

Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 35  
 Über die Nebenfruchtform des Primelbrandes, *Ginanniella*  
*primulicola* (Magnus) Ciferri

A. NAGLER und F. OBERWINKLER

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

Eingegangen am 26.6.1984

Nagler, A. & F. Oberwinkler (1984) – The conidial stage of *Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri. Z. Mykol. 50 (2): 253–265.

**Key Words:** *Ginanniella primulicola*, conidial stage, germination of the conidia, primary and secondary conidia, life-cycle, caryology.

**Abstract:** The infection properties and characteristics of the morphology, caryology and germination of *Ginanniella primulicola*-conidia were studied. Stages of primary and secondary conidia are arranged to form a partial life-cycle.

**Zusammenfassung:** Die Nebenfruchtform von *Ginanniella primulicola* wurde unter folgenden Aspekten untersucht: Befallsbild, Morphologie, Karyologie und Keimung der Konidien. Die Stadien der Primär- und Sekundärkonidiengeneration wurden zu einem Entwicklungszyklus zusammengestellt.

Nebenfruchtformen treten bei Arten mehrerer Gattungen der *Ustilaginales* und *Tilletiales* auf, z. B. bei *Entyloma* de Bary, *Ustilago* (Pers.) Roussel, *Thecaphora* Fingerhuth und *Ginanniella* Ciferri. Als taxonomisches Differentialmerkmal auf Gattungsebene wird das Auftreten einer Konidiengeneration nur bei *Ginanniella* Ciferri verwendet, nachdem bereits 1882 W o r o n i n für die damalige Gattung *Tuburcinia* dieses Merkmal als gattungsbegründendes Kriterium verwandte. Die Nomenklatur des auf *Primula veris* L. parasitierenden Brandpilzes wird sehr unterschiedlich gehandhabt. M a g n u s beschrieb den Parasiten 1879 als erster unter *Urocystis primulicola* Magnus. Schon kurze Zeit später benannte ihn K ü h n (1892) u. a. wegen der Art der Keimung in *Tuburcinia primulicola* (Magnus) Kühn um. Als schließlich C i f e r r i (1938) alle auf Primulaceen parasitierenden Brandpilze in der Gattung *Ginanniella* zusammenfaßte, änderte sich der Name des Primelbrandes erneut. Er wurde ab diesem Zeitpunkt von mehreren Autoren unter *Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri geführt.

Mit der Nebenfruchtform von *G. primulicola* beschäftigten sich nur wenige Autoren. Erstmals beschrieben wurde die Konidiengeneration von K ü h n (1882), der sie als *Paipalopsis irmischiae* bezeichnete. 1892 untersuchte derselbe Autor Keimungsstadien der Konidien und wies gleichzeitig durch Infektionsversuche den Zusammenhang mit der Hauptfruchtform nach. W i l s o n (1915) hatte sich ebenfalls mit der Keimungsgeschichte der Konidien des Primelbrandes beschäftigt. Bei ihm fanden sich erstmals Angaben über die karyologischen Verhältnisse auskeimender und kopulierender Konidien. In seiner Abhandlung über die Gattung *Tuburcinia* Fries erwähnte L i r o (1922)

die bei dieser Gruppe auftretende Konidiengeneration nur kurz, diskutierte aber ihren Wert als taxonomisches Kriterium. Ciferri (1938) schließlich und Ulbrich (1940) begründeten ihr Gattungskonzept von *Ginanniella* gerade auf dem Vorhandensein einer Konidiengeneration und wiesen so einer bei Brandpilzen auftretenden Nebenfruchtform, wie vormals Woronin, erhöhte Bedeutung zu.

Die Konidiengeneration von *G. primulicola* wird in dieser Arbeit unter dem Aspekt einer taxonomischen Wertung von Nebenfruchtformen bei Brandpilzen allgemein untersucht. Um hierfür eine Diskussionsgrundlage zu schaffen, werden Morphologie, Karyologie und Keimungsverlauf der Nebenfruchtform des Primelbrandes dargestellt. Es wird Ciferri's Gattungsbeschreibung von *Ginanniella* verwendet und der auf *Primula veris* parasitierende Brandpilz als *G. primulicola* (Magnus) Ciferri bezeichnet.

### Material und Methoden

*Ginanniella primulicola* (AN 3, AN 46.1) wurde im Frühjahr 1983 auf *Primula veris* gesammelt. Die untersuchten Belege stammen alle aus dem Raum Tübingen, Deutschland, und sind in den Herbarien A. Nagler und der Universität Tübingen TUB hinterlegt.

*Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri AN 3  
D, BW, Tübingen-Hagelloch, Wiese am Waldrand hinter dem Sportplatz.  
leg.: 30.4.1983

*Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri AN 46.1  
D, BW, Tübingen-Hagelloch, Wiesenrain, hinter dem Sportplatz Richtung Himbachtal.  
leg.: 10.4.1983

Um Art und Ausdehnung des Befalls genau untersuchen zu können, wurden die infizierten Wirtspflanzen unmittelbar nach dem Aufsammeln vorsichtig unter dem Binokular aufpräpariert.

Für die Keimungsansätze wurden die Kronröhren mehrerer Blüten längs geöffnet und von den Filamenten bzw. den Konnektiven der Antheren Konidien mit einer angefeuchteten Präpariernadel abgestreift. Unter sterilen Bedingungen wurden sie dann auf Medien unterschiedlicher Zusammensetzung ausgetrichen. Als Nährmedien dienten Wasser-Agar, Malzextrakt-Yeastextrakt-Pepton-Medium = MYP-Medium (Bandoni 1972), Cornmeal-Agar (DIFCO), Kartoffelglucose-Agar (MERCK) sowie 0,5%iger bzw. 2%iger Malzextrakt-Agar.

Zur Verfestigung wurde den Medien 15 g Agar/l aqua dest. hinzugefügt. Die Inkubation der beimpften Petrischalen erfolgte bei 10° bzw. 18° Celsius in Brutschränken, wobei die Dauer von Tag und Nacht jeweils 12 Stunden betrug, sowie bei Raumtemperatur. Mit den gleichen Medien wurden auch Objektträgerkulturen nach van Uden (1951) hergestellt. Zur Klärung der karyologischen Verhältnisse wurden Giemsa-Färbungen durchgeführt (Bauer 1983), wobei die Objektträgerkulturen als Ausgangsmaterial dienten. Je nach Farbtintensität der Präparate wurde bei der lichtmikroskopischen Untersuchung ein Blau- oder Grünfilter verwendet.

### Ergebnisse und Diskussion

**Befallsbild** – Von *G. primulicola* infizierte Primeln unterscheiden sich zur Zeit der Konidienphase nicht von gesunden Pflanzen. Eine Analyse von fünf Exemplaren ergab, daß stets alle Blüten einer Dolde befallen waren. Der Befall durch den Brandpilz wird von der bei *Primula*-Arten auftretenden Heterostylie nicht beeinflusst.

Infizierte Wirtspflanzen sind äußerlich an einem krümeligen, mehligartigen Belag auf dem ausgebreiteten Saum der Petalen zu erkennen. Erst nach dem Öffnen der Kronröhre wird sichtbar, daß besonders Filamente und Konnektive von der weißlichen Masse bedeckt sind. In älteren Blüten sind die Konidien auch an der Innenseite der Kronröhrenwand, am Griffel und auf der Narbe zu finden. Konidien können auch an der Außenseite der Kronröhre auftreten. Ihr Vorkommen ist dort auf fünf schmale, vertikale Streifen beschränkt. Sie befinden sich jeweils an den Stellen, wo die Filamente mit der Kronröhrenwand ver-

wachsen sind, und dehnen sich von dort in Richtung Blütenboden aus. Meistens sind die Blüten einer Dolde in ihrer Ontogenie nicht gleich weit fortgeschritten. Daher lassen sich an einem Blütenstand Befallsstadien in unterschiedlichen Entwicklungsphasen untersuchen. An sehr jungen Knospen, bei denen die Kelchblätter die restlichen Teile einer Blüte noch ganz einschließen, wird gut erkennbar, daß primär nur die sterilen Teile des Androeceums vom Parasiten infiziert sind.

**Morphologie und Karyologie** — Die Konidien des Primelbrandes sind sehr formenreich. Betrachtet man etwas von der krümeligen Masse an den Antheren unter dem Mikroskop, lassen sich folgende Formen unterscheiden (vgl. Tafel I): Viele Konidien sind rund (1), andere zeigen eine weniger regelmäßige Form und sind mit kurzen Ausstülpungen versehen (2), bei denen es sich um die ehemalige Ansatzstelle von Tochterkonidien handeln dürfte; wieder andere Konidien sind länglich und haben eine biskuitförmige Gestalt (3). Der Durchmesser kugelförmiger Konidien beträgt im Schnitt 7  $\mu\text{m}$ . Nicht selten sind zwei oder mehrere Konidien miteinander verbunden (4). Ihre deutlich abgerundete Form ist an der Kontaktstelle nur durch eine schmale, hyalin erscheinende Schicht getrennt, in deren Bereich sich die Konidien später voneinander lösen. Auf diese Weise erfolgt die Bildung von Tochterkonidien. Von solchen Formen zu trennen sind Konidien, wie sie unter 5 dargestellt sind. Das dicht plasmatische Zwischenstück ist hier sehr viel breiter als im vorher beschriebenen Fall. Derartig miteinander verbundene Konidien lassen sich auch bei heftiger Bewegung des Deckgläschens nicht voneinander trennen und die Tatsache, daß plasmaleere und fest zusammenhängende Konidienpaare häufig angegriffen werden, spricht auch dafür, daß sie sich niemals voneinander trennen. Vermutlich kann aus dem Verbindungsstück zweier Konidien durch Abrundung und Anschwellen erneut eine Konidie entstehen (6); es könnte sich hier aber auch um erste Stadien einer Keimschlauchbildung handeln.

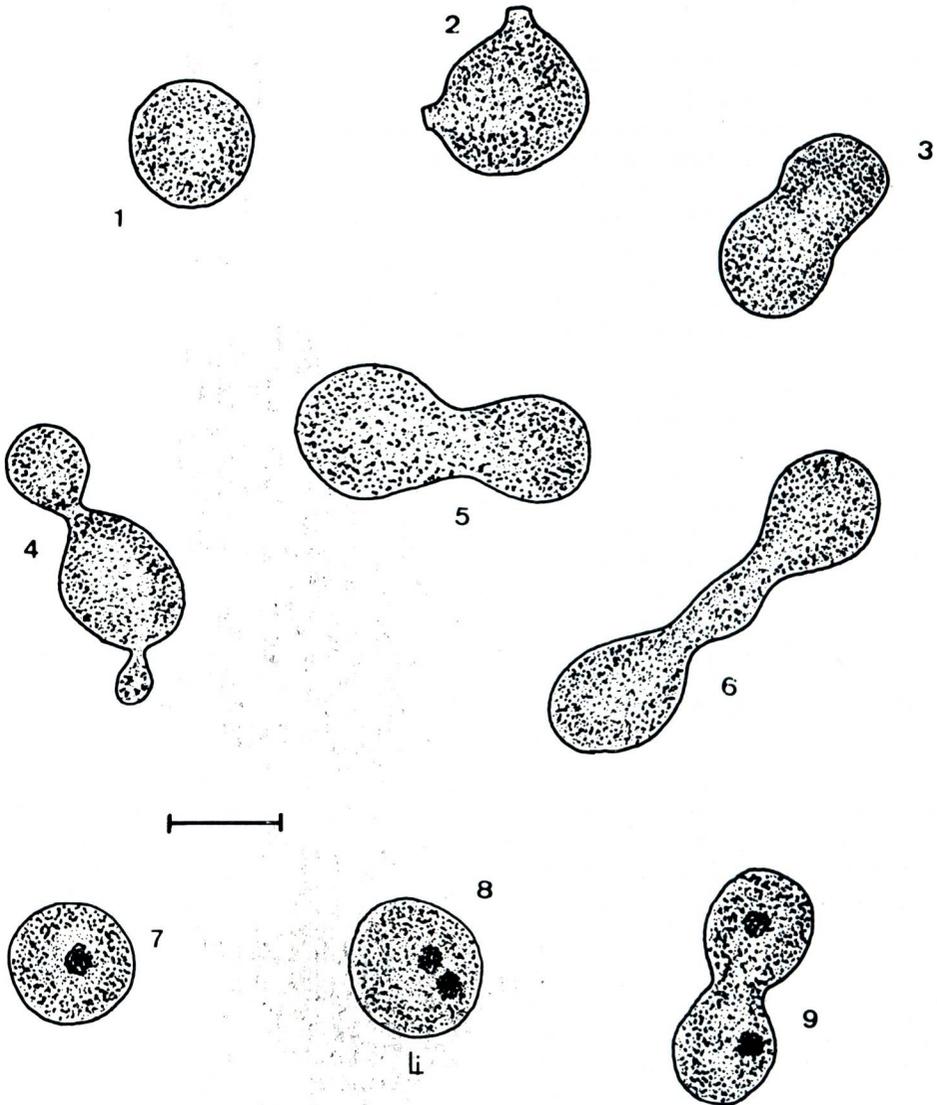
Durch Giemsa-Färbungen läßt sich zeigen, daß einzellige Konidien einen Kern besitzen (7), diese aber als Ausnahme von der Regel auch zwei Kerne enthalten können (8). Die oben beschriebenen, miteinander verbundenen Konidien besitzen durchweg zwei Kerne, wobei diese meist auf beide Konidien verteilt sind (9).

**Keimung der Konidien** — Konidien keimten auf allen verwendeten Medien. Unterschiede zeigten sich nur bezüglich der Keimrate und der Zeit, nach der die ersten Keimstadien auftraten. Am schnellsten und mit der höchsten Quote keimten die Konidien auf MYP-Medium aus. In der Regel waren nach acht Stunden die ersten Keimungserscheinungen zu beobachten. Von den gewählten Inkubationsbedingungen erwies sich die Aufbewahrung bei 18° C als am besten.

Die am häufigsten auftretenden Keimstadien sind auf Tafel II unter Berücksichtigung der Karyologie dargestellt.

Ausgangsstadien der Keimung sind einzellige Konidien (Tafel II: 1), die in den meisten Fällen einkernig sind. In selteneren Fällen besitzen sie zwei Kerne (2). Die einkernigen und einzelligen Konidien können miteinander kopulieren. Ist der Kopulationsschlauch kurz, so entsteht ein hantelförmiges Gebilde (3a), im anderen Fall bildet sich ein unterschiedlich langer, zunächst unseptierter Plasmaschlauch (4). Durch Giemsa-Färbungen konnte nachgewiesen werden, daß zwischen derartig verbundenen Konidien eine Kernwanderung stattfindet (5, 6a, 6b). Das ist besonders deutlich zu sehen, wenn das Verbindungsstück zwischen zwei Konidien länger ist und die Kerne sich gerade in ihm befinden. Manchmal kann man Stationär- von Wanderkernen unterscheiden (6a), es können aber auch beide Kerne in das Mittelstück einwandern (6b). Nach der Kern- erfolgt eine Plasmawanderung. Um ein Rückfließen des Plasma zu verhindern, wird es von der

## TAFEL I



Tafel I

Morphologie der Konidien von *Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri, wie sie an den Antheren auftreten.

- 1: Einzellige, kugelige Primärkonidie.
- 2: Konidie mit Abbruchstellen von Tochterkonidien.
- 3: Biskuitförmige Primärkonidie.
- 4: Bildung von Tochterkonidien.

- 5: Zwei durch ein kurzes, gedrungenes Zwischenstück verbundene Primärkonidien.  
 6: Längeres, sich weiter ausdifferenzierendes Verbindungsglied zwischen Primärkonidien.  
 7 + 8: Einkernige und zweikernige, jeweils einzellige Konidie.  
 9: Zusammenhängende Konidien mit je einem Kern.  
 (Die Länge des Meßstriches beträgt 5  $\mu$ m).

Table I

Morphology of the conidia of *Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri as found on the anthers.

- 1: Unicellular, globose conidium.  
 2: Conidium with places of former attachment of daughter conidia.  
 3: Biscuit-formed conidium.  
 4: Formation of daughter conidia.  
 5: Two primary conidia with a short and stout connection.  
 6: Longer, not differentiated connection-tube between primary conidia.  
 7 + 8: Uninuclear and binuclear unicellular conidia.  
 9: Connected conidia with one nucleus each.  
 (The unit length is 5  $\mu$ m).

Konidie durch mehrere Septen abgetrennt (7). Später bildet der meist das Plasma beider Konidien enthaltende Verbindungsschlauch einen Auswuchs (8a). Dieser schwillt apikal an, verlängert sich und bildet im basalen Bereich ein Septum (8b). An der Stelle, an der das Septum eingezogen wurde, kann der Keimschlauch später abbrechen (9a). Diese langgestreckten, basal verjüngten und apikal angeschwollenen Keimstadien werden in solchen Massen gebildet, daß von einer Sekundärkonidiengeneration gesprochen werden kann. Die Sekundärkonidien sind in der Regel in frühen Stadien zweikernig (10a), in selteneren Fällen einkernig (10b).

Bei den Primärkonidien, die keinen langen Keimschlauch ausbilden, findet gleichfalls, wie oben beschrieben, Kern- und Plasmawanderung statt. Aus dem apikalen Bereich dieser Konidienpaare wächst ein Keimschlauch (8c), in den das gesamte Plasma mit den beiden Kernen einwandert (8d, 8e). Zurück bleiben zwei plasmaleere und schließlich zusammenschrumpfende Konidien. Wie im vorher geschilderten Fall schwillt der Keimschlauch apikal an, bildet später im basalen Bereich ein Septum und trennt sich schließlich als eine Sekundärkonidie von dem Konidienpaar ab.

Die einzelligen und einkernigen Konidien können sofort ohne vorhergehende Kopulation auskeimen; der dabei gebildete Keimschlauch besitzt erwartungsgemäß einen Kern (8f) und trennt sich in vielen Fällen später von der Ausgangskonidie ab. Zurück bleiben Konidien, die deutliche Abbruchstellen aufweisen. Möglicherweise sind diese einkernigen Keimschläuche Vorläufer der einkernigen Sekundärkonidien (10b).

Einzellige, aber zweikernige Primärkonidien (2) können wie die einkernigen Konidien entweder mittels eines Keimschlauches auskeimen (8g) oder aber mit einer ebenfalls zweikernigen (3b), in sehr seltenen Fällen einkernigen (3c) Konidie kopulieren. Im ersten Fall entsteht über Zwischenstufen wieder eine zweikernige Sekundärkonidie (9c). Im zweiten Fall, wenn also zwei zweikernige Konidien miteinander kopulieren (8h), wird ebenfalls ein Keimschlauch gebildet, der das Plasma mit den Kernen aufnimmt. Das zurückbleibende Konidienpaar geht zugrunde (8i).

Mit dem Zweikernstadium ist die Entwicklung der Sekundärkonidien noch nicht abgeschlossen. Diese können lateral-apikal oder apikal (9b) erneut Sekundärkonidien bilden und so zu deren Vermehrung beitragen. Die Weiterentwicklung der Sekundärkonidien beginnt damit, daß sie zunächst durch ein Septum unterteilt werden (11). In diesem Zu-

stand sind sie dreikernig. Zwei der Kerne befinden sich im basalen, einer im kleineren apikalen Teil. Spätere Entwicklungsstadien der zweiten Konidiengeneration sind an der Bildung eines zweiten Septums erkennbar. Die Septen werden stets so eingezogen, daß zwei außen liegende kleinere und eine größere mittlere Zelle in der Konidie unterschieden werden können (12). Charakteristisch für die dreizelligen Sekundärkonidien sind Anzahl und Verteilung der Kerne. Sie sind so aufgeteilt, daß zwei in der mittleren und je einer in den außen liegenden Zellen sich befinden. Die einkernigen Zellen bilden einen Keimschlauch (13a, 13b). Dieser kann entweder auf die zweite einkernige Zelle der gleichen Konidie zuwachsen und eine Kopulationsbrücke bilden (14a), oder aber mit einer ausgekeimten Primärkonidie Kontakt aufnehmen (14b). Eine weitere Variante der Kopulation kann so aussehen, daß beide einkernigen Zellen einer Sekundärkonidie auskeimen

## Tafel 2

## Keimungsstadien der Primär- und Sekundärkonidien.

- 1: Einzellige und einkernige Primärkonidie.
- 2: Einzellige, aber zweikernige Primärkonidie.
- 3: Kopulierende Konidien mit je einem (a), zwei (b) oder einem bzw. zwei Kernen (c).
- 4: Kopulierende Konidien mit langem Kopulationsschlauch.
- 5: Kopulierende Konidien nach der Kernwanderung.
- 6: In den Kopulationsschlauch einwandernde Kerne.
- 7: Beginnende Septierung des Kopulationsschlauches.
- 8: Weiterdifferenzierung des Kopulationsschlauches nach der Kernwanderung: Bildung eines Keimschlauches (a, c) und Septenbildung (b), Einwanderung des Plasmas in den Keimschlauch (d), vollendete Kern- und Plasmawanderung (e). Bildung eines Keimschlauches ohne vorhergehende Kopulation (f, g) bei ursprünglich ein- bzw. zweikernigen Konidien. Kopulation zwischen zwei zweikernigen Konidien (h), nach vollendeter Kern- und Plasmawanderung (i).
- 9: Sekundärkonidienbildung: eben abgebrochene Sekundärkonidie (a), die erneut Konidien bildet (b). Sekundärkonidienbildung ausgehend von einer zweikernigen Primärkonidie (c).
- 10: Zweikernige (a) und einkernige (b) Sekundärkonidien.
- 11: Sekundärkonidie mit einem Septum und drei Kernen.
- 12: Sekundärkonidie mit vier Kernen und zwei Septen.
- 13: Keimschlauchbildung bei Sekundärkonidien, ausgehend von deren einkernigen Zellen.
- 14: Kopulation der einkernigen Zellen von Sekundärkonidien mit Keimschläuchen verschiedener Herkunft.

(Die Länge des Maßstriches beträgt 5  $\mu$ m).

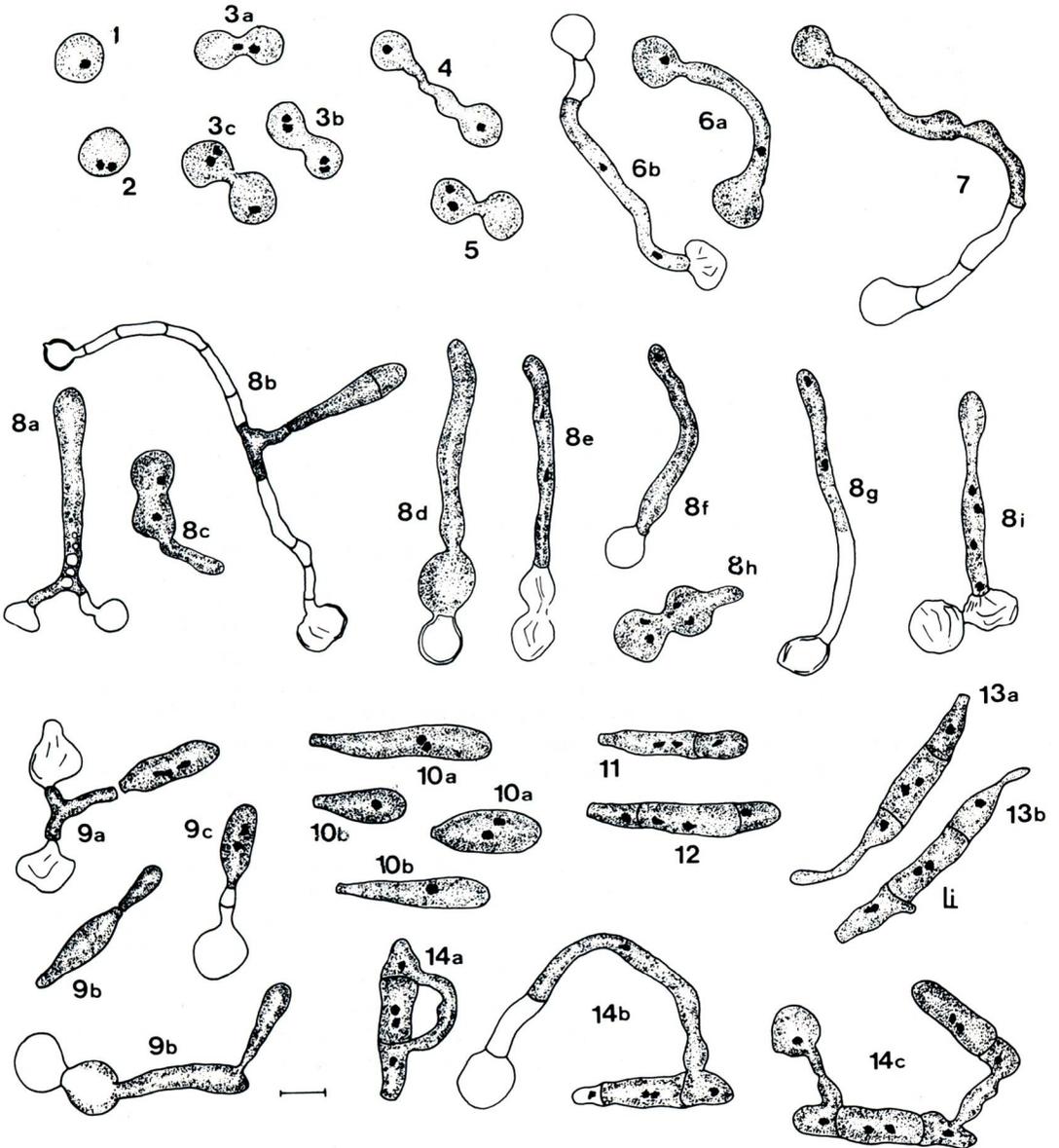
## Table 2

## Germination of the primary and secondary conidia.

- 1: Unicellular primary conidium with one nucleus.
- 2: Unicellular primary conidium, but with two nuclei.
- 3: Copulating conidia with one nucleus (a), two nuclei (b) each or one respectively two nuclei (c).
- 4: Copulating conidia with a long copulation-tube.
- 5: Copulating conidia after the migration of the nucleus.
- 6: Nuclei immigrating into the copulation-tube.
- 7: Beginning septation of the copulation-tube.
- 8: Ongoing differentiation of the copulation-tube after migration of the nuclei: formation of a germ-tube (a, c) and septation (b), immigration of the protoplasm into the germ-tube (d), terminated nucleus- and protoplasm-migration (e). Formation of a germ-tube without previous copulation (f, g) of initial one- resp. two-nuclear conidia. Copulation between two conidia, both with two nuclei (h), after migration of nucleus and protoplasm (i).
- 9: Formation of secondary conidia: disjointed secondary conidium (a), forming new conidia (b). Formation of secondary conidia starting from a two-nuclear primary conidium (c).
- 10: Secondary conidium with one nucleus (b) and two nuclei (a).
- 11: Secondary conidium with one septum and three nuclei.
- 12: Secondary conidium with two septa and four nuclei.
- 13: Formation of a germ-tube by secondary conidia starting from their single-nuclear cells.
- 14: Single-nuclear cells of the secondary conidia copulating with germ-tubes of separate origin.

(The unit length is 5  $\mu$ m).

TAFEL II



und deren auswachsende Hyphen auf die Keimschläuche einer Primär- und einer anderen Sekundärkonidie zuwachsen (14c). Die Keimungsversuche mit den Primärkonidien von *G. primulicola* zeigten, daß diese auf Temperatur und Keimungsunterlage charakteristisch reagierten. Während bei 18° Celsius inkubierte Konidien schon nach acht Stunden auskeimten, waren bei Raumtemperatur auch nach zwei Tagen fast keine Keimungs-

stadien zu erkennen. Lagen die Konidien auf dünn mit Medium beschichteten Objektträgern, so waren nach einem Tag ca. 15–20% bis zum Sekundärkonidienstadium ausgekeimt. Konidien auf einer dicken Agarunterlage hatten nach dem gleichen Zeitraum fast zu 100% Sekundärkonidien gebildet. Wurden die ausgesäten Primärkonidien sofort mit Agar abgedeckt, dann bildeten sich ebenfalls nach einem Tag massenhaft Sekundärkonidien, die aber fast ausnahmslos auf relativ langen, plasmaleeren und mit mehreren Septen versehenen Trägerhyphen saßen.

Auf der folgenden Tafel III sind die im Labor gewonnenen Keimstadien der Primär- und Sekundärkonidien nach ihrem zeitlichen Auftreten geordnet und zu einem Entwicklungszyklus zusammengestellt.

Die Entwicklung der Primärkonidien beginnt damit, daß zwei konträrgeschlechtliche einkernige Konidien (1) miteinander kopulieren. Die Länge des Kopulationsschlauches kann klein (2) oder größer sein (3). Nachfolgend findet eine Kern- und Plasmawanderung statt (4), so daß meist das gesamte Plasma auf eine Konidie oder auf ein Stück des Verbindungsschlauches konzentriert ist. In der nächsten Entwicklungsphase erfolgt die Bildung eines Keimschlauches (5), der allmählich die für eine Sekundärkonidie typische Gestalt annimmt, sich basal verjüngt und apikal verdickt. Dieses Stadium ist zweikernig und löst sich durch Bildung eines Septums vom Entstehungsort ab (6). In einer Art Mikrozyklus kann eine Sekundärkonidie auf verschiedene Weise neue, gleichgestaltete Konidien bilden (7). Die Sekundärkonidien sind in ihren frühen Entwicklungsphasen stets zweikernig. Ihre Gestalt kann von langgestreckt und mehr oder weniger schlank, zu kurzen und gedrungenen Formen variieren. Offensichtlich ist das Sekundärkonidienstadium wenigstens bei der *in vitro* durchgeführten Untersuchung ein zentraler Punkt des Keimungsablaufes, denn unabhängig von den verschiedenen Ausgangsstadien können sie auf mehreren Wegen gebildet werden. Keimt etwa eine einkernige Primärkonidie mittels eines Keimschlauches, also ohne vorhergehende Kopulation, aus (5a), so kann auch dieser einkernige Keimschlauch zur charakteristischen Gestalt einer Sekundärkonidie anschwellen (6a, b) und später ebenfalls mittels eines Septums abgelöst werden. Einkernige Sekundärkonidien lassen sich in der Tat, wenn auch selten, auffinden. Keimt eine zweikernige Primärkonidie (1a) mittels eines Keimschlauches aus (5b), wird auch hier alsbald durch Einzug eines Septums ein Teil des Keimschlauches als Sekundärkonidie abgegliedert (6c).

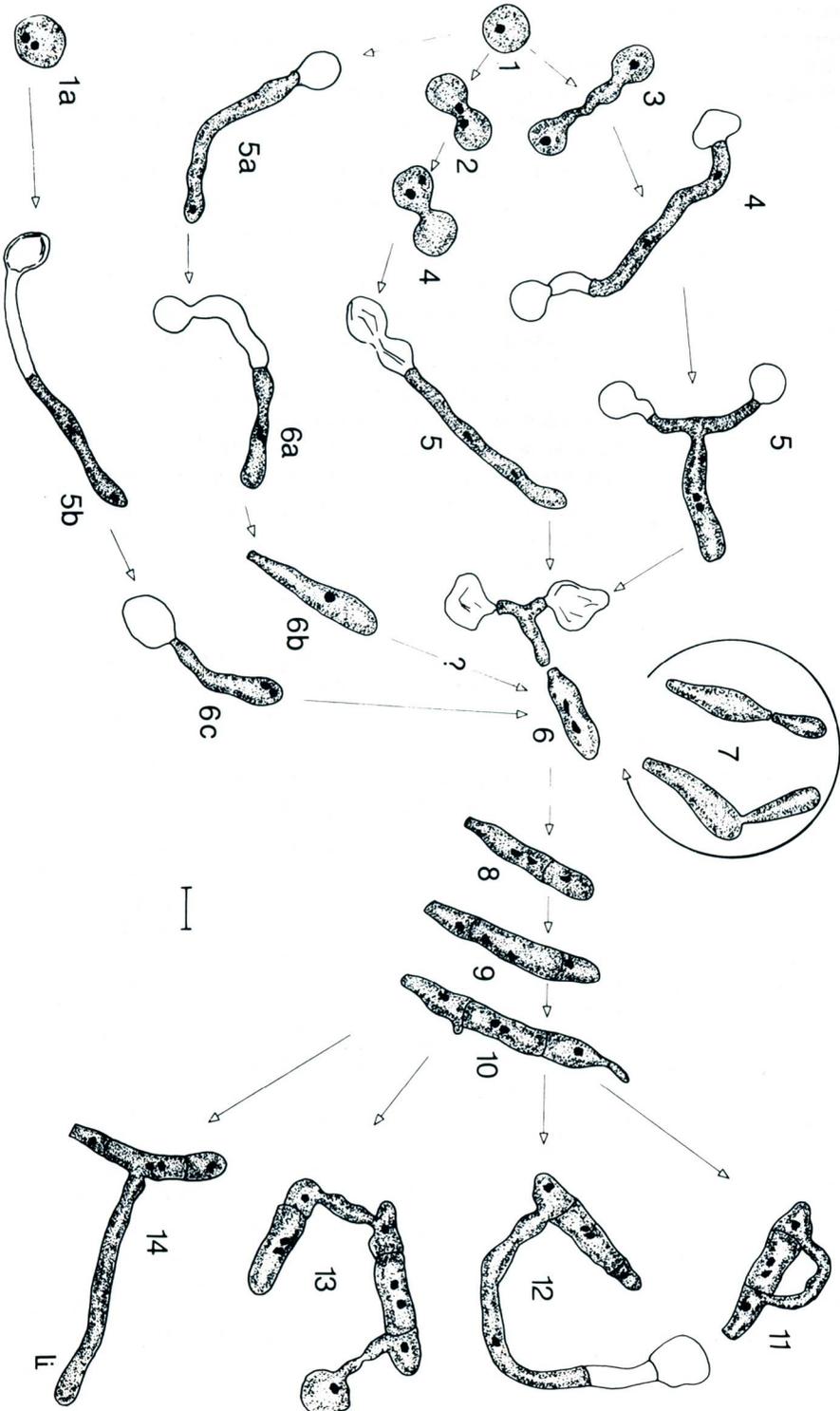
Wie erwähnt, ist die zweite Konidiengeneration zunächst zweikernig. Nacheinander werden in die Sekundärkonidien zwei Septen eingezogen (8, 9). Eine ältere Sekundärkonidie ist also dreigeteilt und besitzt vier Kerne, von denen sich zwei in der mittleren größeren Zelle und je einer in den beiden äußeren Zellen befinden. Die einkernigen Zellen der gleichen Sekundärkonidie können auskeimen (10) und die dabei entstehenden Keimschläuche miteinander (11) oder mit den Keimschläuchen einer Primär- und einer Sekundärkonidie kopulieren (12, 13). Die mittlere zweikernige Zelle kann zwar auch mittels eines Keimschlauches auswachsen, dieser nimmt aber nie Kontakt mit anderen Keimschläuchen auf (14).

#### Tafel 3

Entwicklungszyklus der Nebenfruchtform von *Ginanniella primulicola*. Vergleichbare Stadien sind mit gleichen Nummern versehen. Erklärungen zur Tafel finden sich im Text.  
(Die Länge des Maßstriches beträgt 5  $\mu\text{m}$ ).

#### Table 3

Life-cycle of the conidial-stage of *Ginanniella primulicola* (Magnus) Ciferri. Comparable stages are indicated with identical numbers. Further explanation of table III see text.  
(The unit length is 5  $\mu\text{m}$ ).



TAFEL III

Angesichts einer vierkernigen Sekundärkonidie stellt sich die Frage, ob in ihr zu irgendeinem Zeitpunkt Meiose stattgefunden hat. Während der Entwicklungsphase bis zur zweikernigen Konidie konnte nach den vorliegenden Ergebnissen keine Kernteilung stattgefunden haben. Zwischen der zweikernigen Primärkonidie und der vierkernigen Sekundärkonidie liegt das dreikernige und septierte Entwicklungsstadium (Tafel III: 8). Würde man den Ablauf einer Meiose voraussetzen, dann dürften zu keinem Zeitpunkt drei Kerne gleichzeitig auftreten, da sich bei einer Reduktionsteilung die Kerne stets synchron teilen (B a u e r 1984). Zudem konnten bei kopulierenden Primärkonidien auch nach der Kernwanderung keine Stadien aufgefunden werden, die auf eine vorausgegangene Karyogamie hindeuten würden. Betrachtet man ausgekeimte Sekundärkonidien, kann mit eindeutiger Sicherheit nur festgestellt werden, daß je zwei der vier Kerne genetisch gleich sind. Wären nämlich alle vier Kerne identisch, dürften keine Kopulationsstadien zu erwarten sein. Es ist also sehr viel wahrscheinlicher, daß in der durch eine vorausgegangene Kopulation zweikernig gewordenen Primärkonidie Mitosen ablaufen, durch die zwei verschiedene Kernpaare entstehen. Sinn und Zweck der Sekundärkonidienphase liegt nach den derzeitigen Erkenntnissen offenbar in dem Erreichen des dikaryotischen Zustandes. Unter diesem Aspekt erscheint es als einsichtig, daß die bereits dikaryotische mittlere Zelle einer Sekundärkonidie, soweit beobachtet, nie Kontakt mit anderen Keimschläuchen aufnimmt.

Welches das infektiöse Stadium im hier dargestellten Entwicklungszyklus der Konidiengeneration ist, wird durch entsprechende Versuche noch zu ermitteln sein. Infektionsfähig könnte einerseits der von kopulierenden Primärkonidien gebildete dikaryotische Keimschlauch, andererseits aber auch die von ausgekeimten Sekundärkonidien gebildeten, ebenfalls dikaryotischen Hyphen sein.

Der Übergang von ursprünglich zwei- zu vierkernigen und septierten Sekundärkonidien, ebenso das Auftreten zweikerniger Primärkonidien, die keinerlei Hinweise auf eine vorausgegangene Kopulation zeigen, ist noch ungeklärt und wird Ziel weiterer Untersuchungen sein.

Über den oben beschriebenen Keimungsablauf sowie über die dabei vorgefundenen karyologischen Verhältnisse finden sich in der Literatur keine Angaben.

Die Konidiengeneration von *Ginanniella primulicola* ist dadurch, daß sie auch an einer geöffneten Blüte nicht leicht entdeckt werden kann, oft übersehen worden. M a g n u s (1879) erwähnt nur die Hauptfruchtform von ‚*Urocystis primulicola*‘ und B r e f e l d (1895) betont bei der Abhandlung von *Tuburcinia primulicola* (B r e f e l d: *Tubercinia primulicola*) innerhalb seiner ‚Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie‘, daß Konidien bei diesem Brandpilz nicht beobachtet worden seien. Ausführlich ist K ü h n 1892 auf die Nebenfruchtform des Primelbrandes eingegangen. Neben der Beschreibung der auftretenden Konidienformen hat K ü h n auch deren Keimung untersucht. In diesem Zusammenhang berichtet er: „Ein Teil der Sporen keimt nicht in einem längeren, gleichmäßig dünnen Keimfaden aus, sondern bildet einen kürzeren Keimschlauch und an der Spitze desselben ein Sporidium. Diese Sporidien isolieren sich nach voller Ausbildung, sind länglich, an beiden Enden abgerundet und oft an der oberen Hälfte mehr verbreitert. Sie erzeugen ähnliche Keimfäden, wie die meisten Sporen, bilden aber auch zuweilen sekundäre Sporidien.“ Aus dem Kontext geht klar hervor, daß K ü h n mit den von ihm bezeichneten Sporen nichts anderes als Konidien gemeint hat. Seine Beschreibung der Konidienmorphologie sowie der ersten Keimstadien, wie sie bereits auf den Antheren angetroffen werden können, stimmen völlig mit den hier im Labor gewonnenen Ergebnissen überein. Bei K ü h n s länglichen, an beiden Seiten abgerundeten und oft an der Spitze verbreiterten Sporidien könnte es sich rein der Beschreibung nach um die hier als Sekun-

därkonidien bezeichneten Konidienformen handeln. Im Gegensatz zu den eigenen Beobachtungen hat Kühn solche Sporidien stets nur an einer einzelnen Konidie entstehen sehen und sie nie als das Ergebnis einer vorausgegangenen Kopulation beschrieben. Über eine Ausbildung von Septen an den von ihm als Sporidien bezeichneten Konidienformen erwähnt Kühn nichts. Ebenfalls beschrieben wird die Nebenfruchtform des Primelbrandes von Wilson (1915). Erstmals, soweit die Literatur hierüber bekannt ist, werden eng miteinander verbundene Primärkonidien als konjugierende Konidien bezeichnet und es werden in diesem Zusammenhang Kerne erwähnt, die mittels einer Verbindungsbrücke von einer Konidie in die andere wandern. Wilsons Ergebnisse konnten anhand der eigenen Untersuchungen bestätigt werden. Auch von ihm werden außer Keimschläuchen, die aus kopulierenden Konidienpaaren entstehen, keine weiteren Keimstadien beschrieben. Liro (1922) und Ulbrich (1940) beschränken sich auf die Beschreibung der Konidienmorphologie. Während von Liro dem systematischen Stellenwert einer Konidien-generation nur geringe Bedeutung beigemessen wird, wird diese von Ciferri (1938) und Ulbrich (1940) als Merkmal mit hoher taxonomischer Aussagekraft eingestuft. Ciferri begründet auf dem Vorkommen einer Nebenfruchtform die Gattung *Ginanniella*.

Die Typusart der Gattung *Ginanniella*, *G. trientalis*, besitzt ebenfalls eine keimfähige Nebenfruchtform. Die Konidien von *G. trientalis* wurden erstmals 1882 von Woronin beschrieben und ihre Keimungsgeschichte untersucht. Nach seinen Angaben keimen die birnenförmigen Konidien mittels eines Keim Schlauches aus, der je nach Austrittsstelle an der Konidie eine unterschiedliche Länge erreichen kann. Der Keim Schlauch nimmt in späteren Entwicklungsphasen das gesamte Plasma der Konidie auf und bildet Septen, die den hyalinen vom plasmaführenden Teil des Keim Schlauches trennen. An seiner Spitze werden Konidien abgeschnürt, die Form und Gestalt der ersten Konidiengeneration haben, und die von Woronin als „secundäre Conidien“ bezeichnet werden. Weitere Keimungsstadien hat Woronin an seinen in Wassertropfen ausgestreuten Konidien nicht beobachtet.

Einen Vergleich zwischen den Nebenfruchtformen von *G. trientalis* und *G. primulicola* zu ziehen, fällt schwer. Es sind nur wenig vergleichbare Daten vorhanden. Ein grundlegender Unterschied zeigt sich rein äußerlich bezüglich des Befallsbildes. Bei *G. trientalis* dehnen sich die Konidienlager auf der Unterseite der Blätter aus, während sie bei *G. primulicola* auf das Androeceum beschränkt sind. Die Konidienkeimung von *G. trientalis* wurde selbst nicht untersucht, so daß gleiche Ausgangsbedingungen nicht gegeben sind. Woronins ausführliche Beobachtungen berücksichtigen jedoch die karyologischen Phänomene nicht. Von Kopulationserscheinungen zwischen Konidien wird nichts erwähnt. Die von ihm beschriebenen sekundären Konidien sind nicht mit der bei *G. primulicola* erwähnten Sekundärkonidiengeneration vergleichbar. Während sich nach der Woroninschen Darstellung primäre und sekundäre Konidien morphologisch nicht unterscheiden lassen, ist dies bei *G. primulicola* ein auffälliges Merkmal. Als sekundär werden hier Konidien bezeichnet, die in Massen zeitlich nach der ersten Konidiengeneration gebildet werden und die sich sowohl morphologisch als auch karyologisch grundlegend von Primärkonidien unterscheiden. Primärkonidien, die ihresgleichen bilden, also sekundäre Konidien im Sinne Woronins abschnüren, treten auch bei *G. primulicola* auf; die Art der Konidienbildung geschieht jedoch stets durch Abschnürung von der Mutterkonidie. Stellt man also die für *G. trientalis* beschriebenen Keimstadien der Konidien den bei *G. primulicola* gefundenen gegenüber, dann könnten bestenfalls die allerersten Entwicklungsphasen miteinander verglichen werden (vgl. Tafel I:4 und Tafel III:1, 5a).

Wie schon eingangs erwähnt, wurde die Nebenfruchtform des Primelbrandes u. a. daraufhin untersucht, ob sie als Kriterium zur Gattungsabgrenzung herangezogen werden kann. Es fällt immer wieder auf, daß in der Fachliteratur gerade das Auftreten eines Konidienstadiums sehr unterschiedlich gewertet wird. Kühn (1882, 1892), der als erster die Konidienform von *G. primulicola* beschreibt, weist auf dieses Problem sehr deutlich hin, wenn er schreibt: „Es war nun aber noch die Frage zu erörtern, ob damit auch für die Gattung *Urocystis* die Möglichkeit des Vorkommens von Conidienformen erwiesen sei, oder ob vielleicht der Primelbrand aus dieser Gattung auszuschneiden sei.“ Kühn trifft dann im folgenden eine klare Entscheidung, wenn er betont, daß „die wesentlichste Differenz zwischen *Tuburcinia* und *Urocystis* . . . in der Keimungsform liegt“. Er mißt also dem Auftreten einer Nebenfruchtform keinen entscheidenden taxonomischen Wert bei. Ganz ähnlich wie Kühn beurteilen Liro (1922) und Ulbrich (1940) das Auftreten von Konidiengenerationen bezüglich systematischer Wertung. Obwohl Liro einräumt, daß man *T. primulicola* und *T. trientalis* wegen der hier vorhandenen Konidiengeneration als Vertreter einer besonderen Gattung ansehen könnte, bezeichnet er es klar und deutlich im gleichen Absatz als „Mißlichkeit, auf solchen Gründen Gattungen im allgemeinen aufzustellen“. Mit Liro stimmt Ulbrich (1940) überein. Er sieht eine Mycelkonidiengeneration nicht als ein ausreichendes Merkmal an, um nur damit Gattungen gegeneinander abzugrenzen. Schon vor ihm hatte Wilson (1915) das Auftreten einer Konidiengeneration nur dann als taxonomisch verwertbar bezeichnet, wenn es zusammen mit anderen Merkmalen als gleichrangig eingestuft wird. Einzig Woronin (1882) und Ciferri (1938) weisen einer bei Brandpilzen auftretenden Nebenfruchtform wichtigen taxonomischen Wert zu. Sie begründen gerade darauf die von ihnen neu umschriebenen Gattungen *Tuburcinia* Fries emend. Woronin bzw. *Ginanniella* Ciferri.

Die Frage nach der Beurteilung von Konidienphasen bei den Ustilagineen ist in der Tat nicht leicht zu beantworten. In der Einleitung wurde erwähnt, daß bei Arten mehrerer Gattungen der *Tilletiales* und *Ustilaginales* Konidienformen anzutreffen sind. Die Befallsbilder sind dabei schon auf Gattungsebene recht heterogen. So können sie auf Blattober- bzw. Unterseite beschränkt sein oder nur im Bereich des Androeceums auftreten. Das Befallsbild von *Ginanniella trientalis* weist mit seinen auf den Blättern befindlichen Konidienlagern deutlich auf *Entyloma* hin, während es bei den Vertretern der Gattungen *Ginanniella* und *Thecaphora* fast identisch ist. Von den genannten Gattungen gehören alle der Ordnung der *Tilletiales* an; nur *Thecaphora* wird unter den *Ustilaginales* aufgeführt. Betrachtet man den Aufbau der Brandsporen, dann liegen überall außer bei *Entyloma* Sporenballen vor. Von den Gattungen, die durch Sporenballen charakterisiert sind, setzt sich *Thecaphora* durch Ornamentierung und dem Vorkommen von Keimpori von den restlichen Gruppen ab. Die Zugehörigkeit der genannten Brandpilzgattungen zu den *Tilletiales* bzw. *Ustilaginales* ist zumindest für *Entyloma* und *Ginanniella* durch die Art der Keimung eindeutig definiert. Es sind also in den verschiedensten Gruppen gleiche Merkmale ganz unterschiedlich miteinander kombiniert. Das erschwert zusätzlich die taxonomische Wertung einer bei Brandpilzen auftretenden Nebenfruchtform. Was das Auftreten von Nebenfruchtformen im System der Brände betrifft, so ist es leicht möglich, wie es mehrmals eingeräumt wird (z. Bsp. Woronin 1882, Ulbrich (1940), daß bei vielen Arten Nebenfruchtformen zwar vorhanden, aber noch nicht entdeckt sind. Ihr Auffinden wird dadurch zusätzlich erschwert, daß sie im Gegensatz zur Sporengeneration rasch vergänglich sind.

Die bisher gefundenen und in dieser Arbeit dargelegten Ergebnisse zeigen, daß die Konidiengenerationen des Primelbrandes eine zweite wichtige keimfähige Phase neben der

Sporengeneration darstellen. Mit den hier präsentierten Daten allein kann jedoch die Frage nach dem taxonomischen Stellenwert von bei Bränden auftretenden Nebenfruchtformen nicht beantwortet werden. Das kann erst dann sinnvoll geschehen, wenn detailliertere Erkenntnisse über ihre Verteilung innerhalb der *Ustilaginales* und *Tilletiales*, über Befallsbilder und über ihre Art der Keimung vorliegen.

#### Literatur

- BANDONI, R. (1972) – Terrestrial occurrence of some aquatic hyphomycetes. *Can. J. Bot.* 50: 2283–2288.
- BAUER, R. (1983) – Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an *Uredinales*; Dissertation, Tübingen.  
– (1984) – Persönliche Mitteilungen.
- BREFELD, O. (1895) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie 12: 180 f.
- CIFERRI, R. (1938) – *Flora Italica Cryptogama, Pars I, Fungi*.
- KÜHN, J. (1882) – *Paipalopsis Irmischiae*. *Irmischia* 7: 39–40.  
– (1892) – Über die Entwicklungsgeschichte des Primelbrandes. *Sitzungsber. naturf. Ges. Halle* 110–115.
- LIRO, I. J. (1922) – Über die Gattung *Tuburcinia* Fries. *Ann. Univ. Fenn. Aboensis Ser. A* 1 (1).
- MAGNUS, P. (1879) – *Sitzungsberichte Bot. Verein Prov. Brandenburg; Hedwigia* 2: 17–21.
- UDEN, H. VAN (1951) – Eine einfache Methode zum Studium der Pilzmorphologie im allgemeinen und der vegetativen Anastomosen im besonderen. *Arch. Dermatol. Syphilis* 193: 468–484.
- ULBRICH, E. (1940) – Über die Tilletiaceen-Gattungen *Tuburcinia* FRIES (1832), *Urocystis* RBH. (1856) und *Ginanniella primulicola* Ciferri (1938). *Notizbl. Bot. Garten u. Museum Berlin* 15(1): 68–84.
- WILSON, M. (1915) – The life history and cytology of *Tuburcinia primulicola* Rostrup. *British Ass. Rep., sect. K. Manchester*.
- WORONIN, M. (1882) – Beitrag zur Kenntnis der Ustilagineen. *Abh. Senckenb. naturf. Ges.* 12: 559–591.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.  
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

[www.dgfm-ev.de](http://www.dgfm-ev.de)

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

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

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



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

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

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [50\\_1984](#)

Autor(en)/Author(s): Nagler A., Oberwinkler Franz

Artikel/Article: [Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 35. Über die Nebenfruchtform des Primelbrandes, \*Ginanniella primulicola\* \(Magnus\) Ciferri 253-265](#)