

**Urocystis Rabenhorst und Ginanniella Ciferri
zwei eigenständige Gattungen?
Urocystis galanthi Pape und Ginanniella primulae (Rostrup) Ciferri***

A. NAGLER

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

Eingegangen am 11.4.1987

Nagler, A. M. (1987) – On the delimitation of the genera *Urocystis* Rabenhorst and *Ginanniella* Ciferri. Z. Mykol. 53(2): 331–354.

Key Words: *Urocystis* Rabenhorst, *Ginanniella* Ciferri, *Tuburcinia* Fries, *Paipalopsis irmischiae*, *Urocystis cortusae*, *U. galanthi*, *U. leucoji*, *Ginanniella primulae*, *G. primulicola*, germination, septal pore, generic status.

Abstract: Three species of the genus *Ginanniella* Cif. (*G. primulae*, *G. primulicola*, *G. trientalis*) and ten species of *Urocystis* Rbh. (*U. agropyri*, *U. anemones*, *U. colchici*, *U. cortusae*, *U. eranthidis*, *U. ficariae*, *U. galanthi*, *U. leucoji*, *U. ranunculi*, and *U. syncocca*) have been examined. For ten species altogether six characteristics have been considered: the conidial stage (so far present), the morphology of the hyphae, the formation and morphology of the spore balls, germination (so far succeeded), haustoria, and septal pores, excepting *G. primulicola*, *U. cortusae* and *U. leucoji*, for which only the morphology of the spore balls and the conidial stage were studied. Two representative species and two criteria had been selected, i. e. *Ginanniella primulae* and *U. galanthi*, resp. the mode of germination and the morphology of septal pore, two features which are considered to be highly conservative. The germination of *U. galanthi* was described for the first time. The problem of congenerity of *Urocystis* Rbh. and *Ginanniella* Cif. is discussed and it is proposed to reintegrate *Ginanniella* Cif. into *Urocystis* Rbh.

Zusammenfassung: Drei Arten der Gattung *Ginanniella* Cif. (*G. primulae*, *G. primulicola*, *G. trientalis*) und zehn Arten der Gattung *Urocystis* Rbh. (*U. agropyri*, *U. anemones*, *U. colchici*, *U. cortusae*, *U. eranthidis*, *U. ficariae*, *U. galanthi*, *U. leucoji*, *U. ranunculi*, *U. syncocca*) wurden untersucht. Bei insgesamt zehn Arten wurden dabei folgende Charakteristika berücksichtigt: die Nebenfruchtform (soweit vorhanden), die Hyphenmorphologie die Bildung und Morphologie der Sporenballen, die Keimung (soweit erfolgreich) sowie die Morphologie der Haustorien und die Ausdifferenzierung der Hyphenquerwände. Von den Arten *G. primulicola*, *U. cortusae* und *U. leucoji* wurden nur die Morphologie der Sporenballen und die Nebenfruchtform (soweit vorhanden) untersucht. Für die Darstellung wurden stellvertretend zwei Arten und zwei als besonders konservativ einzustufende Merkmale ausgewählt: *Ginanniella primulae* und *U. galanthi* bzw. die Art der Keimung und die Septenporenmorphologie. Erstmals wird die Keimung der Sporen von *U. galanthi* beschrieben. Das Problem der Gattungsabgrenzung von *Ginanniella* Cif. und *Urocystis* Rbh. wird zur Diskussion gestellt und vorgeschlagen, die Gattung *Ginanniella* Cif. in *Urocystis* Rbh. einzubeziehen.

Unter dem Gattungsnamen *Tuburcinia* wurde erstmals 1829 von Fries ein Pilz beschrieben, dessen Sporenballen aus Sporen und sterilen Zellen bestanden. In Unkenntnis

* Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 51

der Fries'schen Gattung und da diese bei Fries zudem nicht unter den Brandpilzen aufgeführt war, schuf 1846 L'éveillé für Brandpilze mit Brandsporen gleichen Aufbaus den neuen Gattungsnamen *Polycystis*. Dieser erwies sich als ungültig, da er schon anderweitig belegt war. Rabenhorst änderte daher 1856 *Polycystis* Lév. in *Urocystis* Rbh. um. Unter den sechs von L'éveillé unter der Sammelart *P. pompholygodes* genannten Wirtsarten griff Rabenhorst *Secale cereale* heraus und führte die darauf parasitierende *U. occulta* als Typusart der Gattung ein.

Einziges Kriterium für die Zuordnung zu einer der beiden Gattungen waren bis dahin die Sporenballen. Das änderte sich, als 1882 Woronin die auf *Trientalis europaea* vorkommende Art näher untersuchte. Woronin griff den Gattungsnamen von Fries wieder auf; das Auftreten einer Konidiengeneration veranlaßte ihn aber, das Fries'sche Gattungskonzept zu ändern. Gattungskriterium neben den aus Sporen und sterilen Zellen bestehenden Sporenbällen war fortan in erster Linie die Konidiengeneration. Als einzige (Typus-)Art führt er *T. trientalis* an.

Sehr ausführlich beschäftigte sich erneut 1922 Liro mit den beiden Gattungen *Tuburcinia* Fr. und *Urocystis* Rbh. Zum Problem der Wertung einer Konidiengeneration vermerkt der Autor (l. c. p. 11): „Allein ganz abgesehen von der Mißlichkeit, auf solchen Gründen Gattungen im allgemeinen aufzustellen, kommt in diesem Falle als schwerwiegend die Tatsache in Betracht, daß bei *Tuburcinia orobanches*, dem Urtyp der ganzen Gattung, keine Konidiengeneration bekannt ist.“ Liro beschrieb daher alle bis dahin bekannten *Urocystis*-Arten neu unter *Tuburcinia* sensu Fries. 16 Jahre später gliederte dann Ciferri (1938) erneut – wie vormals Woronin (1882) – alle Konidien führenden Arten aus und beschrieb sie unter dem Namen *Ginanniella*.

Aus dem Dargelegten wird ersichtlich, daß die Frage der Abgrenzung zwischen den genannten Gattungen unter alleiniger Berücksichtigung der Sporenballenmorphologie und der Nebenfruchtform nicht befriedigend geklärt werden kann.

Bei einer erneuten Untersuchung von Arten der Ciferri'schen Gattung *Ginanniella* und *Urocystis* sensu Rabenhorst wurden daher u.a. die Keimung der Sporen und die Ultrastruktur der Hyphenquerwände besonders berücksichtigt.

Die Arten der Gattung *Urocystis* zeigen bezüglich ihrer Wirtswahl ein ungewöhnliches Verteilungsmuster (Tab. 1). So kommen von den schätzungsweise 160 Arten etwa 34 % auf Poaceen, 23 % auf Ranunculaceen und 22 % auf Vertretern der Liliaceen und Amaryllidaceen (Liliales) vor; Sehr viel weniger Arten werden in den beiden anderen Gruppen der Grasartigen sowie in mehreren Familien der Dikotylen und Monokotylen befallen. Prozentual gesehen werden von *Urocystis*-Arten mehr einkeimblättrige Pflanzen (ca. 63 %) parasitiert als zweikeimblättrige (ca. 37 %). Nach Ciferri (1938) kommen die drei Arten der Gattung *Ginanniella* (*G. primulae*, *G. primulicola*, *G. trientalis*) nur auf Primulaceen vor und dort als Samen- bzw. Blattbrände. Die Art des Befalls ist bei den einzelnen *Urocystis*-Arten sehr unterschiedlich; es läßt sich insofern eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen, als sich Blatt- und Stengelbrände auf Ranunculaceen, Poaceen und Liliales konzentrieren, Cruciferen dagegen ausschließlich im Wurzelbereich befallen werden. Ein Befall im Wurzelbereich kann aber auch bei Arten anderer Wirtsfamilien vorkommen. Eine begrenzte Anzahl von *Urocystis*-Arten legt die Brandlager in den Ovarien ihrer Wirte an (Tab. 1).

Gattung	Wirtsfamilie	befallen sind vor allem	
Ginanniella Ciferri emend. Ulbrich	<i>Primulaceae</i>	Ovarien, Blätter, Stengel	
	<i>Primulaceae</i>	Ovarien	
	<i>Liliaceae</i>	Blätter, Stengel	
	<i>Scrophulariaceae</i>	Blätter	
Urocystis Rabenhorst	<i>Ranunculaceae</i> (ca. 23 %)	Blätter Stengel	
	<i>Poaceae</i> (ca. 34 %)	Blätter, Stengel	
	<i>Liliaceae</i>	} (ca. 22 %) Blätter, Stengel	
	<i>Amaryllidaceae</i>		
	<i>Iridaceae</i>		
	<i>Juncaceae</i> (ca. 5 %)		Blätter
	<i>Cruciferae</i> (ca. 2 %)	Wurzeln	
	<i>Cyperaceae</i> (ca. 2 %)	Blätter	
	<i>Rosaceae</i> (ca. 2 %)	Blätter	
	<i>Caryophyllaceae</i>	} Rest verteilt auf	Blätter
	<i>Dioscoreaceae</i>		Blätter, Stengel
	<i>Hydrophyllaceae</i>		Blätter
	<i>Melanthaceae</i>		Blätter
	<i>Polemoniaceae</i>		Wurzeln
	<i>Pirolaceae</i>		Wurzeln
	<i>Orobanchaceae</i>		Wurzeln
	<i>Oxalidaceae</i>		Stengel
	<i>Scrophulariaceae</i>		Blätter
<i>Primulaceae</i>	Ovarien		
<i>Saxifragaceae</i>	Blätter, Stengel		
<i>Violaceae</i>	Ovarien, Blätter, Stengel		

Tab. 1: Zusammenstellung von Wirtsspektrum und Befallsart der bekannten *Urocystis*- und *Ginanniella*-Arten (Zundel 1953 und die nach 1953 publizierten Arten).

Arten beider Gattungen bilden Sporenballen aus. Diese bestehen durchweg aus plasmahaltigen Sporen und sterilen Zellen (vgl. Abb. 1a–d und Abb. 5a–d). Weder bezüglich der Anzahl der Sporen und der sterilen Zellen noch der Größe der Sporenballen lassen sich für die eine oder andere Gruppe charakteristische Werte erkennen (Nagler 1986: 267, 269).

Grund für die Ausgliederung der Primulaceen-Brände aus *Urocystis* Rbh. und die Gründung einer neuen Gattung war für Ciferri das Auftreten einer Nebenfruchtform. Es stellt sich nun die Frage, ob eine Nebenfruchtform als generisches Merkmal gewertet werden kann. Immerhin gibt es mehrere Brandpilzgattungen, die durch Arten mit oder ohne begleitende Konidiengeneration ausgezeichnet sind, z. B. *Anthracoidea* Brefeld, *Entyloma* de Bary, *Thecaphora* Fingerhuth oder *Ustilago* (Pers.) Roussel. Das würde bedeuten, daß nur aufgrund des Auftretens einer Nebenfruchtform Arten aus *Urocystis* Rbh. nicht ausgegliedert werden können, zumal es, wie im folgenden zu zeigen sein wird, mehrere gemeinsame Merkmale gibt. Die Klärung der Frage, ob *Ginanniella* Cif. neben *Urocystis*

Rbh. eine Existenzberechtigung hat, muß über die möglichst breit angelegte Untersuchung vieler Merkmale und vieler Arten führen.

Insgesamt wurden aus den beiden Gruppen zehn Arten untersucht: *U. primulae*, *U. trientalis*, *U. agropyri*, *U. anemones*, *U. colchici*, *U. eranthis*, *U. ficariae*, *U. galanthi*, *U. ranunculi* und *U. syncocca*. Alle Arten wurden dabei auf folgende Merkmale hin näher untersucht: Nebenfruchtform (soweit vorhanden), Eigenschaften des Mycel, Bildung und Morphologie der Sporenballen, Keimung der Sporen, Ultrastruktur der Haustorien und Septenporen. Soweit die Keimung der Sporen erfolgreich war, wurden darüber hinaus Kultivierungsversuche durchgeführt. Die Arten *U. primulicola* und *U. cortusae* wurden lediglich auf die Merkmale ihrer Sporenballen hin untersucht.

Stellvertretend für die zehn Arten werden in dieser Arbeit *U. galanthi* und *U. primulae* herausgegriffen.

Systematisch relevant sind in erster Linie als konservativ einzustufende Merkmale. Als solche gelten ohne Zweifel die Keimung der Sporen und im ultrastrukturellen Bereich die Ausdifferenzierung der Hyphenquerwände.

Auf die Konidiengeneration wird in diesem Rahmen nicht eingegangen. Es soll geprüft werden, ob ihr Auftreten allein vor anderen Merkmalen eine derart hohe taxonomische Relevanz besitzen kann; zudem wurde an anderer Stelle in dieser Zeitschrift bereits über Morphologie, Ontogenie und Kulturverhalten der Nebenfruchtform von *U. primulae* berichtet (Nagler & Oberwinkler 1984).

Material und Methoden

Für die Keimungsversuche wurden den noch geschlossenen Sporenlagern Sporenballen entnommen, bei *Primula veris* aus dem Fruchtknoten, bei *Galanthus nivalis* von den Blättern. Die Sporenballen wurden entweder sofort ausgesät (*U. primulae*) oder erst nach einer Überwinterungsphase (*U. galanthi*). Als Nährmedien dienten Wasseragar (1,5 %), Malzagar (2 %) und MYP-Medium (Bandoni 1972). Die Inkubation der beimpften Petrischalen erfolgte bei 10° Celsius (12 Std. Tag/12 Std. Nacht). Speziell für die Giemsa-Färbung (nach Bauer 1983) zur Darstellung der karyologischen Verhältnisse wurden Objektträgerkulturen nach Van Uden (1951) verwendet.

Für feinstrukturelle Untersuchungen wurden kleine Stücke des Frischmaterials sofort in 2,5%igem Glutaraldehyd vorfixiert, die Nachfixierung erfolgte in einer 1%igen OsO₄-Lösung und die Kontrastierung in einer 1%igen wässrigen Uranylacetatlösung. Entwässert wurde in einer aufsteigenden Alkoholreihe. Als Einbettungsmittel diente ERL (Spurr 1969). Die Nachkontrastierung erfolgte mit Bleizitrat (Reynolds 1963). Für die Untersuchung stand ein EM 9 S-2 von Zeiss zur Verfügung.

Untersuchte Arten:

Urocystis galanthi Pape, 1923: 335, Typus beschrieben auf *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae), Berlin-Dahlem, I. 1921.

Auf *Galanthus nivalis* L.:

Deutschland, Bayern, Dillingen/Donau, Kreuzgarten des Kapuzinerklosters;
23.IV.1983 (AN 7).

Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Bot. Garten, Auf der Morgenstelle;
24.IV. u. 12.V.1984 (AN 11).

Urocystis leucoji Bubák, 1912: 66, Typus beschrieben auf *Leucojum vernum* L. (Amaryllidaceae), Tschechoslowakei, Böhmen, Teplitz, VI. 1900, G. Eichler; in Petrak, Fungi Eichleriani No. 1 (HUV 2847).

Auf *Leucojum vernum* L.:

Österreich, Steiermark, Graz, Bot. Garten, 19.V.1982, P. Stipacek (HUV 10963).
Deutschland, Bayern, Dillingen/Donau, Garten des Kapuzinerklosters, 24.V.1935, Dr. Poverlein, in Christoffersson, Ust. Bayerns (HUV 2848).

Tschechoslowakei, Böhmen, Teplitz, V. 1900, G. Eichler, in Petrak, Fungi Eichleriani No. 1 (Isotypus; HUV 2847).

Urocystis primulae (Rostrup) Vánky, 1985: 176. Typus beschrieben auf *Primula veris* subsp. *veris* (Primulaceae), Dänemark, Jylland, Stensballegaard, V. 1875, J. Jeppesen.

Auf *Primula elatior* (L.) Hill:

Dänemark, Vordingborg, Ins. Saellandiae, VI.1881, Jeppesen, in Thümen, Mycoth. univ. 2023 (HUV 2942).

Auf *Primula veris* L. susp. *canesecens* (Opiz) Hayek:

Ungarn, montes Bükk-hegység, in monte Kőbánya – orom ad fontem Sziklaforrás pagi Felsőtárkány, 9.VII.1982, S. Tóth (HUV 10863).

Auf *Primula veris* L. subsp. *columnae* (Ten.) Maire & Petitm.:

Rumänien, Reg. Craiova, r. Lovișteea, Mănăstirea Cozia, 26.VI.1953, leg. 1. Comes, det. T. Săvulescu, in Herb. myc. rom. 1575 (HUV 2939).

Auf *Primula veris* L. ssp. *veris* (= *Primula officinalis* (L.) Hill):

Deutschland Baden-Württemberg, Tübingen-Hagelloch, Wiesenrand in Sportplatznähe, 10.IV.1983 (AN 46).

Deutschland, Baden Württemberg, Anhausen-Indelfingen, Lautertal, Schwäb. Albvereinswanderweg (Lichtung), VI. 1984, K. Brellochs (AN 119).

Auf *Primula vulgaris* Huds.:

Dänemark, Jylland, Staby, V. 1896, J. Jeppesen (HUV 2938).

U. primulicola P. Magnus, 1878: 53, Typus beschrieben auf *Primula farinosa* L. (Primulaceae), Schweden, Gotland, Visby, 28.VII.1871, P. Magnus.

Auf *Primula farinosa* L.:

Deutschland, Bayern, Allgäu, Oytal, pr. Oberstdorf, 18.VII.1898, P. Sydow, in Sydow, Ust. 195 (HUV 9763).

Schweden, Gotland, in par. Othem, 28.VI.1897, T. Vestergren, in Vestergren, Microm. rar. sel. 12 (HUV 2944).

U. cortusae (Liro) Schwarzman, 1960: 345, Typus beschrieben auf *Cortusa mathioli* L. (Primulaceae), USSR, Turkmenya, , Näringol, nahe Zaganussu (Dschin), 10.VI. 1879, A. Regel.

Auf *Cortusa matthioli* L.:

Slovacia, Mt. Belanske Tatry in valle Trjstarský, inter mont. Ždiarska Vidla et Havran, 22.VIII.1979, S. Tóth & K. Vánky, in Vánky Ust. 295.

Rußland, Turkmenya, Näringol am Zaganussu (Dschin), 10.VI.1879, leg. A. Regel, det. J. I. Liro (Isotypus; HUV 2687).

ERGEBNISSE

Urocystis galanthi Pape

Die Sporenlager befinden sich an den Blättern und an dem die Blütenknospen umhüllenden verwachsenen Blattpaar, der Spatha; die Brandlager sind länglich bis kurz und werden von der später rissig aufbrechenden Epidermis bedeckt. Das dunkelbraune Sporenpulver wird zusätzlich durch helle Fasern aufgelockert die schwach an Elateren erinnern. Es handelt sich hierbei aber um Schläuche (raphidenreichen Schleim enthaltend), die zum Chlorenchym des Wirtsgewebes gehören (Kirchner & al. 1934: 735).

LM - M e r k m a l e : Die Sporenballen von *U. galanthi* bestehen aus 1–2(–4) Sporen; sie sind von einer durchgehenden Schicht steriler Zellen umgeben. Die reifen Sporenballen sind kugelig-oval und messen 25–42 x 26–39 μm . Die dunkelpigmentierte Sporenwand ist bis zu 3 μm dick, der Sporendurchmesser beträgt 17,5–25 x 17,5–24,5 μm . Die Größe der hyalinen sterilen Zellen schwankt zwischen 6–15,5 und 5,5–14 μm ; ihre Wand ist ca. 1,5 μm dick. Die Oberfläche der Sporen und der sterilen Zellen ist glatt. Die Keimung verläuft nach dem *Tilletia*-Typ.

TEM - M e r k m a l e : Die beiden Sporenarten eines Sporenballeins weisen eine jeweils verschiedene Feinstruktur auf. Zahlreiche Lipidkörper (Abb. 1b: L) und eine zweischichtige Zellwand (Abb. 1c: W1, W2) sind für die Sporen charakteristisch; die sterilen Zellen sind hyalin und weisen eine einschichtige Zellwand auf. Durch die unterschiedliche Dicke der jeweils äußeren Zellwandschicht bedingt, stoßen die Sporen lückenlos zusammen. Ehemalige Septenporen lassen sich auch an reifen sterilen Zellen noch gut erkennen (Abb. 1d: Pfeil).

B i o l o g i e : Die Keimung der Sporen erfolgt erst nach einer Ruhephase auf MYP oder Wasseragar bei 10° Celsius. Hierbei bildet sich ein Promycel (bis zu 50 μm lang), dem in der Regel fünf Sporidien aufsitzen (Abb. 2a, Abb. 3a, b). Diese inserieren oftmals seitlich an der Promycelspitze; sie sind länglich, apikal leicht zugespitzt und einkernig, seltener zweikernig (Abb. 2a). Die Bildung der Sporidien kann erst nach einer längeren Wachstumsphase des Promycels einsetzen. Dabei bleibt das Plasma stets auf die Spitzenzellen der Hyphes beschränkt, die vom basalen Bereich durch Rückzugssepten abgegrenzt wird (Abb. 2b). Das Promycel selbst zeigt nie echte Septen (vgl. Abb. 3b: dunkler Pfeil).

Die Sporidien (= Primärsporidien) gehen sofort zur Bildung von Sekundärsporidien über (Abb. 2b, c); diese sind in der Regel zweikernig (Abb. 2c), wobei durchaus Ausnahmen auftreten können. Von den Primärsporidien werden sie mittels eines Septums abgeschnürt, fallen aber nicht ab, sondern wachsen mit Hyphen aus (Abb. 2b, Abb. 3b). Kerne sind im Promycel auch dann noch nachzuweisen, wenn die Sekundärsporidienbildung bereits eingesetzt hat (Abb. 2c). Zwischen den Sporidien beider Generationen ließen sich keine Anzeichen einer Kopulation entdecken.

Promycel und Sporidien können im LM nicht immer eindeutig voneinander unterschieden werden (Abb. 2d, e), oftmals wird zwischen beiden auch kein Septum eingezogen (Abb. 2e). Bei der Keimung können sofort einfache Hyphen gleichbleibenden Durchmessers gebildet werden. In diesen sind zwei (Abb. 2f), drei (Abb. 2g) oder vier Kerne nachweisbar (Abb. 2h). Es ist wahrscheinlich, daß es sich bei den drei- und vierkernigen Stadien bereits um weiter fortgeschrittene Phasen des Keimungsgeschehens handelt, denn in der Regel wachsen die Sekundärsporidien mit dikaryotischen Hyphen aus.

LM-Aufnahmen ausgekeimter Sporen zeigen ein breites, langes und unseptiertes Promycel (Abb. 3a, b). Das dargestellte Rückzugsseptum (Abb. 3b: dunkler Pfeil) trennt den basalen, noch plasmaführenden, aber kernlosen Promycelabschnitt vom apikalen Teil, der einen

Kern enthält. Im mittleren, bereits ausgekeimten Sporidium hat sich ebenfalls ein Rückzugsseptum gebildet (Abb. 3b: heller Pfeil).

Die Hyphenquerwände von *U. galanthi* sind gleichmäßig breit und proximal entweder zugespitzt (Abb. 4a) oder fast gerade abfallend (Abb. 4b). Der Poruskanal kann daher sehr unterschiedlich breit sein. Er wird stets von zwei Doppel„membranen“ verschlossen, die direkt am Porusrand und noch im Kanal beidseits der Mittellamelle ansetzen (Abb. 4a, b). Die „Membranen“ sind entweder leicht aufgewölbt (Abb. 4a) oder fast gerade ausgestreckt (Abb. 4b). Während an der mit einem dunklen Pfeil bezeichneten Stelle kein Zweifel bestehen dürfte, daß Plasmalemma und Porus „membran“ zusammenhängen, ist an anderer Stelle dort eine deutliche Lücke erkennbar (Abb. 4b: dunkler Pfeil). Endoplasmatisches Retikulum befindet sich oftmals in Nähe des Porus oder der Hyphenquerwand.

***Urocystis leucoji* Bubák**

Am gleichen Standort, an dem *U. galanthi* auftritt, wurde 1935 von Dr. Poverlein *U. leucoji* auf *Leucojum vernum* gesammelt. Es bot sich daher an, die beiden Arten miteinander zu vergleichen. *U. galanthi* ist nur auf *Galanthus nivalis* bekannt, *U. leucoji* nur auf *Leucojum vernum*.

L M - M e r k m a l e : Differentialmerkmale beziehen sich auf die Größe der Sporenballen, die Anzahl der Sporen pro Sporenballen und die Hülle der sterilen Zellen um die Sporen. Letztere ist bei *U. galanthi* durchgehend, bei *U. leucoji* dagegen unterbrochen. Die Größe der Sporenballen ist von P a p e für *U. galanthi* mit 23–51 µm angegeben; selbst untersuchtes Material aus Dillingen/Donau ergab Werte zwischen 27 und 42 µm. Pro Sporenballen sind 1–2 (–4) Sporen vorhanden, bei P a p e mit 1–3) selten 4) angegeben.

Dagegen bildet *U. leucoji* 24–38 µm große Sporenballen aus; durch eine erneute Untersuchung des Typusmaterials konnte dies bestätigt werden. Diskrepanzen ergaben sich aber bezüglich der Sporenanzahl pro Sporenballen. Bei B u b á k (1912) sind sie mit einsporig, seltener zweisporig angegeben. Eine Untersuchung des oben angegebenen Materials ergab bei insgesamt 1000 ausgezählten Sporen durchschnittlich 78 % einsporige, 19 % zweisporige und 3 % dreisporige (Typusmaterial); 89 % einsporige, 10 % zweisporige und 1 % dreisporige (Graz) bzw. 87 % einsporige, 12 % zweisporige und 1 % dreisporige (Dillingen). Die Sporenballen von *U. leucoji* sind also im Schnitt aus 1(86 %)–2(13 %), seltener aus 3(1 %) Sporen zusammengesetzt.

Ob es sich bei *U. galanthi* und *U. leucoji* um zwei gute Arten handelt, die auf *Galanthus nivalis* bzw. *Leucojum vernum* beschränkt sind, oder ob hier lediglich eine Art vorliegt, die auf beiden, nah verwandten Wirten parasitieren kann, kann letztlich nur durch Keimungsversuche zweifelsfrei entschieden werden.

***Urocystis primulae* (Rostrup) Vánky**

Eine wenig auffällige Nebenfruchtform wird an den Filamenten der Antheren und spärlich an der Außenseite der Blumenkronröhre ausgebildet. Die einkernigen Konidien entstehen am Ende unverzweigter Hyphen (N a g l e r & O b e r w i n k l e r 1984). Die Bildung der Sporenballen setzt an der Basis der Samenanlagen von *Primula veris* ein (N a g l e r 1986); dies führt zum Abort der Samenanlagen, so daß keine reifen Samen mehr entstehen können. Die Freisetzung der dunkelbraunen Sporenmasse erfolgt passiv bei der Verrottung der Samenkapsel. Zur Verbreitung des Parasiten im Stadium der Konidienbildung dürften wesentlich blütenbesuchende Insekten beitragen.

L M - M e r k m a l e : Die Sporenballen von *U. primulae* sind sehr kompakt (Abb. 5a), lassen sich aber in 10 %iger KOH leicht zerquetschen; ihre Größe schwankt zwischen (35–) 51 (–65) x (49–) 62 (–87) μm . Auf die hellbraunen Sporen entfallen dabei lediglich 14,5 % (Nagler 1986: 92, 269); deren Durchmesser ist sehr variabel (Vánky 1985: 11–16 (–20) x 12–21 μm). Die glatte Sporenwand kann bis zu 1–1,5–3,5 μm dick sein. Die hyalinen sterilen Zellen umgeben die Sporen mit einer zwei- bis dreischichtigen Hülle. Ihre Größe ist ebenfalls sehr variabel (Vánky 1985: 5,5–14,5 x 8–17,5 μm). Die glatte Wand kann in den Ecken bis zu 6,5 μm stark sein, überschreitet aber 3 μm nicht. Die Keimung verläuft nach dem Tilletia-Typ.

T E M - M e r k m a l e : Auch feinstrukturell unterscheiden sich die Sporen von den sterilen Zellen. Die plasmatischen, viel Reservesubstanz enthaltenden Sporen besitzen eine zweischichtige Zellwand (Abb. 5b, c); einer konstant breiten, inneren Schicht (Abb. 5c: W1) liegt eine unterschiedlich dicke und dunklere Lage auf (Abb. 5c: W2). Beide Teile der Sporenwand sind in sich nochmals geschichtet. Auch an bereits ausgekeimten Sporen ist noch deutlich der Verlauf des Plasmalemmas erkennbar (Abb. 5c: P1). Die plasmaleeren sterilen Zellen besitzen dagegen im ausdifferenzierten Zustand kein Plasmalemma und weisen darüber hinaus stets eine einschichtige Zellwand auf (Abb. 5d). Die Wand der sterilen Zellen ist oftmals entlang der Bereiche weniger dick, die nicht an andere Sporen grenzen, sondern an freien Raum (Abb. 5 d: Pfeile). Das dürfte auch der Grund sein, weshalb diese relativ schnell kollabieren.

B i o l o g i e : Bei der Keimung der Sporen reißt die Sporenwand von innen her auf, gelegentlich an zwei Stellen zugleich (Abb. 8a); es bildet sich ein unterschiedlich langes Promycel (bis 11 μm) mit maximal fünf Sporidien an seiner Spitze (Abb. 6a–e, Abb. 8b–c). Unabhängig davon, wieviele Sporidien gebildet werden, besitzen diese in der Regel nur einen Kern (Abb. 6a–g). Als bald wird zwischen Spore und Promycel einerseits (Abb. 8f) und Promycel und Sporidie andererseits (Abb. 6 c, h, Abb. 8c–e, g) ein Septum eingezo-gen. Im ersteren Falle konnte das nur dann beobachtet werden, wenn die Spore vollkommen entleert war.

Die Septen zwischen Promycel und Sporidien besitzen winzige Poren (Abb. 8g: Pfeil), deren Ränder nur wenig aufgewölbt sind. In jungen Stadien der Sporidienentwicklung läßt sich deren enteroblastische Bildungsweise gut erkennen (Abb. 8b: Pfeile).

Entweder nach ihrer Ablösung vom Promycel (Abb. 6f, g) oder in situ (Abb. 8d, e) kopulieren die Sporidien miteinander. Bei den abgelösten Sporidien kann sich die Kopulationsbrücke an beliebiger Stelle bilden (Abb. 6f, g), befindet sich aber bei den in situ kopulierenden Sporidien vorwiegend im basalen oder apikalen Bereich (Abb. 6n–o, Abb. 8d, e). Je nach Entfernung der Sporidien voneinander ist die Kopulationsbrücke unterschiedlich lang (Abb. 6n, o). Nach der Kopulation wandern Kerne und Plasma in eines der Sporidien; das jeweilige Akzeptorsporidium bildet dann eine dikaryotische Hyphe (Abb. 6m, n; Abb. 8e). Sporidien, die nicht zur Kopulation gelangen, wachsen entweder sofort mit einer Hyphe aus (Abb. 6p) oder bilden Sekundärsporidien (Abb. 6m, o, p). Mindestens fünf Sporen gleichzeitig haben bei dem in Abb. 6r durch einen Semidünnschnitt dargestellten Sporenballen ausgekeimt.

Bei den nach der Sporidienkopulation gebildeten und primär dikaryotischen Hyphen kommt es offensichtlich in vitro zu einer Aufspaltung des Dikaryons; neben zweikernigen Zellen treten auch monokaryotische auf (Abb. 7a); zwischen den nicht-benachbarten Zellen einzelner Hyphen werden Kopulationsbrücken gebildet (Abb. 7b, c). Von diesen Brücken wachsen wieder Hyphen aus; die einzelnen Hyphenzellen bilden nachfolgend Konidien. Zwei Typen lassen sich hierbei unterscheiden: fast kugelige bis ovale, meist einkerni-

ge, oftmals zu mehreren auf dem gleiche Absatz entstehende (Abb. 7d–h) oder langgestreckte, in jungen Stadien ein- oder zweikernige Konidien (Abb. 7i–s). Durch Teilung der Kerne und Bildung von Septen gehen aus den länglichen Konidien zwei- und dreizellige Formen mit unterschiedlichem Kernbesatz hervor: ungeteilte Koniden mit drei Kernen (Abb. 7m); zweigeteilte, wobei jede Zelle ein- (Abb. 7n) oder zweikernig (Abb. 7o) sein kann; schließlich dreigeteilte Konidien (Abb. 7p, q), wobei jede Zelle ein- (Abb. 7n) oder zweikernig (Abb. 7o) sein kann; schließlich dreigeteilte Konidien (Abb. 7p, q), die demselben Konidienträger aufsitzen (Abb. 7t). Aus einer Konidie können wieder Konidienträger entstehen, denen mehrere Konidien aufsitzen (Abb. 7t, u).

Abweichend vom Porustyp, wie er an Septen zwischen Promycel und Sporidien gebildet wird, besitzen die Hyphen, die im Wirtsgewebe vor der Sporenbildung anzutreffen sind, einen deutlich größeren und anderen Porus. Wie bei *U. galanthi* wird der Poruskanal bei *U. primulae* von je zwei Doppel-,membranen“ abgedeckt. Leicht gewölbt, setzen sie auf beiden Seiten der Mittellamelle an (Abb. 9a–c). Die Hyphenquerwände sind am Porusrand nicht angeschwollen, sondern eher leicht zugespitzt (Abb. 9a, b). Endoplasmatisches Retikulum kann sich gelegentlich in Nähe der Hyphenquerwand befinden (Abb. 9a). Zwischen den Membranen, also direkt in der Mitte des Poruskanals, konnten keine auffälligen Strukturen festgestellt werden.

Eine *U. primulae* sicher nahe verwandte Art ist *U. primulicola* auf *Primula farinosa*. Die eigenen Aufsammlungen auf *Primula veris* subsp. *veris* wurden von der Autorin vormals unter *U. primulicola* geführt, sich der Tatsache bewußt, daß *U. primulicola* auf das Subgenus *Aleurita* der Gattung *Primula* beschränkt ist. Zum Vergleich wurde zum Zeitpunkt der Untersuchung nur eine, von Tr. S ä v u l e s c u bestimmte, Aufsammlung auf *Primula veris* subsp. *colomnae* (vgl. S. 340) herangezogen. Aufgrund etwas kleinerer Sporenballen (N a g l e r 1986: 8) wurde die auf *Primula veris* subsp. *veris* parasitierende Art dann als *U. primulicola* bezeichnet. In der Zwischenzeit konnte mehr Material zum Vergleich heran gezogen werden, so daß eine eindeutigere Aussage getroffen werden kann.

Urocystis primulicola P. Magnus

Das Resultat der Sporenballenabmessungen im Vergleich mit *U. primulae* und den eigenen Aufsammlungen auf *Primula veris* subsp. *veris* ergab folgendes Resultat:

<i>U. primulae</i> (HUV 2948)	(<i>P. veris</i> subsp. <i>veris</i>):	40–85 x 36–62 µm
<i>U. primulae</i> (AN 46)	(<i>P. veris</i> subsp. <i>veris</i>):	49–87,5 x 36–65 µm
<i>U. primulicola</i> (HUV 9763)	(<i>P. farinosa</i>):	40–68 x 32–60 µm

Die Unterscheidung der beiden Arten bleibt aber unklar; das zeigt auch ihre wenig präzise Handhabung in der Literatur (vgl. Tabelle 2).

Urocystis cortusae (Liro) Schwarzman

Ein vergleich mit der genannten Art scheint angebracht, da *U. cortusae* wie *U. primulae* und *U. primulicola* ebenfalls in den Samenkapseln von Primulaceen die Sporenballen ausbildet. Eine Untersuchung des angegebenen Herbarmaterials von 1979 ließ keine eindeutigen Schlüsse mehr zu, ob hier an den Filamenten der Antheren eine Nebenfruchtform ausgebildet wird. Die Sporenbildung war zu weit fortgeschritten, d. h. die Blumenkrone

Autor		sp. <i>primulae</i>	sp. <i>primulicola</i>
Magnus	1878	*	<i>Pr. farinosa</i>
Wolley	1884	*	<i>Pr. farinosa</i>
Godfrin	1891	*	<i>Pr. farinosa</i> , <i>Pr. officinalis</i> , <i>Pr. vulgaris</i>
Kühn	1882/1892	*	<i>Pr. elatior</i> , <i>Pr. veris</i>
Brefeld	1895	*	<i>Pr. farinosa</i>
Bubák	1916	*	<i>Pr. elatior</i> , <i>Pr. veris</i>
Liro	1922	<i>Pr. acaulis</i> , <i>Pr. clusiana</i> , <i>Pr. elatior</i> , <i>Pr. officinalis</i> (= <i>suaveolens</i>), <i>Pr. veris</i> , <i>Pr.</i> <i>vulgaris</i>	<i>Pr. farinosa</i>
Ciferri	1938	<i>Pr. elatior</i>	<i>Pr. farinosa</i>
Ulbrich	1940	<i>Pr. elatior</i> , <i>Pr. veris</i>	<i>Pr. farinosa</i>
Jørstad	1942	**	<i>Pr. veris</i> , <i>Pr. vulgaris</i>
Zundel	1953	<i>Pr. acaulis</i> , <i>Pr. elatior</i> , <i>Pr. veris</i> ssp. <i>veris</i>	<i>Pr. farinosa</i> , <i>Pr. veris</i> , <i>Pr. sp.</i>
Lindeberg	1959	**	<i>Pr. elatior</i> , <i>Pr. farinosa</i> , <i>Pr.</i> <i>stricta</i> , <i>Pr. veris</i> , <i>Pr. vulgaris</i>
Vánky	1985	<i>Pr. veris</i> ssp. <i>canescens</i> , ssp. <i>columnae</i> , ssp. <i>veris</i>	<i>Pr. farinosa</i>

Tabelle 2: Das Wirtsspektrum der auf *Primula*-Arten parasitierenden *Urocystis*-Species. (*= Die Art ist nicht aufgeführt, **= Die Art wird nicht anerkannt).

war meistens nicht mehr vorhanden. Es gibt jedoch Hinweise auf das Vorhandensein von Konidien. Erst durch eine Untersuchung von Frischmaterial könnte diese Frage zweifelsfrei geklärt werden.

Die Sporenballen von *U. cortusae* sind aus maximal 8 Sporen und einer meist unvollkommenen, gelegentlich aber geschlossenen Hülle steriler Zellen zusammengesetzt. Die Größe der Sporenballen beträgt (22–) 33 (–49) x (20–) 29 (–37) μm . Die Sporenballen sind damit deutlich kleiner als diejenigen von *U. primulae* und *U. primulicola*.

DISKUSSION

Zum Problem der Artabgrenzung zwischen *U. primulae* und *U. primulicola*:

Eine bloße Auflistung des Wirtsspektrums der beiden Arten veranschaulicht hinreichend die aufgeworfene Problematik (vgl. Tab. 2). Während bei manchen Autoren, deren Liste sicher nicht vollständig ist, nur eine Art aufgeführt wird (z. B. Magnus 1878, Kühn 1882, 1892, Brefeld 1895), wird von anderen Mykologen bewußt nur eine Art anerkannt (Jørstad 1942, Lindeberg 1959). Als der ältere Name wird dort *U. primulicola* beibehalten. Noch weniger überschaulich wird die Situation, wenn man bedenkt, daß Kühn die von ihm unter *Paipalopsis irmischiae* beschriebene Nebenfruchtform auf *P. officinalis* (= *P. veris*) und *P. elatior* (deren Parasiten heute als *U. primulae* bezeichnet werden) entdeckte (Kühn 1882) und sie später als zu *U. primulicola* (die auf *P. farinosa* parasitiert) gehörend publizierte (Kühn 1892). Die Merkmale der Konidien schei-

nen sich zwischen den beiden Arten nicht zu unterscheiden. Vergleichende Untersuchungen des Keimungsablaufes könnten zur Klärung der Frage beitragen. Vorerst aber scheint es allein im Ermessen eines jeden Mykologen zu liegen, ob er eine oder zwei Arten anzuerkennen bereit ist.

Zur Problematik der Gattungsunterscheidung von *Urocystis* und *Ginanniella*:

Ein Vergleich der Keimung von *U. galanthi* und *U. primulae* sowie der Feinstruktur des Septenporus der beiden Arten ergibt folgendes Resultat:

Keimung – Sowohl *U. primulae* als auch *U. galanthi* keimen mit einem unseptierten Promycel aus. Es bilden sich Sporidien, die bei *U. primulicola* sofort kopulieren, sich früher oder später vom Promycel ablösen und mit dikaryotischen Hyphen weiterwachsen. Sekundärsporidienbildung tritt nicht sehr häufig auf. Das ist aber bei *U. galanthi* die Regel. Doch kopulieren hier weder die Sporidien miteinander, noch lösen sie sich vom Promycel ab.

Die aufeinander und wiederholt erfolgende Bildung mehrerer Sporidiengenerationen bei der Sporenkeimung ist weder für Arten der einen noch der anderen Gattung als typisch anzusehen. Bekannt ist sie von *U. violae* (B r e f e l d 1895) und *U. galanthi* (N a g l e r 1986); manche Autoren haben sie auch bei *U. primulicola* regelmäßig beobachtet (z. B. K ü h n 1892). Bei *U. trientalis* läuft die Keimung generell unter Bildung mehrerer Sporidiengenerationen ab (W o r o n i n 1882) ebenso wie bei der von B r e f e l d (1895) beschriebenen *Tubercinia primulicola* (als *Tubercinia*) auf *Primula farinosa*. Bei *U. trientalis* unterbleibt oft die Kopulation der Sporidien; es werden sofort Sekundär- und Tertiärsporidien gebildet. Der Unterschied zu *U. galanthi* und *U. violae* ist hier nicht mehr signifikant. Innerhalb der Gattung *Urocystis* selbst ist das Keimverhalten ebenfalls unterschiedlich. Sekundärsporidienbildung ist z. B. bei *U. occulta* (S t a k m a n & al. 1934), *U. agropyri* (T h i r u m a l a c h a r & D i c k s o n 1949) oder *U. anemones* (K n i e p 1917) nicht bekannt. Die Sporidien keimen in diesen Fällen unmittelbar mit Hyphen aus.

Von *U. galanthi* über *U. violae*, *U. occulta*, *U. agropyri*, *U. ranunculi* zu *U. primulae* und *U. trientalis* zeigt sich eine breite Palette der Keimungsmöglichkeiten, die die mancher *Ustilago*-Arten jedoch nicht übertrifft (I n g o l d 1983). Man vergleiche z. B. das Keimungsbild von *U. hordei* mit dem von *U. nuda* (S c h m i t t e r 1984). In welchem Maße das Keimungsverhalten einer Rostpilzbasidiospore und auch der Basidienzellen von den jeweiligen Umweltfaktoren abhängig sind, haben Versuche von B a u e r (1983, 1986) gezeigt. Von phragmobasidialen Brandpilzen weiß man ebenfalls, daß je nach Keimungsunterlage verschiedene Keimungstypen realisiert werden (S c h m i t t e r 1984). Es sind die Basidienzellen, die sich hierbei unterschiedlich verhalten. Vergleichende Untersuchungen an holobasidialen Brandpilzen fehlen bis jetzt. Versuche, die in dieser Richtung mit *U. ranunculi* gemacht wurden, ergaben allerdings wenig signifikante Unterschiede. Auf Glas oder Wasser bildeten die Sporen ebenfalls Basidien und Basidiosporen; die sich anschließend entwickelnden Hyphen zeigten wie unter normalen Bedingungen wenig Anzeichen einer Verzweigung bzw. blieben charakteristisch verkrümmt und klein. An der eigentlichen Basidie, dem Promycel, konnten keine Veränderungen festgestellt werden. Möglicherweise hängt dies mit einer stärkeren genetischen Fixierung einer Holobasidie zusammen.

Septenporen – *U. primulae* und *U. galanthi* weisen einen Septenporus auf, der in gleicher Ausführung bei *G. trientalis*, *U. anemones*, *U. colchici*, *U. eranthisis*, *U. ficariae*, *U. ranunculi* und *U. syncocca* anzutreffen ist (N a g l e r 1986). Insgesamt vier „Membra-

nen“ decken den Poruskanal dicht ab. Da auch bei hoher Vergrößerung die Struktur einer Einheitsmembran nicht eindeutig zu erkennen ist, wird der Ausdruck vorerst noch in Anführungszeichen gesetzt. Die Herkunft der „Membranen“ vom Plasmalemma, eher als vom endoplasmatischen Retikulum, kann nicht ausgeschlossen, aber auch nicht bewiesen werden. Gleichwohl ist bekannt, daß sich endoplasmatisches Retikulum durch einen Poruskanal hindurch erstrecken kann (Kreger-van Rij & Veenhuis 1969).

Im Umfeld der holobasidialen Brandpilze ist ein derartiger Porus bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

Arten der Gattung *Entyloma* können Pori mit nur undeutlich ausgebildeter Porenkappe (*E. arnosericis*, *E. thirumalachari*, Deml 1977) oder generell einfach gebaute Septenporen haben, z. B. *E. ficariae* und *E. microsporium* (Oberwinkler 1985). Die Porusstruktur scheint innerhalb der Gattung variabel zu sein (Oberwinkler & Bandoni 1982).

Tilletia caries und *T. foetida* bilden nur undeutlich erkennbare Parenthesome aus (Deml 1977) ebenso wie *Entorrhiza casparyana* (Deml & Oberwinkler 1981).

Die Vertreter der *Filobasidiales*, 1968 von Olive als dritte Familie der *Ustilaginales* s. l. aufgestellt, besitzen ebenfalls recht unterschiedlich ausdifferenzierte Septenporen. *Filobasidium capsuligenum* weist einen Doliporus mit U-förmigen Vesikeln auf; ein solches Parenthesom fehlt *F. floriforme* (Tu & Kimbrough 1978). Arten der Gattung *Filobasidiella*, *Filobasidiaceae*, bilden nach Kwon-Chung (1976) und Kwon-Chung & Popkin (1976) Doliporen, deren Kanal mit symmetrischen Bändern verschlossen ist; ein Parenthesom fehlt. Eine ähnliche Porusstruktur ist von Khan & al. (1981) für *Filobasidiella arachnophila* beschrieben worden.

Von den *Ustilaginales* s. str. wurden bisher folgende Arten untersucht: *Schizonella melanogramma*, *Sorosporium saponariae*, *Sphacelotheca andropogonis*, *Sph. polygوني-persicariae*, *Sph. sorghi* und *Ustilago nuda* (Deml 1977, Deml & Oberwinkler 1981, Deml & al. 1985). Außer bei *Sph. polygوني-persicariae* waren keine Poren in den Hyphenquerwänden nachweisbar. Lediglich mehr oder weniger deutliche Aufwölbungen traten in der Septenmitte auf. Der winzige Porus in der Metabasidie von *Sph. polygوني-persicariae* ist nur vorübergehender Natur und wird mit zunehmender Reife der Basidie geschlossen. Hier wie bei *Ustilago maydis* zieht sich das Plasmalemma ganz über den Porus hinweg. Bei *U. maydis* wurde ein sehr kleiner Porus (45–180 x 17–28 nm) in der Basidie gefunden (Ramberg & McLaughlin 1980, O'Donnell & McLaughlin 1984). Vermutlich ist ein derartiger Porus auch in den Querwänden der Hyphen von *Thecaphora seminis-convulvuli* vorhanden (Nagler 1986). Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen der Poren von *U. maydis* (O'Donnell & McLaughlin 1984) oder *Sph. polygوني-persicariae* (Deml & al. 1985) lassen vermuten, daß eine solche Querwandöffnung lediglich in ihrer Ausdifferenzierungsphase „funktioniert“ und im Endzustand vielleicht nur der Erhaltung eines bestehenden Zustandes dient. Eine solche Interpretationsweise liegt auch bei den Poren der untersuchten *Urocystis*-Arten nahe. Der Poruskanal ist hier durch am Porusrand direkt ansetzende „Membranen“ dicht abgeschlossen. Im Gegensatz dazu kann über die einfachen Poren der Rostpilze oder die komplizierten Dolipor-Parenthesom-Komplexe, gleich ob das Parenthesom durchgehend oder unterbrochen ist, theoretisch noch ein Durchschleusen von Material stattfinden.

Tilletiaria anomala, einerseits in die Nähe der *Tilletia*-Gruppe gestellt (Bandoni & Johri 1972), andererseits zur Verwandtschaft der *Ustilaginales* s. str. gerechnet (Oberwinkler 1978) besitzt einen einfachen Porus (Moore 1980).

Ebenfalls einfache Poren ohne Dolipor-Anschwellung und mit leicht abgerundeten Hyphenquerwänden konnten bei *Leucosporidium*- und *Rhodospodium*-Arten nachgewiesen werden (Moores 1972), die als saprobe Vertreter der Brandpilze interpretiert werden.

Weder bei den *Ustilagineen* s. l. noch bei anderen verwandten Gruppen konnte bis jetzt ein vergleichbarer Porus aufgefunden werden. Eine Interpretation bezüglich des systematischen Aussagegehaltes ist daher momentan nicht möglich.

So läßt sich zwischen den untersuchten *Urocystis*-Arten weder hinsichtlich der Keimungsart noch des Septenporentyps eine Grenze ziehen. Das trifft auch auf mehrere andere Merkmale zu, die bei insgesamt zehn Arten untersucht wurden (Nagler 1986). So ist die Befallsart sehr heterogen und weder für die eine noch die andere Gruppe charakteristisch (Tab. 1). Das trifft auch auf das Wirtsspektrum zu, wenn man neben dem Ciferri'schen zusätzlich das von Ulbrich (1940) vorgeschlagene Gattungskonzept berücksichtigt. Arten der Gattung *Ginanniella* Cif. emend. Ulbrich kämen demnach auf Primulaceen, Liliaceen und Scrophulariaceen vor.

U. cortusae kann als ein Bindeglied zwischen den in den Kapseln von Primulaceen parasitierenden Arten mit kompakten Sporenbällen, aus vielen Sporen und zahlreichen sterilen Zellen bestehend, und den restlichen *Urocystis*-Arten angesehen werden, deren Sporenbällen aus weniger Sporen und vor allem weniger sterilen Zellen bestehen, dazu ein oft unspezifisches Befallsbild aufweisen.

Werden neben den bereits angeführten Merkmalen zusätzlich noch die Morphologie der Hyphen, die Art der Sporenbildung, der Aufbau der Sporenbällen und im ultrastrukturellen Bereich die Morphologie und Anatomie der Haustorien (Publikation in Vorbereitung) berücksichtigt, wird noch evidenter, daß signifikante Differentialmerkmale zwischen den Arten beider Gattungen nicht existieren. Als „gutes“ oder eindeutiges Kriterium kann auch nicht eine sichtbar auftretende Konidiengeneration gelten; zumindest bei *U. agropyri* ist bekannt, daß in vitro noch Konidien gebildet werden. Nur noch in vitro auftretende Konidien könnten gemäß der Haekkel'schen Regel interpretiert werden, wonach die Ontogenie eine Rekapitulation der Phylogenie darstellen kann. Eine derartige Interpretationsweise ist für *Entyloma microsporum* ohne Zweifel akzeptiert. Diese Art bildet im Gegensatz zu *E. ficariae* oder *E. chryso-splenii* nur noch in vitro eine Konidiengeneration (Stempell 1935, eigene Untersuchungen), die bei den anderen beiden Arten auch in vivo auftritt.

Konsequent weiterargumentiert würde das bedeuten, daß die von Ciferri (1938) errichtete Gattung *Ginanniella* gegenüber *Urocystis* Rbh. (1856) keine Existenzberechtigung hat. Noch vor Rabenhorst aber hatte Fries (1829) die Gattung *Tuburcinia* kreiert. Der Prioritätsregel des Codes der Botanischen Nomenklatur zufolge müßte die neue Gattung *Tuburcinia* Fries mit der Typusart *T. orobanches* heißen. Jedoch wurde 1939 vom „Nomenclature Committee of the british Mycological Society“ *Urocystis* Rbh. contra *Tuburcinia* Fries als ‚nomen conservandum‘ deklariert (Wakfield 1939, vgl. auch Zundel 1940).

Die neue Gattung müßte daher nach Rabenhorst *Urocystis* mit der Typusart *U. occulta* benannt werden.

Aufgrund der Untersuchung mehrerer Arten aus beiden Gattungen (*G. primulae*, *G. primulicola*, *G. trientalis*, *U. agropyri*, *U. enemes*, *U. colchici*, *U. cortusae*, *U. eranthidis*, *U. ficariae*, *U. galanthi*, *U. leucoji*, *U. ranunculi*, *U. syncocca*) und sechs Merkmalen pro Art (Konidien – wenn vorhanden, Hyphenmorphologie, Bildung und Aufbau der Sporenbäl-

len, Keimung der Sporen – soweit erfolgreich, Ultrastruktur von Haustorien und Septenporus) wird vorgeschlagen, *Ginanniella* Ciferri wieder in *Urocystis* Rabenhorst einzubeziehen.

Dank

Für hilfreiche Diskussionen, Überlassung wertvollen Materials sowie die Durchsicht des Manuskripts danke ich sehr herzlich den Herren Prof. Dr. F. Oberwinkler und Dr. Dr. K. Vánky. Bei Fr. C. Specht bedanke ich mich für das sorgfältige Abziehen des Photomaterials.

Literatur

- BANDONI, R. J. (1972) – Terrestrial occurrence of some aquatic hyphomycetes, *Canad. J. Bot.* 50: 283–228.
- & B. N. JOHRI (1972) – *Tilletiaria*: a new genus in the *Ustilaginales*, *Canad. J. Bot.* 50: 39–43.
- BAUER, R. (1983) – Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an *Uredinales*. Dissertation Tübingen.
- (1986) – Basidiosporenentwicklung und -keimung bei Heterobasidiomyceten. Teil A: Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an keimenden Rostpilzbasidiosporen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 99: 67–81.
- BREFELD, O. (1895) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. XII. Heft: Hemibasidii – Brandpilze III.
- BUBÁK, F. (1912) – Houby České. Díl. II. Sněti (Hemibasidii). – *Arch. Přír. Výzk. Čech.* 15(3): 1–84.
- CIFERRI (1938) – *Ustilaginales*. In: *Flora Italica Cryptogama, Pars I. Fungi, Fasc. 17*: 1–443.
- DEML, G. (1977) – Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an *Ustilaginales*-Arten. *Z. Mykol.* 43: 291–303.
- & F. OBERWINKLER (1981) – Studies in the Heterobasidiomycetes. Part. 4. Investigations on *Entorrhiza casparyana* by light and scanning electron microscopy. *Mycologia* 73(3): 392–398.
- , – & R. BAUER (1985) – Studies in Heterobasidiomycetes. Part 38. *Sphacelotheca polygonipersicariae* Deml & Oberwinkler spec. nov. *Phytopath. Z.* 113: 231–242.
- FRIES, E. (1829–1832) – *Systema mycologicum* Vol. 3(1): 1–260, 3(2): 261–524.
- INGOLD, C. T. (1983) – The basidium in *Ustilago*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 81(3): 573–584.
- JØRSTAD, J. (1936) – The ustilagineous genus *Tuburcinia* in Norway. *Nytt. Mag. Naturvidensk.* 83: 231–246.
- KHAN, S. R., J. W. KIMBROUGH & K. J. KWON-CHUNG (1981) – Ultrastructure of *Filobasidiella arachnophila*. *Canad. J. Bot.* 59: 893–897.
- KIRCHNER, O. VON, E. LOEW & C. SCHROETER (1934) – Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1(3): 722–745.
- KNIEP, H. (1917) – Über *Urocystis anemones* (Pers.) Wint. *Z. Bot.* 13: 289–311.
- KREGER-VAN RIJ, N. J. W. & M. VEENHUIS (1969) – Septal pores in *Endomycopsis platypodis* and *Endomycopsis monospora*. *J. Gen. Microbiol.* 57: 91–96.
- KÜHN, J. (1882) – *Paipalopsis irmischiae*. *Irmischia* 7: 39–40.
- (1892) – Über die Entwicklungsgeschichte des Primelbrandes. Sitzungsbericht der naturf. Gesellsch./Halle vom 25. Juni 1892: 110–115.
- KWON-CHUNG, K. J. (1976) – Morphogenesis of *Filobasidiella neoformans*, the sexual state of *Cryptococcus neoformans*. *Mycologia* 68: 821–833.
- & T. J. POPKIN (1976) – Ultrastructure of septal complex in *Filobasidiella neoformans* (*Cryptococcus neoformans*). *J. Bacteriol.* 126(1): 524–528.
- LÉVEILLÉ, J. H. (1846) – Descriptions des Champignons de l'herbier des Museum de Paris. *Ann. Sci. Nat. Bot., Ser.* 3(5): 249–304.
- LINDEBERG, B. (1959) – *Ustilaginales* of Sweden (excl. of the *Cintractias* on *Caricoideae*). *Symb. Bot. Ups.* XVI (2): 1–175.
- LIRO, J. I. (1922) – Über die Gattung *Tuburcinia* Fries. *Ann. Univ. Aboensis A.*, 1(1): 1–153.
- MAGNUS, P. (1878) – . . . über drei neue Pilze: *Ustilago Urbani* P. Magnus, *Urocystis primulicola*, *Schinzia cypericola*. *Hedwigia* 2: 17–21.
- MOORE, R. T. (1972) – Ustomycota, a new division of higher fungi. *Ant. van Leeuwenh. J. Mikrobiol. Serol.* 38: 567–584.
- (1980) – Taxonomic proposals for the classification of marine yeasts and other yeast-like fungi including the smuts. *Bot. Marina* 23(6): 361–373.

- NAGLER, A. M. (1986) – Untersuchungen zur Gattungsabgrenzung von *Ginanniella* Ciferri und *Urocystis* Rabenhorst sowie zur Ontogenie von *Thecapophora seminis-convolvuli* (Desm.) Ito. Dissertation Tübingen.
- & F. OBERWINKLER (1984) – Über die Nebenfruchtform des Primelbrandes, *Ginanniella primulicola* (Magn.) Cif. Z. Mykol. 50(2): 253–265.
- OBERWINKLER, F. (1978) – Was ist ein Basidiomycet? Z. Mykol. 44(1): 13–29.
- (1985) – Anmerkung zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. Teil 49 der Serie 'Heterobasidiomyceten-Studien'. Bot. Jahrb. Syst. 107(1–4): 541–580.
- & R. J. BANDONI (1982) – A taxonomic survey of the gastroid, auricularioid Heterobasidiomycetes. Canad. J. Bot. 60: 1726–1750.
- O'DONNELL, K. L. & D. J. MAC LAUGHLIN (1984) – Postmeiotic mitoses, basidiospore development, and septation in *Ustilago maydis*. Mycologia 76(3): 486–502.
- OLIVE, L. S. (1968) – An unusual new Heterobasidiomycete with *Tilletia*-like basidia. Journ. El. Mitch. Sci. Soc. 84: 261–266.
- PAPE, H. (1923) – Ein neuer, auf Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis* L.) schmarotzender Brandpilz (*Urocystis galanthi* n. sp.). Arbeiten Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstw. 11: 331–336.
- RABENHORST, A. (1856) – Klotzsch Herb. viv. mycol. ed. II no. 393.
- RAMBERG, J. E. & D. J. MAC LAUGHLIN (1980) – Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in *Ustilago maydis*. Canad. 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.
- SCHMITTER, A. (1984) – Vergleichende Untersuchungen zur Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gattung *Ustilago* (Pers.) Roussel. Dissertation Tübingen.
- SCHWARZMAN, S. R. (1960) – Golovnevye griby. (Smut fungi). Flora sporovych rastenij Kazachstana 2. Alma Ata. 369 S.
- SPURR, A. R. (1969) – A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastr. Res. 26: 31–43.
- STAKMAN, E. C., M. B. MOORE & R. C. CASSELL (1934) – The cytology of *Urocystis occulta*. Phytopathology 24: 874–889.
- STEMPELL, K. L. (1935) – Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Entyloma*-Arten und über die systematische Stellung der Familie der *Sporobolomycetes*. Z. Bot. 28: 225–259.
- THIRUMALACHAR, M. J. & J. G. DICKSON (1949) – Chlamydospore germination, nuclear cycle, and artificial culture of *Urocystis agropyri* on red top. Phytopathology 39: 333–339.
- TU, C. C. & J. W. KIMBROUGH (1978) – Systematic and phylogeny of fungi in the *Rhizoctonia* complex. Bot. Gaz. 139 (4): 454–466.
- ULBRICH, E. (1940) – Über die Tilletiaceen-Gattungen *Tuburcinia* Fr. 1832, *Urocystis* Rbh. 1856 und *Ginanniella* Ciferri 1938. Notizbl. Bot. Garten und Museum Berlin–Dahlem 15(1): 68–84.
- VÁNKY, K. (1985) – Carpathian *Ustilaginales*. Symb. Bot. Uppsala 24(2): 1–309.
- VAN UDEN, H. (1951) – Eine einfache Methode zum Studium der Pilzmorphologie im allgemeinen und der vegetativen Hyphen im besonderen. Arch. Dermatol. Syphilis 193: 468–484.
- WAKEFIELD, E. M. (1939) – *Urocystis* versus *Tuburcinia*. Nomina generica conservanda. Trans. Brit. Mycol. Soc. 23: 214–225.
- WORONIN, M. (1882) – Beitrag zur Kenntnis der Ustilagineen. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 12: 559–591.
- ZUNDEL, G. L. (1940) – A note on the status of the generic name *Urocystis*. Phytopathology 30: 453–454.
- (1953) – The *Ustilaginales* of the World. Contribution No. 176 from the Department of Botany; The Pennsylvania State College.

AN = Herbarium Apollonia Nagler, Tübingen

HUV = Herbarium Ustilaginales Vánky, Gagnef (Schweden)

Die Keimungsversuche wurden mit den Aufsammlungen *U. galanthi* (AN 7) und *U. primulae* (AN 46) durchgeführt.

Erklärung zu den Abbildungen (Explanation of the figures):

Abkürzungen (Abbreviations): L = Lipidtröpfchen (lipid droplets), S = Sporen (spores), sZ = sterile Zellen (sterile cells), Pl = Plasmalemma (plasmalemma), W1 = innere Schicht der Sporenwand (inner layer of the spore wall), W2 = äußere Schicht der Sporenwand (outer layer of the spore wall).

Der Maßstab beträgt 2 μ m, wenn nicht anders angegeben.

Bar of figures represent 2 μ m, if not indicated otherwise.

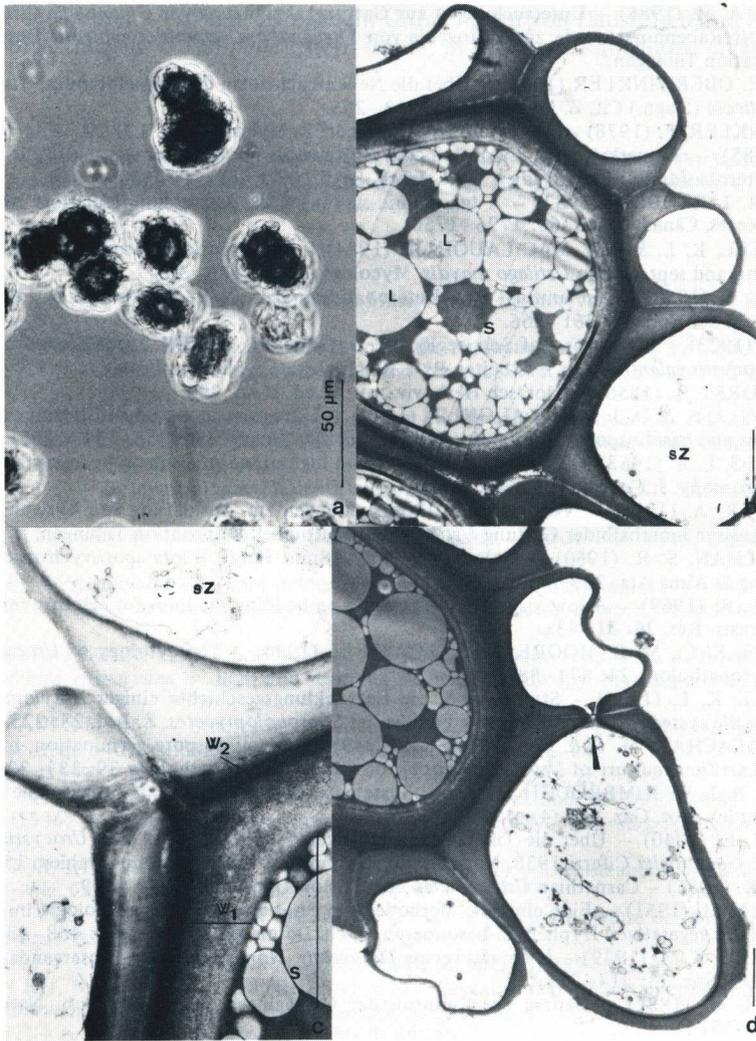


Abb. 1: Morphologie und Ultrastruktur der Sporenballen von *Urocystis galanthi*.

a: Sporenballen von *U. galanthi*.

b: Ultradünnschnitt durch einen Sporenballen. Nur die zentralen Sporen enthalten Plasma mit viel Reservematerial (L) und sind keimfähig. Die sterilen Zellen sind hyalin.

c: Die Zellwand der Sporen besteht aus einer inneren hellen (W1) und einer äußeren dunklen Schicht (W2); die der sterilen Zellen ist einschichtig.

d: Auch zwischen ausdifferenzierten Sporen lassen sich noch ehemalige Septenporen erkennen (Pfeil).

Fig. 1: Morphology and ultrastructure of the spore balls of *Urocystis galanthi*.

a: Spore balls of *U. galanthi*.

b: Ultrathin section through a spore ball. Only the central spores contain plasma rich in storage substances (L), and are capable of germination. The sterile cells are hyaline.

c: The cell wall of the spores is composed of an inner light (W1) and an outer dark layer (W2), whereas this of the sterile cells is one-layered.

d: Even between differentiated sterile cells former septal pores are recognizable (arrow).

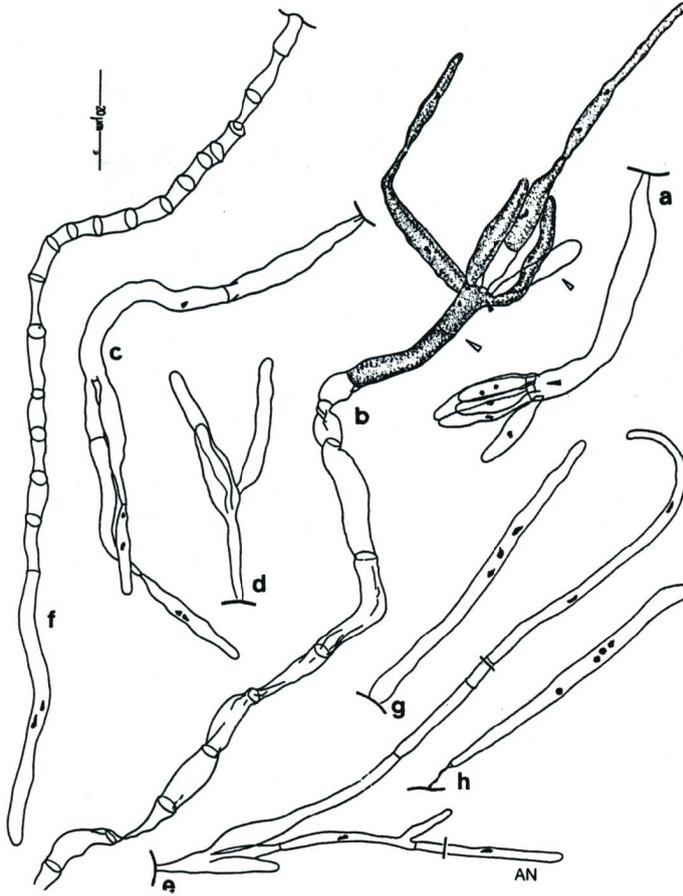


Abb. 2: Keimung der Sporen von *U. galanthi*.

- a: Bildung eines Promycels (= Basidie) mit fünf apikal inserierenden, einkernigen Sporidien (= Basidiosporen).
- b, c: Bildung der Sporidien nach einer längeren Wachstumsphase unter Bildung von Rückzugssepten. Das Promycel enthält noch einen Kern. Die ein- und zweikernigen Sporidien lösen sich nicht vom Promycel ab und kopulieren nicht miteinander. In situ werden zweikernige Sekundärsporidien gebildet. Die Sekundärsporidien wachsen mit Hyphen aus.
- d: Promycel und Sporidien sind nicht durch Septen voneinander getrennt.
- e: Die vom Primärsporidium gebildeten Hyphen sind zweikernig; zwischen den beiden Kernen kann ein Septum eingezogen werden.
- f-h: Das Promycelium oder die zuerst gebildete Keimhyphe kann zwei, drei oder vier Kerne enthalten.

Fig. 2: Germination of the spores of *U. galanthi*.

- a: Formation of a promycelium (= basidium) with five apically produced, uni-nucleate sporidia (= basidiospores).
- b, c: Formation of the sporidia after a longer phase of growth. The promycelium still contains one nucleus. The uni- and binucleate sporidia do not detach and copulation between the sporidia does not occur. They produce in situ binucleate secondary sporidia. These grow out with hypha.
- d: Promycelium and sporidia are not separated by a septum.
- e: The hyphae of the primary sporidia are binucleate; between the two nuclei a septum can be formed.
- f-h: The promycelium or the hyphae, produced at the beginning of the germination contains one, two or three nuclei.



Abb. 3: Lichtmikroskopische Aufnahmen von Promycel und Sporidien bei *U. galanthi*. Das Promycel besitzt ein Rückzugsseptum (dunkler Pfeil), ebenso eines der Primärsporidien (heller Pfeil).

Fig. 3: LM pictures of promycelia and sporidia of *U. galanthi*. The promycelium is provided with an adventitious septum (dark arrow), like one of the primary sporidia (light arrow).

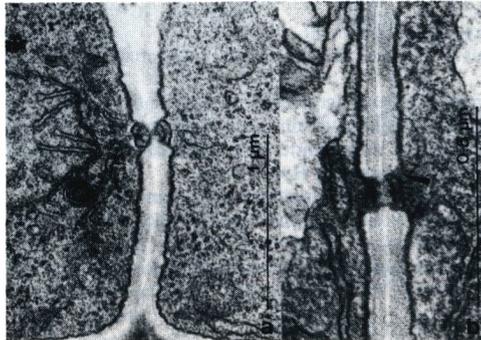


Abb. 4: Septenporus von *U. galanthi*.

a, b: Die Hyphenquerwände sind nicht zu einem Doliporus angeschwollen. Zwei „Membranen“ verschließen den Poruskanal. Sie setzen direkt im Poruskanal an. Ihr Zusammenhang mit dem Plasmalemma ist unsicher.

Fig. 4: Septal pore of *U. galanthi*.

a, b: The cross walls are n't swollen up to a dolipore. Two "membranes" occlude the porus channel (connection with the plasmalemma?).

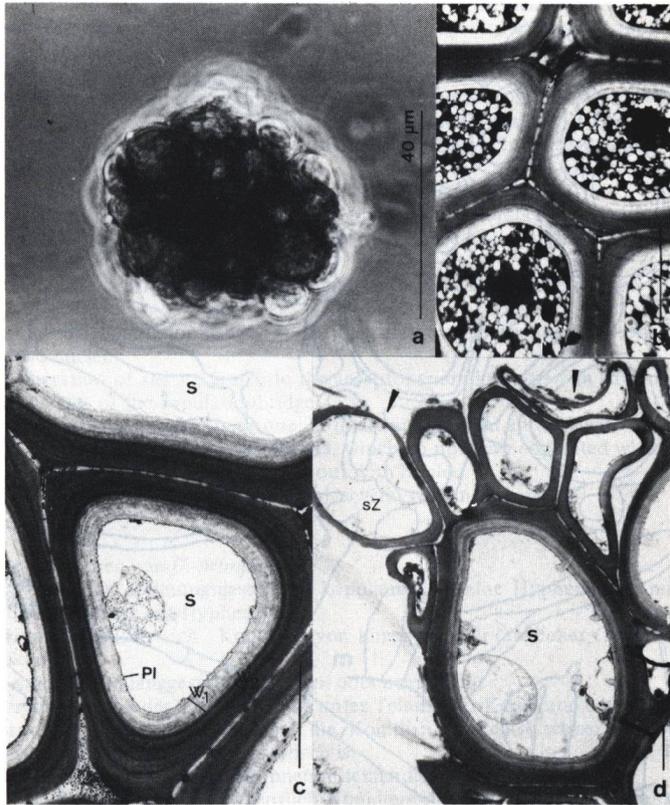


Abb. 5: Morphologie und Ultrastruktur der Sporenballen von *U. galanthi*.

- a: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Sporenballes.
- b: Darstellung der Hauptsporen.
- c: Die Sporen besitzen eine zweischichtige Zellwand mit einer inneren hellen (W1) und einer äußeren dunklen Schicht (W2); auch in ausgekeimten Sporen ist das Plasmalemma (P1) noch gut erkennbar.
- d: Die sterilen Zellen eines Sporenballes besitzen eine einschichtige Zellwand und im ausdifferenzierten Zustand kein Plasmalemma.

Fig. 5: Morphology and ultrastructure of the spore balls of *U. galanthi*.

- a: Spore ball in the light microscopy.
- b: Spores.
- c: The wall of the spores is composed of an inner lighter (W1) and an outer darker layer (W2). Even in germinated spores the plasmalemma (pl) is visible.
- d: The sterile cells of a spore ball are composed of a one-layered sporewall; in differentiated stage the sterile cells don't show a plasmalemma.

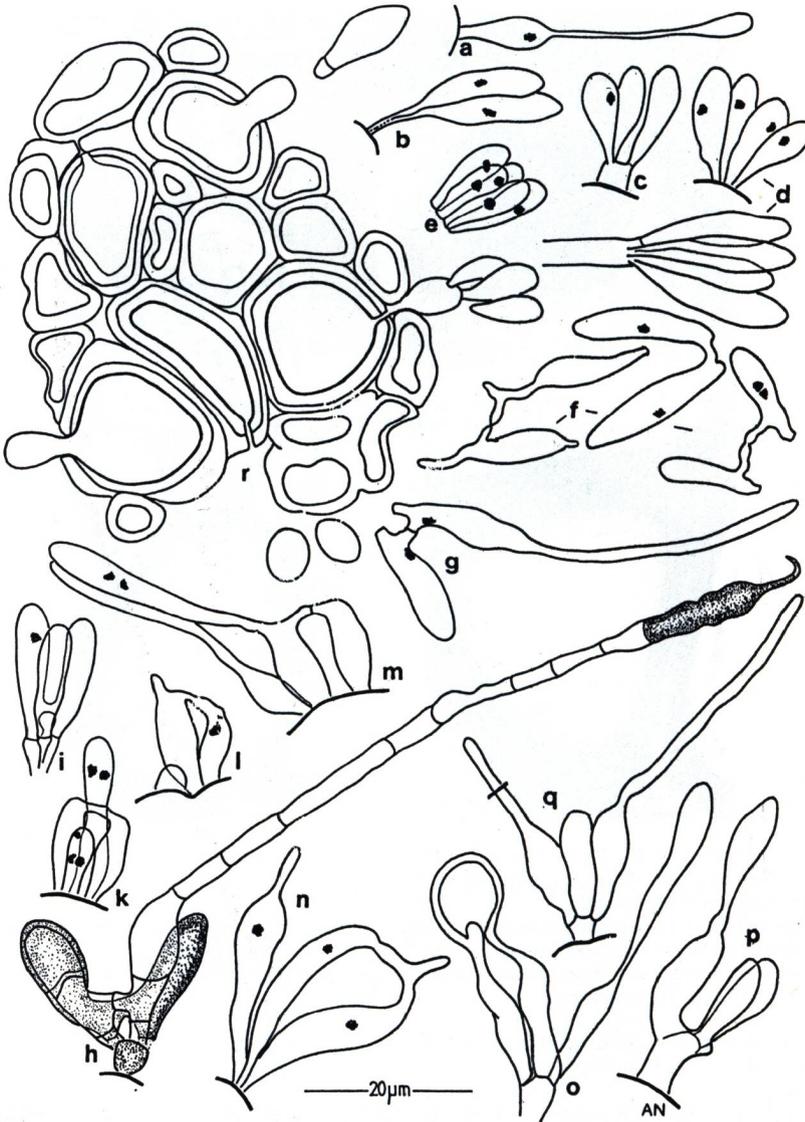


Abb. 6: Keimung der Sporen von *Urocystis primulae* I.

- a–e: Bildung eines unterschiedlich langen Promycels mit einer variierenden Anzahl von Sporidien; diese sind einkernig.
- f, g: Kopulation der einkernigen Sporidien nach ihrer Ablösung vom Promycel, Wanderung einer der Kerne in das Akzeptor-Sporidium und Auswachsen mit einer Hyphe.
- h, i: Kopulation der Sporidien in situ; die Kopulationsbrücken befinden sich im basalen Teil der Sporidien.
- k, l: Bildung der Kopulationsbrücken im oberen Teil der Sporidien; eines der Sporidien ist zweikernig.

- m: Nach Übertritt des Kernes in das Akzeptor-Sporidium wird oftmals ein Rückzugsseptum im Bereich der Kopulationsbrücke eingezogen; in diesem Fall wird nach der Kopulation ein Sekundärsporidium gebildet.
- n: Zwei kopulierende Sporidien und ein einzelnes; beide wachsen apikal mit einer Hyphe aus.
- o, p: Bildung von Sekundärsporidien an Sporidien, die nicht zur Kopulation gelangt sind.
- q: Keine Kopulation der Sporidien und Auswachsen mit einer Hyphe.
- r: Ein Semidünnschnitt durch einen Sporenballen mit insgesamt fünf ausgekeimten Sporen.

Fig. 6: Germination of the spores of *Urocystis primulae* I.

- a-e: Formation of a differently long promycelium and a varying number of uninucleate sporidia.
- f, g: Copulation of detached, uninucleate sporidia, one of the nuclei migrates in the acceptor-sporidium; this growth out with a hypha.
- h, i: Copulation of the sporidia in situ; the copulationbridges are situated at the basal part of the sporidia.
- k, l: Formation of the copulationbridges at the top of the sporidia; note that one of the sporidia possesses two nuclei.
- m: After the migration of the nucleus into the acceptor-sporidium often an adventitious septum is formed in the area of the copulationbridge.
- n: Two copulating sporidia and a single one; both are growing out apically with a hypha.
- o, p: Formation of secondary sporidia on sporidia, which do not have copulated with other sporidia.
- q: No copulation of the sporidia but growing out with hypha.
- r: A semi-thin section through a spore ball with several germinated spores.

Abb. 7: Keimung der Sporen von *U. primulae* II.

- a-c: Nach dem primären Keimungsgeschehen kopulieren einzelne Hyphenzellen miteinander und wachsen danach wieder mit Hyphen aus.
- d-h: An den Hyphen bilden sich Konidien, von kugelig oder länglicher Gestalt; diese sind ein- oder zweikernig.
- i-l: Andere Konidien sind langgestreckt und ein- oder zweikernig.
- m-o: Die Weiterentwicklung der Konidien läuft unter Teilung der Kerne und einer Septierung einher.
- p-q: Nach Kernteilung und Septierung sind die Konidien dreizellig, wobei entweder alle Zellen einkernig sind oder die mittlere dikaryotisch ist.
- r-s: Die einzelnen Zellen einer Konidie können miteinander kopulieren.
- t-u: An den Konidien bilden sich gelegentlich Konidienträger, die wiederum Konidien abgliedern. Diese Konidien können wieder miteinander kopulieren.

Fig. 7: Germination of the spores of *U. primulae* II.

- a-c: After the formation of promycelium and sporidia hyphae are produced; these hyphal cells copulate and then grow out with hypha.
- d-h: The hyphae produce globular or oblong, uninucleated or binucleated conidia.
- i-l: A second type of conidia is long and small with one or two nuclei. l:
- m-o: The further development of the conidia involves a partition of the nuclei and the septation of the conidia.
- p-q: After the partition of the nuclei and the septation of the conidia, they became three-celled; each cell may contain one nucleus or the middle one may be dikaryotic.
- r-s: The cells of a conidium may copulate one with another.
- t-u: Occasionally the conidia may produce conidia once more; these conidia, too, may copulate by pairs.

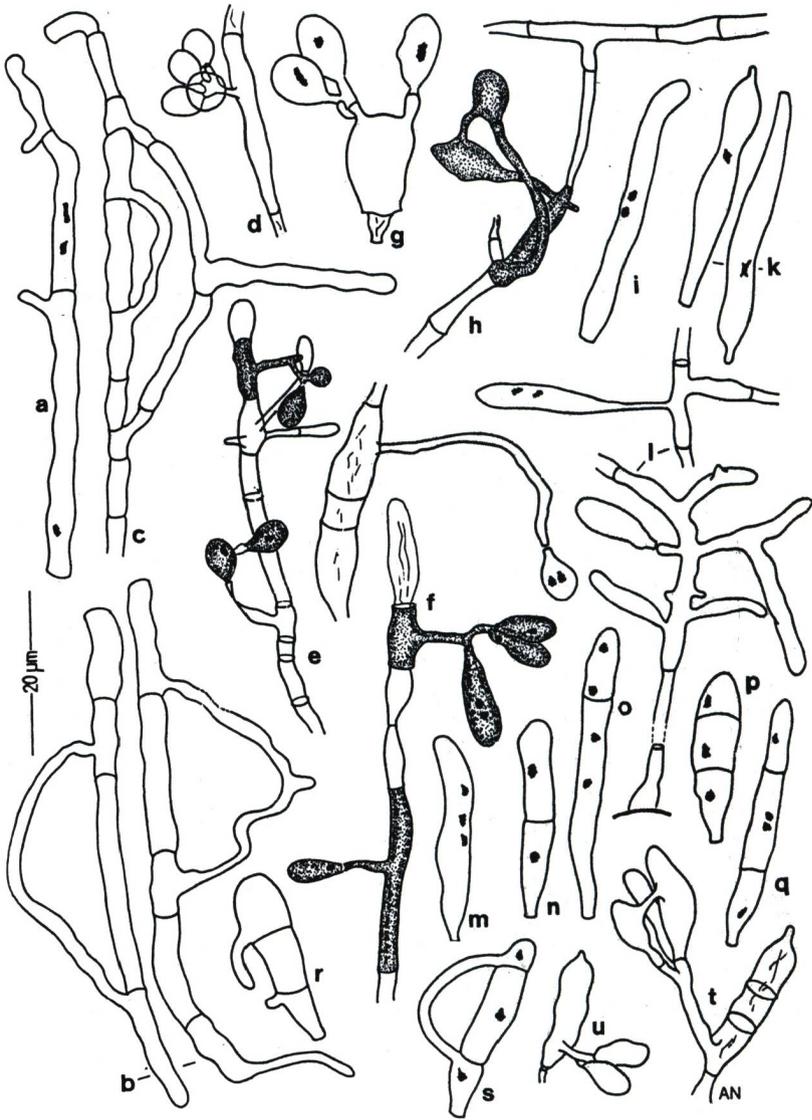


Abb. 7 / Fig. 7

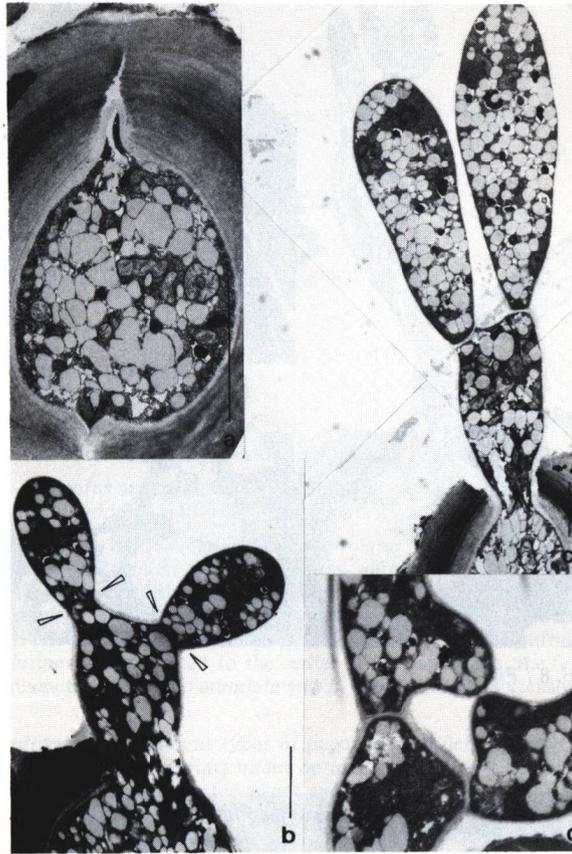


Abb. 8: Ultrastrukturelle Details der Sporenkeimung von *U. primulae*.

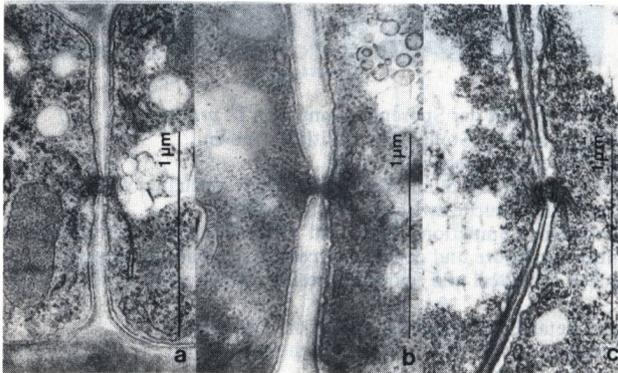
- a: Die Sporenwand kann an zwei Stellen gleichzeitig aufreißen.
- b: Die Sporidien werden enteroblastisch gebildet.
- c: Septenbildung zwischen Promycel und Sporidium; beide enthalten viel Reservematerial.
- d: Bildung einer Kopulationsbrücke zwischen den Sporidien.
- e: Vollständig ausgebildete Kopulationsbrücke und Auswachsen eines Sporidiums mit einer Hyphe.
- f: Zwischen der entleerten Spore und dem Promycel hat sich ein Rückzugsseptum gebildet.
- g: Die Septen zwischen Promycel und Sporidien besitzen einen winzigen Porus (Pfeil).

Fig. 8: Ultrastructural details of germinating spores of *U. primulae*.

- a: The sporewall ruptures on two different sites at the same time.
- b: The sporidia are produced enteroblastically.
- c: Formation of septa between the promycelium and sporidia; both contain rich storage substances.
- d: Formation of a copulationbridge between the sporidia.
- e: Completely formed copulationbridge; one of the sporidia with an outgrowing hypha.
- f: Between the emptied spore and the promycelium an adventitious septum is produced.
- g: The septa between the promycelium and sporidia show a very small pore (arrow).



Abb. 8 / Fig. 8

Abb. 9: Septenporus von *U. primulae*.

a-c: Die Hyphenquerwände sind gleichmäßig breit und leicht zugespitzt. Im Poruskanal befinden sich je zwei Doppel„membranen“, die in der Regel gerade ausgestreckt sind.

Fig. 9: The septal pore of *U. primulae*.

a-c: The hyphal cross walls are evenly broad and slightly tapering of. In the porus channel are two double "membranes", which are commonly stretched out.



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 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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [53_1987](#)

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

Artikel/Article: [Urocystis Rabenhorst und Ginanniella Ciferri zwei eigenständige Gattungen? Urocystis galanthi Pape und Ginanniella primulae \(Rostrup\) Ciferri 331-354](#)