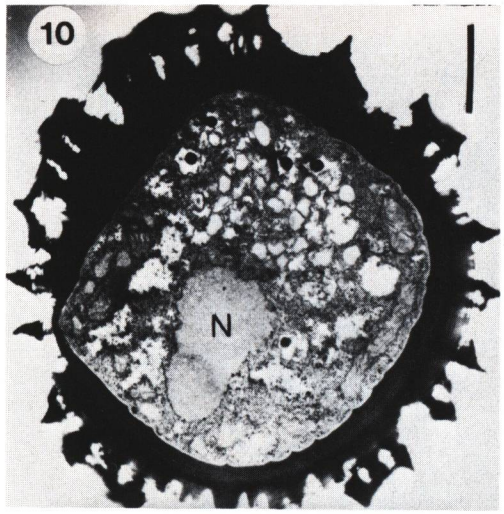
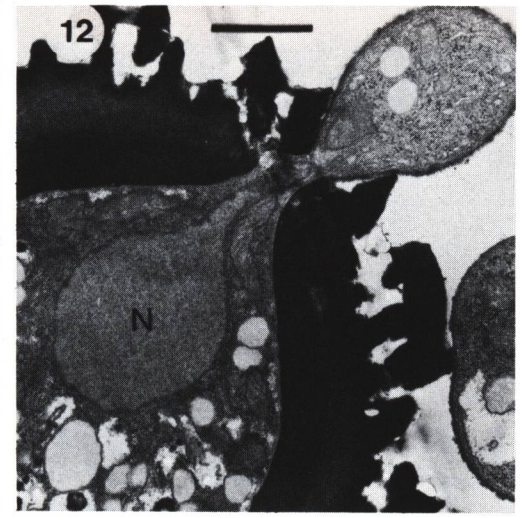


Abb. 6, 7, 8: Dikaryotische Sporenanlagen (Zellkern = N) mit zunehmend verdickter Sporenwand, Mitochondrien (M); Meßstrich = 1 μm. – Abb. 9: Sporenanlage mit dicker Sporenwand. Nur noch ein Kern (N) erkennbar; Meßstrich = 1 μm.





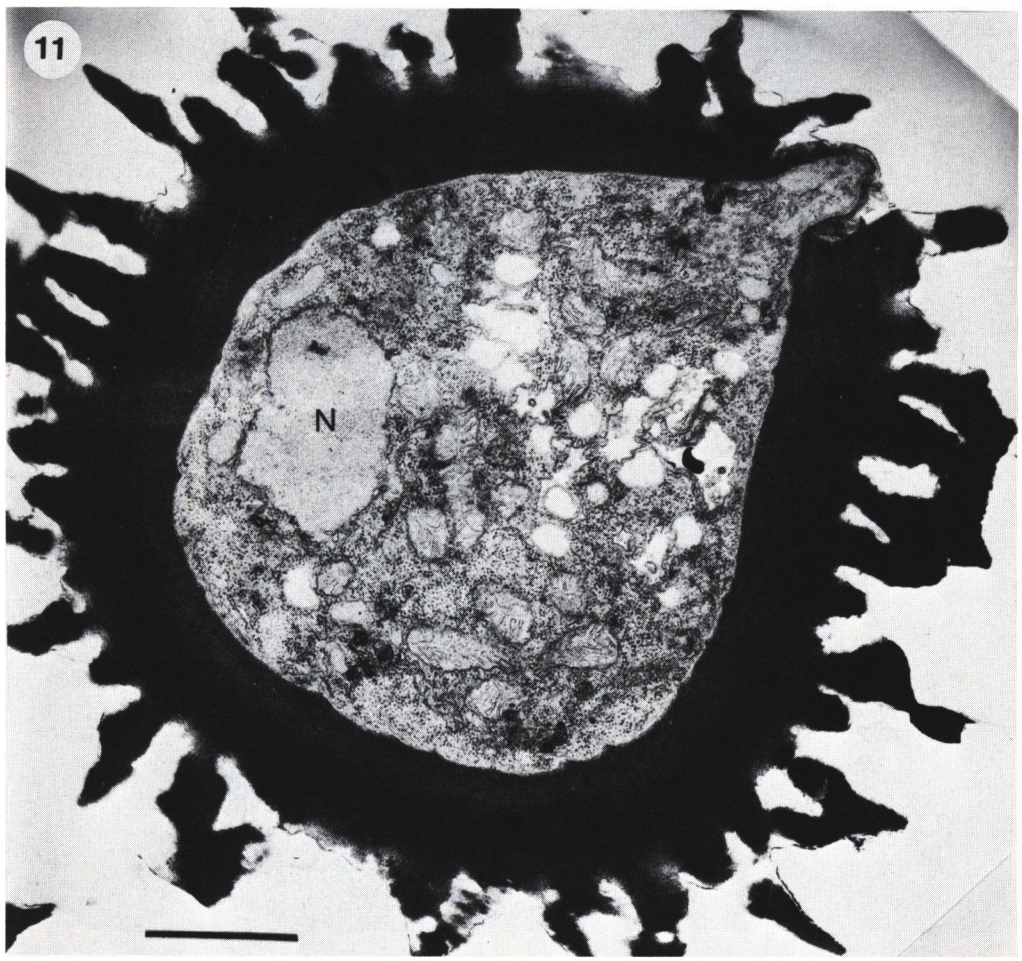


Abb. 10–18: Sporenkeimung von *Ustilago scabiosae*. – Abb. 10: Reife Spore, die zu keimen beginnt; deutlich zu erkennen die Plasmalemmaeinstülpungen, Zellkern (N); Meßstrich = 1 μm. – Abb. 11: Das Cytoplasma der Spore beginnt in das sich bildende Promyzel einzuströmen, Zellkern (N); Meßstrich = 1 μm. – Abb. 12: Zellkern (N), der durch die enge Austrittsöffnung in das Promyzel einwandert; Meßstrich = 1 μm.

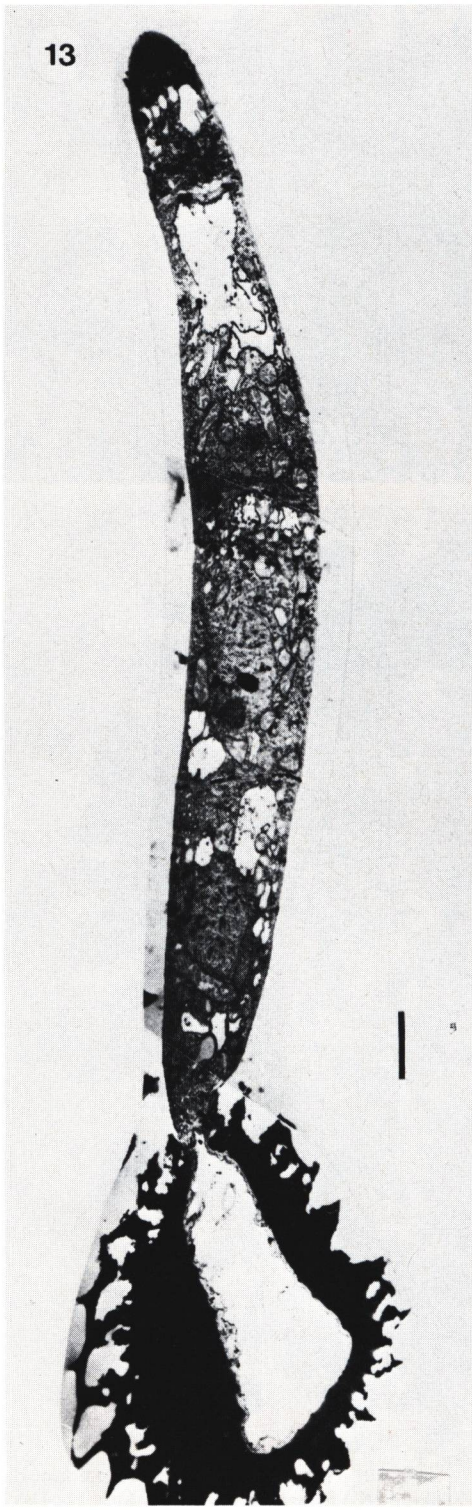
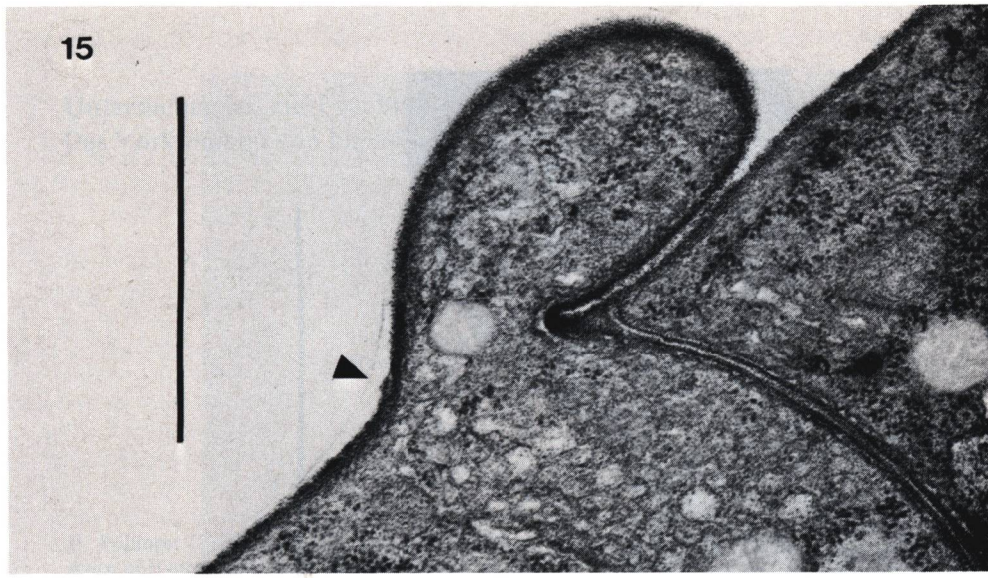


Abb. 13, 14: Ausgekeimte Brandsporen; leere Spore noch am Promyzel (Abb. 13). In Abb. 14 hat sich das Promyzel vollständig von der Mutterspore gelöst, Vakuole (V), Lipidtröpfchen (L), Zellkern (N), Mitochondrien (M); Meßstrich = 1 μm.



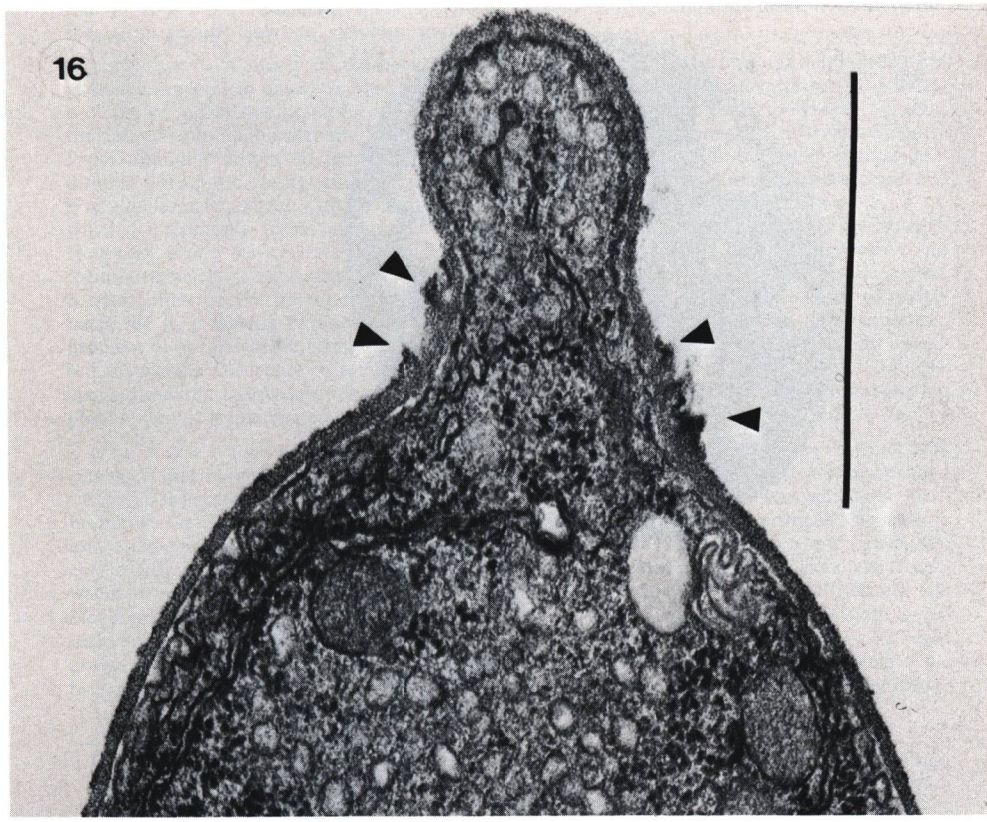


Abb. 15: Seitliche Sporidiensprossung. An der Basis ist der Kragen erkennbar; Meßstrich = 1 µm. – Abb. 16: Apikale Sporidiensprossung. Die mehrfach fransig aufgerissene Zellwand an der Basis deutet darauf hin, daß schon mehrere Sporidien abgeschnürt wurden; Meßstrich = 1 µm.

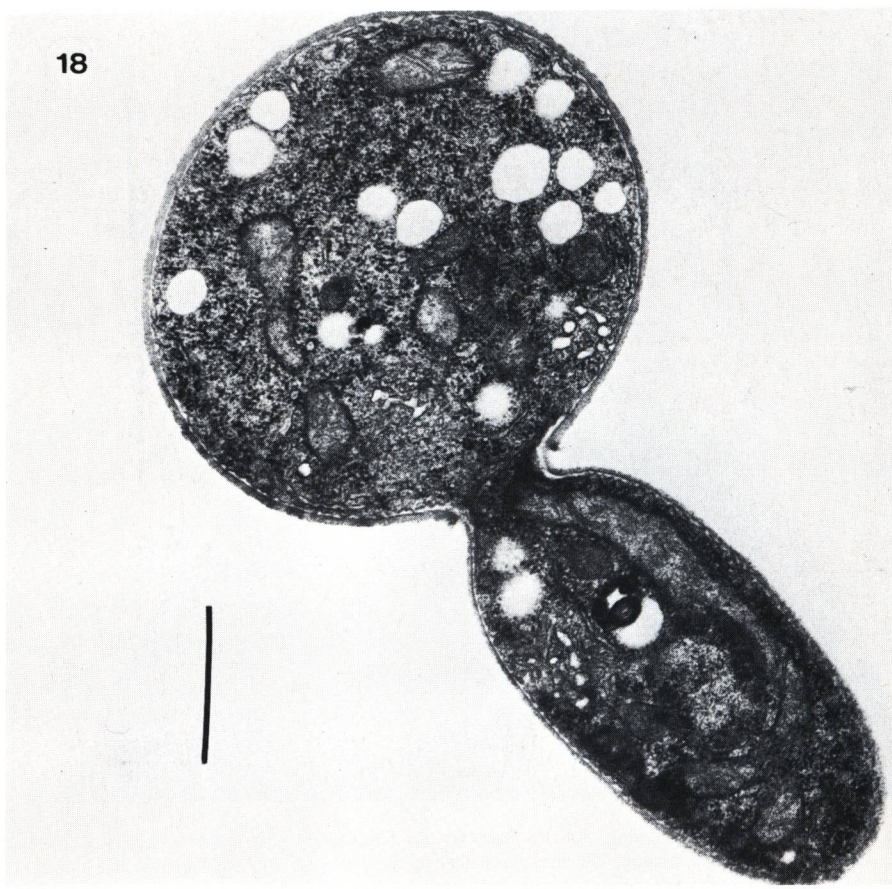


Abb. 17: Apikale Sporidiensprossung mit bereits eingezogener Zellwand; Meßstrich = 1 µm. – Abb. 18: Hefeartige Sporidiensprossung von *Ustilago scabiosae* nach dem Basidiomycetentyp; Meßstrich = 1 µm.

DGfM 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: 1982

Band/Volume: 48_1982

Autor(en)/Author(s): Schmitter A.

Artikel/Article: Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 25. Feinstrukturelle Untersuchungen zu einzelnen Ontogeniestadien von Ustilago scabiosae (Sowerby) Winter 261-274