

Ultrastruktur der Basidiensepten phragmobasidialer Brandpilze¹

R. BAUER, F. OBERWINKLER, G. DEML

Universität Tübingen,
Lehrstuhl Spezielle Botanik,
Auf der Morgenstelle 1, D-7400 Tübingen

Eingegangen am 27.7.1989

Bauer, R. & F. Oberwinkler (1989) – Ultrastructure of basidial septa in smut fungi. *Z. Mykol.* 55(2): 163–168.

Key Words: Basidiomycetes, smut fungi, *Ustilago*, *Sphacelotheca*, ultrastructure, septa.

Abstract: The ultrastructure of basidial septa in *Ustilago tritici*, *Ustilago avenae* and *Sphacelotheca polygoni-serrulati* was analyzed by serial sections. Septa of *U. avenae* and *U. tritici* are transversed by a narrow porus. Later, the cell wall surrounding the porus is slightly swollen. At the end of septal development continuous cell wall layers are formed on both sides of the pore. Thus, the porus is closed. The basidial septa of *S. polygoni-serrulati* lack pores, but often have median bulges, vaultings or loops. The results are discussed.

Zusammenfassung: Die Basidiensepten von *Ustilago tritici*, *Ustilago avenae* und *Sphacelotheca polygoni-serrulati* wurden elektronenoptisch an Serienschnitten untersucht. Septen von *U. avenae* und *U. tritici* besitzen schmale Poren. In späteren Stadien ist der Porenrand leicht angeschwollen. Gegen Ende der Septenentwicklung wird der Porus auf beiden Seiten durch Wandauflagerungen verschlossen. Die Basidiensepten von *S. polygoni-serrulati* sind porenlos, besitzen aber oft mediane Überlappungen, Aufwölbungen oder Schlaufen. Die Ergebnisse werden diskutiert.

Seit Entdeckung des Doliporus bei *Coriolus versicolor* (Girbardt 1958) ist die Ultrastruktur der Septenporen an vielen Basidiomyceten untersucht worden. Khan & Kimbrough (1982) und Oberwinkler (1985) haben Übersichten veröffentlicht, wobei sie auch die taxonomische Bedeutung dieses Merkmalskomplexes berücksichtigten. Über den Bauplan der Septenporen bei Brandpilzen ist dagegen äußerst wenig bekannt. So sind bei den *Ustilaginales* s. str. winzige Poren nur in den Basidienquerwänden von *Ustilago maydis* elektronenoptisch dokumentiert (Ramberg & McLaughlin 1980, O'Donnell & McLaughlin 1984). Robb (1972) konnte bei *Ustilago hordei* und Deml (1977) bei *Schizonella melanogramma*, *Sorosporium saponariae*, *Sphacelotheca andropogonis* und *Ustilago nuda* keine Poren nachweisen. Deml (1977) fand oft Anschwellungen und Zellwandüberlappungen im zentralen Bereich der Septen. Der derzeitige Kenntnisstand reicht also bei weitem nicht aus, die Ultrastruktur der Septen phragmobasidialer Brandpilze zu charakterisieren. Da sich an Basidiensepten der Entwicklungsgrad exakt anhand der meiotischen Kernteilung ablesen läßt, wurden die folgenden Untersuchungen an *Ustilago tritici*, *Ustilago avenae* und *Sphacelotheca polygoni-serrulati* auf Basidienquerwände beschränkt.

¹ Teil 46 der Reihe „Studien an Heterobasidiomyceten“

Material und Methoden

Folgende Aufsammlungen wurden untersucht: *Ustilago tritici* (Pers.) Rost., Deutschland, Baden-Württemberg, Mössingen-Belsen, Felder hinter der Gemarkung „Hinter Fritzens Haus“, 18.6.1986, leg. G. Deml (1686); *Ustilago avenae* (Pers.) Rost., Deutschland, Baden-Württemberg, Mössingen, Wiesen an der Straße nach Nehren, 3.6.86, leg. G. Deml (1784); *Sphacelotheca polygoni-serrulati* R. Maire, Portugal, Madeira, Maroucos, Levada Machico-Canical, bei Terra do Cabo, 6.4.1984, leg. E. & G. Deml (1655).

Die Brandsporen wurden auf Malzextrakt-Yeastextrakt-Pepton (MYP) Medium ausgestrichen und nach ihrer Keimung in 2%igem Glutaraldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer fixiert. Die fixierten Zellen wurden auf ca. 1 cm im Durchmesser große Dialyseschlauchstücke übertragen, mit ebensolchen abgedeckt und mit tiefschmelzendem, 4%igem Agar an den Rändern verklebt. Danach wurden die Proben mit 0,1 M Cacodylatpuffer ausgewaschen, in 1%igem Osmiumtetroxid nachfixiert, mit Wasser ausgewaschen, in 1%igem Uranylacetat kontrastiert, wieder ausgewaschen, in Aceton entwässert und in Epoxidharz (Spurr 1969) zwischen teflonbeschichteten Objektträgern eingebettet. Die geeigneten Basidienstadien wurden lichtoptisch ausgewählt, markiert, ausgeschnitten und auf leere ERL-Blöckchen geklebt. Die Blöckchen wurden auf jeweils eine Basidie zugetrichtert; diese wurde in Serienschritte von 40–65 nm zerlegt. Nach dem Nachkontrastieren mit Bleicitrat wurden die aufgenommenen Schnitte an einem Zeiss EM 109 untersucht.

Ergebnisse

Die Ontogenie des mittleren Basidienseptums wurde untersucht. Anhand der meiotischen Kernteilung konnte jeweils exakt der Entwicklungsgrad ermittelt werden.

Ustilago tritici und *Ustilago avenae*

Die Septenbildung in den Basidien verläuft bei diesen Arten nach dem gleichen Modus. Im folgenden wird daher auf die Angabe der Art verzichtet. Die Septen werden zentripetal eingezogen (Abb. 1). Dabei stülpt sich das Plasmalemma nach innen und in den dadurch entstehenden Zwischenraum wird Wandmaterial abgelagert. Im Laufe der Septenbildung verengt sich die zentrale Öffnung immer mehr. Bis zu einer Verengung auf ca. 40 nm ist der Rand dabei abgerundet bis spitz zulaufend. Bei einem Porendurchmesser von ca. 40 nm wird der Rand abgeflacht, so daß er sich im Schnitt eckig darstellt (Abb. 2). Die Porusöffnung wird nun auf ca. 15–20 nm im Durchmesser verkleinert, ohne daß der Porenrand anschwillt (Abb. 3). Damit ist der Porendurchmesser wesentlich geringer als normale Schnittstärken (60–80 nm) von Ultradünnschnitten. Es mußten also äußerst dünne Schnitte verwendet werden, um eine ausreichende Abbildungsqualität für diese Poren zu erreichen. Derartig dünne Schnitte sind aber nur sehr schwach kontrastiert. Die substrukturelle Schichtung der Zellwand, die in dickeren Schnitten dargestellt werden kann, ist dann nicht mehr erkennbar (Abb. 2–3, 5–9). Nur in Abb. 4 sind die zwei elektronendichteren Schichten noch unterscheidbar von der elektronenhellen schmalen Mittellamelle.

Nach der Verengung des Porenkanals auf ca. 15–20 nm schwillt der Porenrand an (Abb. 4–9). Das Plasmalemma setzt sich von einer Zelle zur benachbarten durch den Porenkanal fort. Dies ist in den Abbildungen von median geschnittenen Poren mehr oder weniger klar zu erkennen (Abb. 3–6, 8–9). So ist die trilamelläre Plasmalemmasubstruktur in der Abbildung 5 im Porenkanal deutlich und in der Abbildung 3 wenigstens noch partiell zu erkennen. Es ist auch hier zu berücksichtigen, daß bei 40–50 nm Schnittstärke die Plasmalemmaröhre im Kanal nicht angeschnitten wird. In leicht tangential angeschnittenen Poren ist zu erkennen, daß sich das Plasmalemma von einer Zelle in den Porenkanal fortsetzt (Abb. 7). Die Randanschwellungen der Poren sind unterschiedlich stark ausgeprägt (Abb. 4–9). Gegen Ende der Septenentwicklung wird an den Poren beidseitig weiteres Wandmaterial, auch über die Porusöffnung hinweg, abgelagert. Auf beiden Seiten ist nun ein kontinuierlich über den Porus verlaufendes Plasmalemma vorhanden (Abb. 10–12). Die beiden benachbarten Basidienzellen sind nun cytoplasmatisch voneinander getrennt. Der Porenkanal selber bleibt erhalten (Abb. 10–12). Oft sind in beidseitig verschlossenen Poren noch Membranreste zu erkennen (Abb. 10–11).

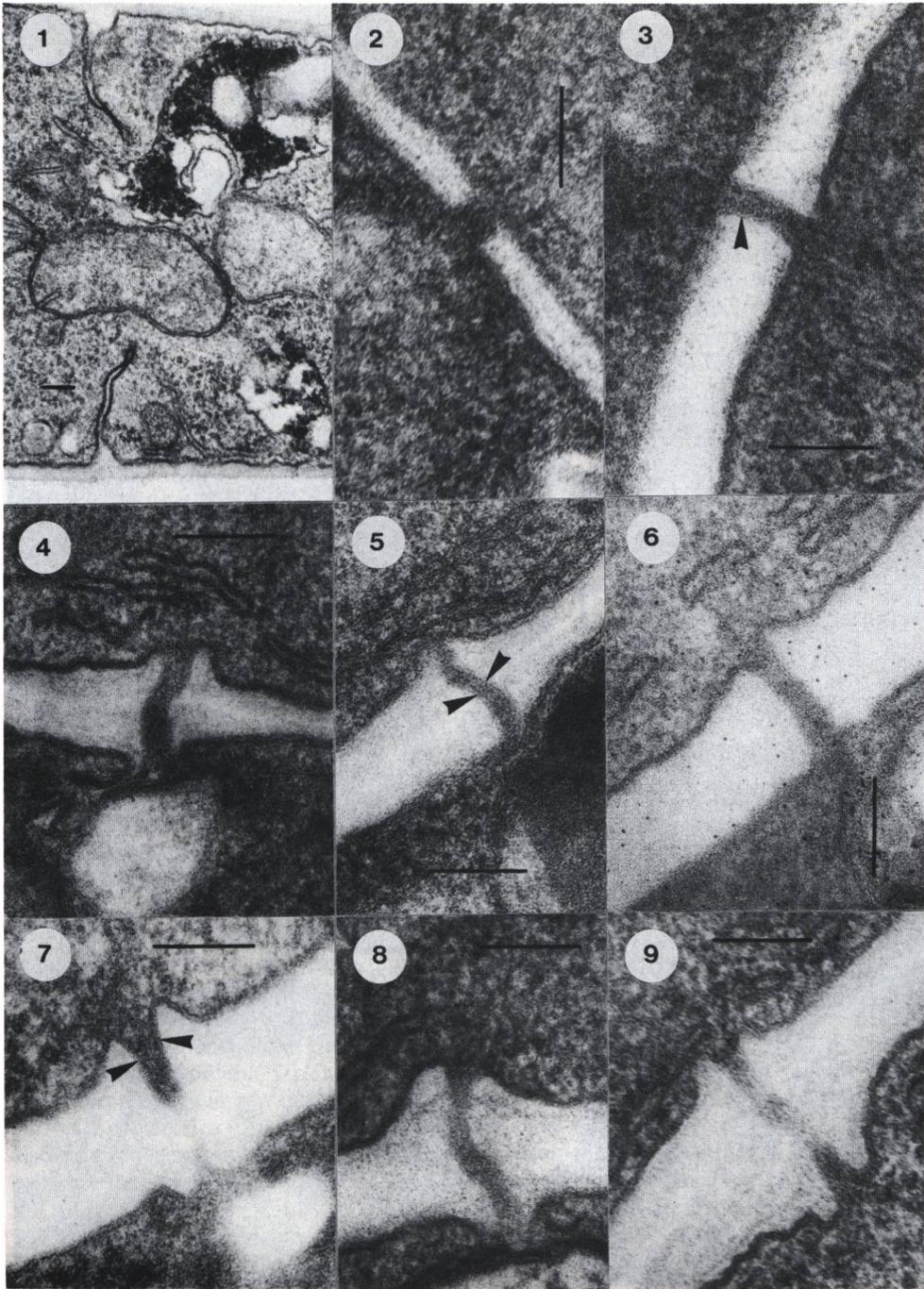


Abb. 1-9: Junges Basidienseptum (Abb. 1) und Septenporen der mittleren Basidienquerwand von *Ustilago avenae* (Abb. 2-9). Alle Maßstäbe entsprechen 0,1 μm . Die Pfeilspitzen in den Abb. 3, 5 und 7 markieren das Plasmalemma im Porenkanal. Abb. 1: Interphase I Basidie. Abb. 2-3: Metaphase II Basidien. Abb. 4-9: Telophase II - Interphase II Basidien.

Figs. 1-9: Young basidial septum (Fig. 1) and septal pores of the middle basidial septum of *Ustilago avenae* (Figs. 2-9). Scale bars = 0.1 μm . The arrowheads in the figures 3, 5 and 7 indicate the plasma membrane in the pores. Fig. 1: Interphase I basidium. Figs. 2-3: Metaphase II basidia. Figs. 4-9: Telophase II-interphase II basidia.

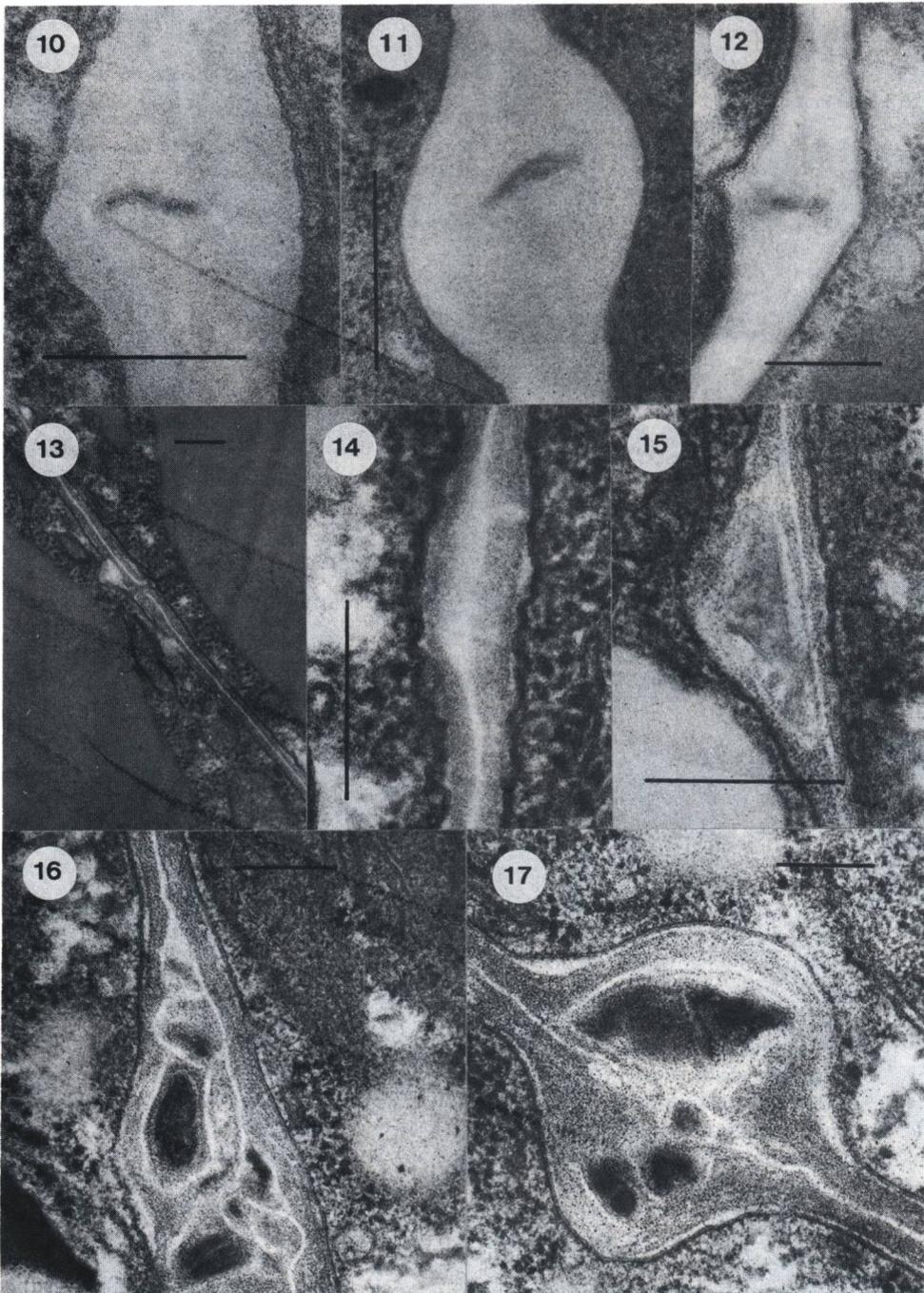


Abb. 10–17: Zentrale Ausschnitte mittlerer Basidienquerwände von *Ustilago tritici* (Abb. 10–11), *Ustilago avenae* (Abb. 12) und *Sphacelotheca polygوني-serrulati* (Abb. 13–17). Alle Maßstäbe entsprechen 0,2 μm . Abb. 10–12, 15–17: Von postmeiotischen Basidien mit Basidiosporen. Abb. 13–14: Telophase II – Interphase II Basidien.

Figs. 10–17: Central parts of middle basidial septa of *Ustilago tritici* (Figs. 10–11), *Ustilago avenae* (Fig. 12) and *Sphacelotheca polygوني-serrulati* (Figs. 13–17). Scale bars = 0.2 μm . Figs. 10–12, 15–17: Post-meiotic basidia with spores. Figs. 13–14: Telophase II – interphase II basidia.

Sphacelotheca polygoni-serrulati

Die Initialphase der Basidienseptierung bei *S. polygoni-serrulati* ist vergleichbar der von *U. tritici* und *U. avenae*. Das Plasmalemma stülpt sich irisblendenartig ein und Wandmaterial wird in den Zwischenraum des eingestülpten Plasmalemmas abgelagert. Ältere Septen besitzen eine charakteristische Substruktur. Zwei elektronendichtere Schichten sind getrennt durch eine schmale, elektronenhelle Mittellamelle (Abb. 13–17). Die Septenentwicklung schreitet recht einheitlich voran, bis etwa 75 % des Basidienquerschnittes eingeschritten sind. Die Schlußphase der Septenbildung verläuft dagegen sehr uneinheitlich. Sie ist von Septum zu Septum verschieden, so daß kein einheitlicher Typ erkannt und beschrieben werden kann. Nur einmal konnte ein irisblendenartig verschlossenes Septum beobachtet werden (Abb. 13). Das Plasmalemma verlief kontinuierlich über die Zentralstelle. Die Mittellamelle war an dieser Stelle unterbrochen und am Rand leicht abgewinkelt (Abb. 13). Die benachbarten Basidienzellen waren jedoch stark vakuolisiert. In allen anderen untersuchten Basidien verlief die Septenbildung in der Schlußphase nicht mehr irisblendenartig. Mehr oder weniger von der Mitte entfernt winkelt sich das Plasmalemma ab, gabelt sich sekundär deltaartig in Arme auf und bildet dabei oft flächige Schlaufen oder es rollt sich ein (Abb. 14–17). Dadurch entstehen mehr oder weniger große Zellwandaufwölbungen in der Septenmitte (Abb. 14–17). Der Septierungsmodus kann besonders gut am Verlauf der Mittellamelle verfolgt werden. Sie ist im Schnitt oft verzweigt, gebogen und eingerollt. Gegen Ende der Septenbildung ist beidseitig ein kontinuierlich über die Zellwandaufwölbungen verlaufenes Plasmalemma vorhanden (Abb. 14–17). Besonders große Aufwölbungen enthalten noch oft Höhlungen mit Cytoplasmaresten (Abb. 16–17).

Diskussion

Septen oder Basidien von *Sphacelotheca polygoni-serrulati*, *Ustilago avenae* und *Ustilago tritici* trennen im ausdifferenzierten Zustand benachbarte Basidienzellen vollständig. Elektronenoptisch ist dann keine cytoplasmatische Verbindung mehr feststellbar. Trotz dieser funktionell gleichartigen Ausbildung unterscheiden sich die untersuchten *Ustilago*-Arten von *S. polygoni-serrulati* im ontogenetischen Differenzierungsablauf der Septen beträchtlich. Zunächst verläuft die Septenbildung bei *S. polygoni-serrulati* irisblendenartig. Es wird dann jedoch keine morphologisch charakterisierbare Porenstruktur erreicht. Vielmehr entstehen im Mittelbereich des Septums unregelmäßige Wandwucherungen, die zu Überlappungen und Verfaltungen führen. Ähnlich strukturierte Septen vegetativer Hyphen konnte Deml (1977) bei *Sphacelotheca andropogonis* und *Schizonella melanogramma* beobachten. Im Gegensatz dazu verläuft die Septenbildung bei *U. tritici* und *U. avenae* vollständig irisblendenartig. Ein Porus bleibt durchgehend erhalten und der Porenrand schwillt leicht an. Erst in der Schlußphase der Septenbildung wird der Porenkanal beidseitig durch Zellwandauflagerungen verschlossen. Vergleichbare Ontogeniestudien an Septenporen sind innerhalb der Basidiomyceten bisher nur bei *Heterogastidium pycnidioideum* gemacht worden (Oberwinkler & al. 1990). Auch bei dieser Art sind die Poren älterer Septen oft durch Wandschichten beidseitig überzogen (vergleiche dazu auch Abb. 9 von Oberwinkler 1985). Die Basidienquerwände von *U. tritici* und *U. avenae* sind also unterbrochen durch schwache Doliporen mit je einer winzigen Öffnung. Vergleichbar strukturierte Poren sind nur noch von *Ustilago maydis* bekannt (O'Donnell & McLaughlin 1984). Damit wurde bei drei auf Poaceen parasitierenden phragmobasidialen *Ustilaginales* der gleiche Porentyp festgestellt. Der auf *Polygonum persicaria* vorkommende Brandpilz *S. polygoni-serrulati* bildet dagegen keine Poren in den Basidiensepten aus.

Deml (1987) vermutete aufgrund biochemischer und morphologischer Daten, daß es

innerhalb der *Ustilaginales* s. str. zwei natürliche Verwandtschaften gibt, die nach ihren Vorkommen auf monokotylen bzw. dikotylen Pflanzen umgrenzt werden können. *S. polygoni-serrulati* und *Microbotryum violaceum* besitzen den Typ A der Sekundärstruktur der 5s ribosomalen RNA, während die Poaceenbrände *Ustilago maydis*, *Ustilago hordei* und *Ustilago longissima* die Typ B Sekundärstruktur ausbilden (Blanz & Gottschalk 1984). Dagegen besitzt die auf *Glyceria plicata* vorkommende Art *Ustilentyloma fluitans* ebenfalls eine Typ A Sekundärstruktur (Müller 1989).

Inwieweit die festgestellten Gemeinsamkeiten im Porentyp von *U. maydis*, *U. tritici* und *U. avenae* einerseits, und jener von *S. polygoni-serrulati* andererseits für größere Gruppen repräsentativ und stabil sind und dann auch noch mit anderen Merkmalen korrelieren, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Die Widersprüche der eingangs aufgeführten, bisher publizierten Daten zu den vorliegenden Befunden können auf die technischen und methodischen Probleme in der Elektronenmikroskopie der 70er Jahre zurückzuführen sein. Poren von 15–20 nm im Durchmesser sind auch heute an Schnittpräparaten elektronenoptisch nicht ausreichend auflösbar.

Danksagung

Frau S. Süßbrich danken wir für ihre Hilfe bei der Präparation für die Elektronenmikroskopie. Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Literatur

- BLANZ, P. A. & M. GOTTSCHALK (1984) – A comparison of 5s ribosomal RNA nucleotide sequences from smut fungi. *System. Appl. Microbiol.* 5: 518–524.
- DEML, G. (1977) – Vergleichende feinstrukturelle und chemische Merkmalsanalysen an *Ustilaginales*-Arten. Diss. Univ. Tübingen.
- Taxonomy of phragmobasidial smut fungi. *Studies in Mycology*, No. 30: 127–135.
- GIRBARDT, M. (1958) – Über die Struktur von *Polystictus versicolor* L. *Arch. Mikrobiol.* 28: 255–269.
- KHAN, S. R. & J. W. KIMBROUGH (1982) – A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. *Mycotaxon* XV: 103–120.
- MÜLLER, B. (1989) – Chemotaxonomische Untersuchungen an Basidiomycetenhefen. Diss. Univ. Tübingen.
- OBERWINKLER, F. (1985) – Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 541–580.
- , BAUER, R. & R. J. BANDONI (1990) – *Heterogastridiales*, a new order in the basidiomycetes. *Mycologia* (in press).
- O'DONNELL, K. L. & D. J. McLAUGHLIN (1984) – Postmeiotic mitosis, basidiospore development, and septation in *Ustilago maydis*. *Mycologia* 76: 486–502.
- RAMBERG, J. E. & D. J. McLAUGHLIN (1980) – Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in *Ustilago maydis*. *Canad. J. Bot.* 58: 1548–1561.
- ROBB, J. (1972) – Ultrastructure of *Ustilago hordei* (Pers.) Lagerh. II. Septation in the metabasidium. *Canad. J. Genet. Cytol.* 14: 839–849.
- SPURR, A. R. (1969) – A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31–43.



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. Freigibiger 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: 1989

Band/Volume: [55_1989](#)

Autor(en)/Author(s): Bauer R., Oberwinkler Franz, Deml Günther

Artikel/Article: [Ultrastruktur der Basidiensepten phragmobasidialer Brandpilze 163-168](#)