

Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten

Teil III: Ustilago-Typ

H. PRILLINGER¹, CH. DÖRFLER², G. LAASER³, G. HAUSKA⁴

1 Raiffeisen Bioforschung, Reitherstraße 21–23, A-3430 Tulln; N.Ö.

2 Birkenstraße 3, D-8051 Kranzberg

3 Dachstraße 20, D-8000 München 60

4 Lehrstuhl für Zellbiologie und Pflanzenphysiologie,
Universität Regensburg, D-8400 Regensburg

Eingegangen am 28.5.1990

Prillinger, H., Dörfler, Ch., Laaser, G. & G. Hauska (1990) – A contribution to the systematics and evolution of higher fungi: Yeast-types in the Basidiomycetes. Part III: Ustilago-type. *Z. Mykol.* 56 (2): 251–278.

Key Words: Basidiomycetes, Heterobasidiomycetes, basidiomycetous yeasts, *Graphiiales*, *Ustilaginales* p.p.te., *Tilletiales*, *Exobasidiales*, *Tilletiopsis*, *Ustilago*, *Sporisorium*, *Farysia*, *Schizonella*, *Moesziomyces*, *Entyloma*, *Exobasidium*, *Microstroma*, *Sterigmatomyces*, Cell wall carbohydrate pattern, extracellular amyloid compounds, diazonium blue B-test, urease-activity, ubiquinone, yeast-basidia, simple holobasidia, meiosporangial evolution.

Abstract: In this and three further papers 205 yeasts and yeast states of Basidiomycetes and presumed relatives were investigated comparatively on the basis of the carbohydrate (neutral sugars) pattern of purified cell walls, urease-activity, diazonium blue B reaction, the production of extracellular amyloid compounds (EAS), fermentation of carbohydrates, and ubiquinone data. A clustering leading to the Protomyces-, the Microbotryum-, the Ustilago-, the Dacrymyces-, and the Tremella-type became apparent, especially from the qualitative and quantitative cell wall carbohydrate pattern. The different yeast types correspond well with 5S rRNA clusters known from the literature. 58 strains clustered within the Ustilago-type comprising the phragmobasidial smut fungi parasitizing monocotyledonous hosts (*Ustilago* s.str., *Sporisorium*, *Moesziomyces*, *Schizonella*, *Farysia*), the *Tilletiales* (*Tilletia*, *Entyloma*), the *Exobasidiales*, the *Cryptobasidiales* (*Microstroma*), and some anamorph yeasts (*Tilletiopsis*, *Sterigmatomyces*). The main characteristics of the Ustilago-type are: 1. The absence of EAS; 2. The dominance of glucose, presence of galactose and small amounts of mannose (absence of xylose) in the cell wall of yeast states. 3. A positive DBB-reaction and urease-activity. The predominance of glucose in the cell wall - similar to hyphal states of Homobasidiomycetes -, a type B secondary structure of the 5S rRNA and the partial occurrence of the complex hetero-bifactorial (A-factor: extracellular function, few, commonly two alleles; B-factor: intracellular function, multiple alleles) mating system (*U. maydis*, *U. filiformis*) in parasitic smut species suggest that the Ustilago-type is derived in comparison with the Microbotryum-type. The concept of a „yeast-basidium“ as a simple basidiomycetous meiosporangium is introduced to understand the close phylogenetic relationship of *Graphiiales* and *Ustilaginales* s. str. (pseudotrivial, phragmobasidial smuts of monocots) detected by methods of molecular systematics (e.g. cell wall sugars, 5S rRNA sequences, absence of EAS, ferrichromes). The close relationship of the *Tilletiales* especially *Entyloma* species with the *Exobasidiales* as indicated by the cell wall carbohydrate pattern and 5S rRNA sequences gives support to the concept that simple holobasidia (e.g. *Microstroma*, *Exobasidium*) have evolved via „siphonal“ germination tubes of chlamydozoospores (*Tilletia*, *Entyloma*). The plastic simple holobasidium at the beginning of the ontogenesis in *Entyloma* and *Tilletia* reappears but in a less plastic form at the end of the ontogenesis in the *Exobasidium*-species. This was further corroborated by the unfrequent occurrence of transversely septate phragmobasidia in *Exobasidium karstenii*.

Zusammenfassung: An 205 Hefen und Hefe-Stadien von Basidiomyceten und den Basidiomyceten nahestehenden Organismen wurden die folgenden Merkmale untersucht: a) qualitatives und quantitatives Neutralzuckerspektrum gereinigter Hefezellwände; b) Urease-Aktivität; c) Diazonium-Blau B-Test; d) Bildung von extrazellulären amyloiden Substanzen (EAS); e) Fermentation von Kohlenhydraten; f) Ubichinon-Spektrum. Aufgrund der dabei erzielten Ergebnisse lassen sich die untersuchten Hefe-Stämme fünf Hefe-Typen zuordnen. Im einzelnen sind dies: 1. Protomyces-Typ, 2. Microbotryum-Typ, 3. Ustilago-Typ, 4. Dacrymyces-Typ und 5. Tremella-Typ. Diese Einteilung in Hefe-Typen, überwiegend aufgrund des qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrums von gereinigten Hefezellwänden (kokkales Einzellerstadium), korreliert sehr gut mit den bisher bekannt gewordenen Sequenz-Clustern der 5S rRNS. Dem Ustilago-Typ ließen sich bisher 58 Stämme zuordnen. Im einzelnen sind dies: Die phragmobasidialen Brandpilze von monokotylen Wirtspflanzen (*Ustilago* s. str., *Sporisorium*, *Moesziomyces*, *Schizonella*, *Farysia*), die *Tilletiales* (*Tilletia*, *Entyloma*), die *Exobasidiales*, die *Cryptobasidiales* (*Microstroma*) und einige anamorphe Hefe-Gattungen (*Tilletiopsis*, *Sterigmatomyces*). Die folgenden Merkmale sind charakteristisch für den Ustilago-Typ: 1. Ein Fehlen extrazellulärer amyloider Substanzen; 2. Als Zellwandzucker dominiert Glukose, daneben finden sich Galaktose und meist kleinere Mengen an Mannose (Xylose fehlt); 3. Ein positiver Urease- und DBB-Test. Im Vergleich mit dem Microbotryum-Typ weisen die folgenden Merkmale auf eine phylogenetisch höhere Entwicklung der Vertreter des Ustilago-Typs hin: 1. Die Zellwand-Neutralzucker-Zusammensetzung mit einem Vorherrschen von Glukose entspricht weitgehend dem für Hyphen von Homobasidiomyceten bekannten Daten; 2. Die Primär- und Sekundär-Struktur (Typ B) der 5S rRNS; 3. Das teilweise Vorkommen eines komplexen hetero-bifaktoriellen Fortpflanzungssystems (A-Faktor: extrazelluläre Funktion, wenige, meist nur zwei Allele; B-Faktor: intrazelluläre Funktion, multiple Allelie) bereits bei parasitischen Vertretern (*U. filiformis*, *U. maydis*). Die über molekulare Merkmale (Zellwandneutralzucker, Fehlen von EAS, 5S rRNS Primär- und Sekundärstruktur, Ferrichrome) nachgewiesene nahe Verwandtschaft der Gattungen *Graphioli* und *Ustilago* s. str. deutet darauf hin, daß kokkale Einzellerstadien, welche sich bei ursprünglichen Basidiomyceten noch häufig am Beginn und am Ende der Ontogenese finden, die einfachsten und phylogenetisch ursprünglichsten Meiosporangien der Basidiomyceten gewesen sein könnten. Diese kokkalen Meiosporangien wurden bei *Graphioli* und verschiedenen *Ustilago*-Arten als Hefebasidien bezeichnet. In gleicher Weise stützen die oben genannten molekularen Merkmale das Konzept, daß sich die Holobasidien der *Microstroma*- (*Cryptobasidiales*), *Entyloma*- (*Tilletiales*) und *Exobasidium*-Arten (*Exobasidiales*) aus siphonalen Keimstadien von Chlamydosporen entwickelt haben. Sie werden als „einfache Holobasidien“ dem im Tremella-Typ dargelegten „komplexen Holobasidien“ gegenübergestellt. Letzteres Konzept wird durch das sporadische Vorkommen querszeptierter Phragmobasidien bei *E. karstenii* weiter erhärtet.

In zwei vorausgegangenen Arbeiten wurden mit dem Protomyces- und Microbotryum-Typ zwei Hefe-Typen vorgestellt, denen eine Basisstellung innerhalb der Basidiomyceten zukommt (Prillinger & al. 1990a,b). Während sich von dem Protomyces-Typ wahrscheinlich auch noch Fruchtkörper bildende Ascomyceten wie die *Ophiostomatales* ableiten lassen, sind die untersuchten Hefen des Microbotryum-Typs aufgrund der Gegenwart von Urease, eines positiven DBB-Test (Deml 1988, Prillinger & al. 1990b), einer lamellären Zellwandultrastruktur (Kreger-van Rij & Veenhuis 1971), einer mitotischen Kernteilung in der Tochterzelle (McCully & Robinow 1972a,b) und der Primär- und Sekundärstruktur der ribosomalen Nucleinsäuren (5S rRNS; Gottschalk & Blanz 1985, Blanz & Gottschalk 1986, Blanz & Unseld 1988, Wolters & Erdmann 1988) eindeutige Basidiomyceten. Ähnliches gilt für die in dieser Arbeit untersuchten Vertreter des „Ustilago-Typs“. Aus dem qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrum gereinigter Hefezellwände lassen sich die folgenden Charaktermerkmale des Microbotryum-Typs ableiten: 1. Ein Vorherrschen von Mannose gegenüber Glukose, 2. Die Gegenwart von Fucose als Differenzierungszucker (Prillinger & al. 1990b). Parasitische und „saprophytische“ Brandpilze des Microbotryum-Typs lassen sich über diesen Weg sehr gut von den in dieser Arbeit untersuchten Brandpilzen des Ustilago-Typs abgrenzen. Xylose als Differenzierungszucker des Dacrymyces- und Tremella-Typs fehlt in den Hefezellwänden der Vertreter des Microbotryum- und Ustilago-Typs. Mit dem Dacrymyces-Typ haben die beiden Brandpilz Hefe-Typen das Fehlen von extrazellulären amyloiden Substanzen gemeinsam. Letztere finden sich nur im Protomyces- und

Tremella-Typ und einer kleinen Gruppe von Ascomyceten-Hefen, den *Lipomycetaceae* (Kreger-van Rij 1984, Prillinger & al. 1990a, 1991).

Material und Methoden

Stämme: Es bedeuten CBS: Centraalbureau voor Schimmelcultures; IFO: Institute for Fermentation Osaka; WEI: Stammsammlung Weimar; FO: Kollektion (Koll.) F. Oberwinkler; GD: Koll. G. Deml (beide Tübingen); PB: Koll. P. Blanz (Bayreuth); Pr: Koll. H. Prillinger.

Graphiolales: *Graphiola phoenicis* (Moug.) Poiteau, GD 1632;

Ustilaginales s. str.: *Ustilago avenae* (Pers.) Rostrup et March, WEI U 10-1; *U. esculenta* P. Hennings, GD 1749; *U. filiformis* (Schränk) Rostrup, GD 464, Pr 1987/50, Pr 1987/70; *U. grandis* Fr., CBS 174.24; *U. hordei* (Pers.: Pers.) Lagerh., CBS 343.32; *U. maydis* (DC.) Corda, CBS 363.33, Pr 1986/73, Pr 1987/46, Pr 1987/75, Pr 1987/76; *U. syntherismae* (Schw.) Peck, IFO 8995, Pr 1987/77;

Farysia thuenenii (A. Fischer v. Wald.) Nannf., GD 1049.01, CBS 112.23 (als *F. olivacea*);

Schizonella cocconii (Morini) Liro, Pr 1987/45; *Sch. melanogramma* (DC.) Schroet., CBS 174.42;

Sporisorium destruens (Schlecht.) Vanky, CBS 327.33; *Sp. schweinfurthiana* (Thuem.) Sacc., CBS 317.32; *Sp. transfissum* (Tul.) G. Deml GD 1529;

Moesziomyces bullatus (Schröter) Vánky, Pr 1988/36

Exobasidiales: *Exobasidium bisporum* Sawada, IFO 9942; *E. gracile* (Shirai) Sydow, IFO 7788; *E. japonicum* Shirai, IFO 9957, IFO 30756; *E. juelianum* Nannf., Pr 1986/58, Pr 1986/60, Pr 1986/185; *E. cf. juelianum* Nannf. (als *E. myrtilli* Siegm. erhalten) PB 4143; *E. karstenii* Sacc. et Trott., FO 25009, Pr 1986/149, Pr 1986/151; *E. pachysporum* Nannf., Pr 1987/129; *E. rhododendri* (Fuck.) Cramer, FO 31704, PB 2857.e; *E. rostrupii* Nannf., PB 3275; *E. symploci-japonicae* Kusano et Tokubuchi IFO 7790; *E. vaccinii* (Fuck.) Woronin, FO 24017, Pr 1986/57, Pr 1986/178, Pr 1987/101, Pr 1987/121, Pr 1987/125, PB 393; *E. warmingii* Rostr., FO 23895.

Tilletiales: *Entyloma gaillardianum* Vánky, Pr 1988/23.

Tilletiopsis: *Tilletiopsis lilacina* Tubaki, IFO 6832; *T. washingtonensis* Nyland auf Mycelium von *Asterophora lycoperdoides* (Moser b Medium) leg. Laaser, det. Boekhout Pr 1983/2; *T. minor* Nyland, IFO 6905; *T. minor* Nyland var. *flava* Tubaki, IFO 6833; *T. spec.*, GD 6A, Pr 1986/54 (Kontaminante bei Isolation von *Exobasidium rhododendri*).

Microstroma: *Microstoma album* (Desm.) Sacc., CBS 654.85; *M. juglandis* (Bereng.) Sacc., Pr 1987/32, Pr 1987/103.

Sterigmatomyces: *Sterigmatomyces halophilus* Fell, CBS 4609.

Die Wirtspflanzen der parasitischen Arten sind in Tabelle 1 aufgeführt. Lebendkulturen aller untersuchten Organismen wurden in der Mikroorganismensammlung der RBF (A-3430 Tulln, Reitherstr. 21-23; Österreich) hinterlegt.

Detailliertere Substrat- und Fundangaben zu diesen Stämmen finden sich bei Laaser (1989), Dörfler (1990).

Eine ausführliche Beschreibung der physiologischen Hefe-Charakterisierung, der qualitativen und quantitativen Zellwand-Neutralzuckeranalysen und der Bestimmung des Ubichinons findet sich im Teil I dieser Serie (Prillinger & al. 1990a, vgl. Laaser 1989, Dörfler 1990).

Ergebnisse

Von 205 untersuchten Hefen von Basidiomyceten oder diesen nahe stehenden Organismen ließen sich 58 aufgrund eines charakteristischen qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrums gereinigter Hefezellwände zu einem eigenständigen Hefe-Typ zusammenfassen. Die an diesen Hefen bzw. Hefe-Stadien von Heterobasidiomyceten erzielten Ergebnisse sind in Tabelle 1 dargestellt. Auf diese Daten soll im folgenden näher eingegangen werden. Aufgrund der charakteristischen Ausprägung dieses Hefe-Typs bei phragmobasidialen Brandpilzen auf monokotylen Wirtspflanzen wird dieser Hefe-Typ als „Ustilago-Typ“ bezeichnet. Die wesentlichen Merkmale dieses Hefe-Typs lassen sich wie folgt zusammenfassen (Tabelle 1):

USTILAGO-TYP:

ART	STAMM	WIRT/BEFALL S=system. L=Lokal	ZELLWANDZUCKER								FERM	UREA	DBB	EAS	CoQ
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA						
GRAPHIOLA															
Areaceae (Palmae):															
G. PHOENICIS	GD 1632	Phoenix canariensis / L	82	12	7	-	-	-	-	-	-	+	-	-	10
USTILAGO															
Poaceae (Gramineae):															
Bambusoideae															
U. ESCULENTA	GD 1749	Zizania latifolia / S	70	18	12	-	-	-	-	-	-	+	-	-	10
Arundinoideae															
U. GRANDIS	CBS 174.24	Phragmites australis / S	66	11	23	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Panicoideae															
U. MAYDIS	CBS 363.33	Zea mays / L	91	2	7	-	-	-	-	-	-	+	-	-	10
U. MAYDIS	Pr 1986/73	Zea mays / L	91	2	6	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
U. MAYDIS	Pr 1987/46	Zea mays / L	94	1	4	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
U. MAYDIS	Pr 1987/75	Zea mays / L	91	1	7	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
U. MAYDIS	Pr 1987/76	Zea mays / L	91	2	6	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
U. SYNTHESISMAE	IFO 8995	/ S	83	11	5	-	-	1	-	-	-	+	-	-	10 ¹⁾
U. SYNTHESISMAE	Pr 1987/77	Digitaria sanguinalis / S	76	8	15	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
Pooideae															
U. AVENAE	WEI U 10-1	Arrhenatherum elatius / S	89	7	4	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
U. FILIFORMIS	GD 464	Glyceria maxima / S	80	8	11	-	-	1	-	-	-	+	-	-	10
U. FILIFORMIS	Pr 1987/50	Glyceria maxima / S	89	5	5	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
U. FILIFORMIS	Pr 1987/70	Glyceria maxima / S	85	9	6	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-
U. HORDEI	CBS 343.32	Hordeum sp. / S	87	10	2	-	-	1	-	-	-	+	-	-	10

USTILAGO-TYP:

ART	STAMM	WIRT/BEFALL S=system. L=Lokal	ZELLWANDZUCKER										FERM	UREA	DBB	EAS	CoQ	
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA									
SPORISORIUM																		
Poaceae:																		
Panicoidaeae																		
S. DESTRIUENS	CBS 327.33	Panicum miliaceum / S	96	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
S. SCHWEINFURTHIANA	CBS 317.32	Imperata cylindrica / S	86	3	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
S. TRANSFISSUM	GD 1529	Hyparrhenia hirta / S	83	3	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
MOESZIOMYCES																		
Poaceae:																		
Panicoidaeae																		
M. BULLATUS	Pr 1988/86	Echinochloa crus-galli / L	83	4	13	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
SCHIZONELLA																		
Cyperaceae:																		
SCH. MELANOGRAMMA	CBS 174.42	Carex sempervirens / S	80	3	16	-	-	1	-	-	-	-	-	-	+	+	-	10
SCH. COCCONII	Pr 1987/45	C. halleriana / S	93	2	5	-	-	1	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
FARYSIA																		
Cyperaceae:																		
F. THUEMENII	CBS 112.23	/ L	90	3	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	10
F. THUEMENII	GD 1049.01	Carex riparia / L	88	3	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	10
EXOBASIDIUM																		
Saxifragaceae:																		
E. WARMINGII	FO 23895	Saxifraga bryoides / S	75	3	21	-	-	1	-	1	1	-	-	-	+	+	-	10

Tabelle 1/2

USTILAGO-TYP:

ART	STAMM	WIRT/BEFALL S=system. L=Lokal	ZELLWANDZUCKER										FERM	UREA	DBB	EAS	CoQ
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA								
EXOBASIDIUM																	
Theaceae:																	
E. GRACILE	IFO 7788	Camellia spec. / L	82	7	8	2	1	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. SYMPLOCI-JAPONICAE	IFO 7790	Symploca spec. /	83	6	10	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	10 ²⁾
Eficaceae:																	
E. BISPORIUM	IFO 9942	Leucothoe grayana /	80	5	14	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. JUELIANUM	PB 4143	Vaccinium vitis-idea / S	85	3	11	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. JUELIANUM	Pr 1986/58/2 (K)	Vaccinium vitis-idea / S	86	2	11	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. JUELIANUM	Pr 1986/60/1 (K)	Vaccinium vitis-idea / S	87	2	10	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	10
E. JUELIANUM	Pr 1986/185	Vaccinium vitis-idea / S	84	2	13	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	10(9)
E. VACCINII	FO 24017	Vaccinium vitis-idea / L	79	3	17	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. VACCINII	PB 393	Vaccinium vitis-idea / L	77	1	19	-	2	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. VACCINII	Pr 1986/57/2 (K)	Vaccinium vitis-idea / L	85	3	11	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	10
E. VACCINII	Pr 1987/121	Vaccinium vitis-idea / L	82	3	14	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. VACCINII	Pr 1987/125	Vaccinium vitis-idea / L	79	4	15	-	2	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. VACCINII	Pr 1987/101	Vaccinium vitis-idea / L	77	2	19	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. VACCINII	Pr 1986/178	Vaccinium vitis-idea / L ³⁾	74	3	23	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. KARSTENII	FO 25009	Andromeda polifolia / S	86	3	11	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. KARSTENII	Pr 1986/149	Andromeda polifolia / S	83	4	12	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	10
E. KARSTENII	Pr 1986/151	Andromeda polifolia / S	89	2	8	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
E. PACHYSPORIUM	Pr 1987/129	V. uliginosum / L	85	3	12	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-

Tabelle 1/3

USTILAGO-TYP:

ART	STAMM	WIRT/BEFALL S=system. L=Lokal	ZELLWANDZUCKER										FERM	UREA	DBB	EAS	CoQ	
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA									
EXOBASIDIUM																		
Ericaceae																		
E. ROSTRUPI	PB 3275	Vaccinium oxycoccus / L	77	4	19	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	10
E. RHODODENDRI	FO 31704	Rhododendron ferrugineum / L	89	2	8	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	10
E. RHODODENDRI	PB 2857e	Rh. intermedium / L	86	2	11	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
E. JAPONICUM	IFO 9957	Rh. indicum / L	86	3	9	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
E. JAPONICUM	IFO 30756	Rh. lateritium / L	87	2	11	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
ENTYLOMA																		
Asteraceae:																		
E. GAILLARDIANUM	Pr 1988/23	Gaillardia aristata / L	79	3	18	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
TILLETOPSIS																		
saprophytische Schleudersporen-Hefen:																		
T. MINOR	IFO 6905	Laub; unbest.	91	1	8	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
T. MINOR var. flava	IFO 6833	Laub, Acer spec.	91	4	5	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
T. LILACINA	IFO 6832	Laub, Cornus controversa	66	1	32	-	-	1	-	-	-	-	-	+	V	-	-	
T. WASHINGTONENSIS	Pr 1983/2	Asterophora lycoperoides	89	2	10	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	10
T. SPEC.	Pr. 1986/54/3	Exobasidium rhododendri	76	1	23	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
T. SPEC.	GD 6 A		70	5	25	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
MICROSTROMA																		
Fagaceae:																		
M. ALBUM	CBS 654.85	Quercus castaneifolia / L	90	6	3	-	-	1	-	-	-	-	-	+	+	-	-	10

USTILAGO-TYP:

ART	STAMM	WIRT/BEFALL S=system. L=Lokal	ZELLWANDZUCKER							FERM	UREA	DBB	EAS	CoQ
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA					
MICROSTROMA														
Juglandaceae														
M. JUGLANDIS	Pr 1987/82	Juglans regia / L	96	1	3	-	1	-	-	-	+	+	-	10
M. JUGLANDIS	Pr 1987/103	J. regia / L	93	1	5	-	1	-	-	-	+	+	-	10
STERIGMATOMYCES														
Sterigmatobildende Hefen:														
ST. HALOPHILUS	CBS 4609 (T)	saprophyt. Luft	58	38	1	-	3	1	-	-	+	+	-	9

Tabelle 1/5

Tabelle 1: Qualitative und quantitative Neutralzuckerspektren von Hefe-Zellwänden. Fermentation (Ferm), Harnstoffspaltung (Urea), Diazonium Blau B Test (DBB), Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen (EAS) und Analyse des Ubichinons (Co-Q).

- 1) nach Sugiyama & al. (1988)
- 2) nach Yamada & al. (1988a)

3) Der Stamm von *Exobasidium vaccinii* bildete keine typischen Gallen sondern stark gestauchte (Hypertrophie) einjährige Triebe. Eine Verwechslung mit *E. splendendum* konnte aufgrund der Basidiosporenmaße ausgeschlossen werden (Nannfeldt 1981).

Bei *E. juelianum* Pr 1986/185 wurden neben Q 10 bis zu 27% des Ubichinons Q 9 gefunden.

Table 1: Qualitative and quantitative carbohydrate (neutral-sugars) composition of purified yeast cell walls, fermentation (Ferm), urease-activity (Urea), diazonium blue B-test (DBB), extracellular amyloid compounds (EAS), and ubiquinone system. Cell wall carbohydrate composition in percentages of total response. Glc: glucose, Man: mannose, Gal: galactose, Xyl: xylose, Ara: arabinose, Fuc: fucose, Rha: rhamnose.

- 1) According to Sugiyama & al. (1988)
- 2) According to Yamada & al. (1988a)

3) This strain of *E. vaccinii* formed strongly hypertrophied shoot-tips and flowerbuds instead of much thickened leaf-concavities. Basidiospore measurements agree well with the data given by Nannfeldt (1981).

E. juelianum (Pr 1986/185) produces significant amounts of the ubiquinone Q-9 (27%) beside Q-10 (73%).

1. Als Zellwandzucker dominiert Glukose gegenüber Mannose. Das Merkmal erweist sich als durchgehend für alle untersuchten Organismen des Ustilago-Typs. Die bisher niedrigsten Werte für Glukose wurden bei *Sterigmatomyces halophilus* CBS 4609 (58 %), *Tilletiopsis lilacina* IFO 6832 (66 %) und *U. grandis* CBS 174.24 (66 %), die höchsten bei *Microstroma juglandis* Pr 1987/32 (96 %) gefunden. Die entsprechenden Werte für Mannose bewegen sich in der Regel zwischen 1–18 %. Eine Ausnahme bildet lediglich *St. halophilus* CBS 4609 mit 38 % Mannose.

2. Galaktose ist allen untersuchten Organismen als Zellwandzucker gemeinsam. Die Mengen liegen meist zwischen 1 und 25 %. Nur *T. lilacina* IFO 6832 nimmt mit 32 % eine Sonderstellung ein.

3. Geringe Mengen an Arabinose (0,5–3 %) sind weit verbreitet. Der Zucker kann aber bei *Ustilago*- und *Sporisorium*-Arten fehlen.

4. Xylose wurde nur bei einem Isolat von *Exobasidium gracile* IFO 7788 nachgewiesen. Die Frage, ob es sich bei diesem Stamm um eine Kontaminante handelt, bleibt weiter abzuklären.

5. Fucose als Differenzierungszucker des Microbotryum-Typs fand sich vereinzelt in geringer Konzentration (ca. 1 %) bei *St. halophilus* CBS 4609, *E. warmingii* FO 23 895 und *E. vaccinii* Pr 1987/125.

6. Rhamnose als Charakterzucker des Protomyces-Typs wurde bisher bei keinem Stamm nachgewiesen.

Von den untersuchten physiologischen Merkmalen erwies sich der Urease-Test als durchgehend positiv, der DBB-Test war nur bei einem Stamm von *T. lilacina* IFO 6832 zweifelhaft, in allen übrigen Fällen positiv. Ein anaerober Abbau von Kohlenhydraten wurde bisher nicht beobachtet.

Für alle parasitischen Arten des Ustilago-Typs ist bisher ein Ubichinon Q–10 charakteristisch. Bei dem saprophytischen Stamm von *St. halophilus* findet sich ein Ubichinon Q–9. Bei *E. juelianum* Pr 1986/185 ließen sich aber neben der Hauptkomponente Q–10 (73 %) bis zu 27 % Ubichinon Q–9 nachweisen.

Diskussion

Mit einer Analyse des qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrums gereinigter Hefezellwände wurde ein molekulares Merkmal gefunden, welches eine gut reproduzierbare Differenzierung der Basidiomyceten auf der als phylogenetisch ursprünglich erachteten, kokkalen Einzellerstufe ermöglicht (Oberwinkler 1977, 1988, Jahrmann & Prillinger 1983, Prillinger 1987). Für eine zuverlässige Abgrenzung des Ustilago-Typs vom Protomyces- und Microbotryum-Typ erweist sich eine Analyse von gereinigten Hefezellwänden als wesentlich (Prillinger & al. 1990a, b). Mit der von Dörfler & al. (1986) und Dörfler (1990) ausgearbeiteten Methode gelingt es, die bei der Ganzzellhydrolyse nach Weijman & de Hoog (1975, zusammenfassende Darstellung: Weijman & Golubev 1988) störenden Konzentrationen von Glukose als Abbauprodukt von Glykogen oder Stärke auszuschalten. Auch ein intrazelluläres Vorkommen von Xylitol übt keinen störenden Einfluß aus (Suzuki & Nakase 1988).

Mit einem Vorherrschen von Glukose – in der Regel über 50 % bezogen auf den Gesamtneutralzucker der Hefezellwand –, und der Gegenwart von Galaktose läßt sich der Ustilago-Typ sehr gut von den übrigen Hefe-Typen abgrenzen. Spezifische Differenzierungszucker wie Rhamnose für den Protomyces-Typ (Prillinger & al. 1990a), Fucose für

den Microbotryum-Typ (Prillinger & al. 1990b) und Xylose für den Dacrymyces- und Tremella-Typ (Prillinger & al. 1991) fehlen dem Ustilago-Typ.

Auch für die im Ustilago-Typ zusammengefaßten Organismen läßt sich eine sehr gute Korrelation der Zellwandzuckerdaten des kokkalen Einzellerstadiums (= Hefe) mit den Sequenzdaten der 5S rRNS zeigen. Allen Organismen ist eine 5S rRNS mit einer Sekundärstruktur vom Typ B gemeinsam, wobei sie überwiegend dem Sequenzcluster 3 zuzuordnen sind (Gottschalk & Blanz 1985, Blanz & Gottschalk 1986, Blanz & Unseld 1988, Wolters & Erdmann 1988). Diese gute Korrelation der beiden molekularen Merkmale erlaubt es, morphologisch so verschiedene Gruppen wie die *Graphiolales* (Palmenparasiten mit Ascomyceten ähnlichen Fruchtkörpern), die *Ustilaginales* pro parte (phragmobasidiale Brände mit pigmentierten Sporen auf Monokotyledonen), die *Exobasidiales*, die *Tilletiales*, die *Cryptobasidiales* (holobasidiale Blattparasiten von Angiospermen mit primär gastroiden Basidiosporen) und verschiedene anamorphe Basidiomyceten-Hefen, wie die Gattung *Tilletiopsis* und *Sterigmatomyces*, in einen gemeinsamen Verwandtschaftsbereich zu stellen. Diese Vorgangsweise wird durch das gemeinsame Vorkommen von Eisentransportverbindungen vom Ferrichromtyp weiter erhärtet (Deml & Oberwinkler 1980, Deml 1988).

Eine ausführliche Diskussion der untersuchten Merkmale (physiologische Hefecharakterisierung, qualitatives und quantitatives Neutralzuckerspektrum der Hefezellwand, Ubichinon-System) findet sich bei Laaser (1989), Dörfler (1990) und im Teil I dieser Serie (Prillinger & al. 1990a). Im folgenden wird deshalb eingehender auf die untersuchten Mikroorganismen eingegangen.

Graphiolales

Die *Graphiolales* nehmen mit ihren Ascomyceten ähnlichen Fruchtkörpern (vgl. Fries 1823, Montagne 1859) und unfixierten Phragmobasidien eine bisher einzigartige und damit phylogenetisch sehr interessante Stellung innerhalb der Basidiomyceten ein (Fig. 1). Eine Ableitung von Endosporen bildenden Vorfahren darf vermutet werden. Ihr parasitisches Vorkommen auf sehr ursprünglichen monokotylen Wirtspflanzen (Blättern von *Areaceae* = *Palmae*: *Borassus*, *Phoenix*, *Sabal*, *Trachycarpus*) erhärtet diese Interpretation. Eine Beziehung der Gattung *Graphiola* zu den Brandpilzen wurde erstmals von Fischer (1883) und in der Folge von Killian (1924) vermutet. Oberwinkler & al. (1982) fanden unfixierte, phragmobasidienähnliche Meiosporangien mit synaptischen Komplexen. Zusätzlich wiesen sie nach, daß es sich bei den aus den Meiosporen hervorgehenden Hefen um Basidiomyceten handelt. *Graphiola* wird deshalb in eine eigene Ordnung innerhalb der Heterobasidiomyceten gestellt. Aufgrund der Septenultrastruktur vermuten Oberwinkler & al. (1982) Beziehungen zu den Rosten und Bränden. Eine nahe Verwandtschaft zu diesen Heterobasidiomyceten wird aber ausgeschlossen (Oberwinkler 1988).

Die durch drei voneinander unabhängige molekulare Merkmale (5S rRNS: Blanz & Gottschalk 1986, Eisentransportverbindungen vom Ferrichromtyp: Deml & Oberwinkler 1980 und Zellwandzucker: Tabelle 1) dokumentierte nähere Verwandtschaft zwischen *Graphiolales* und *Ustilaginales* pro parte läßt im Hinblick auf die Meiosporangienevolution nur eine Schlußfolgerung zu: Eine Meiosporangiumevolution findet bei Basidiomyceten bereits auf der kokkalen Einzellerorganisationsstufe statt. Diese Tatsache ist für Ascomyceten-Hefen lange akzeptiert (zusammenfassende Darstellung: van der Walt 1988). Sie blieb bei Basidiomyceten aufgrund starrer, taxonomischer Einteilungskriterien, welche ausschließlich auf morphologischen Merkmalen aufbauen, bisher unberück-

sichtig. Eine Meiosporangienevolution auf der kokkalen Einzellerstufe steht in Einklang mit Vorstellungen von Bandoni (1984), wonach der Übergang von Ascomyceten zu Basidiomyceten auf der Hefestufe erfolgt ist. Nach Haeckel (1866) und Oberwinkler (1985) finden sich solche phylogenetisch interessanten Einzellerstadien noch häufig am Beginn und am Ende der Ontogenese. Oberwinkler (1985) weist zudem auf die große Plastizität des Meiosporangiums bei verschiedenen als ursprünglich erachteten Sippen hin. Im Falle von *Graphiola* und *Ustilago* entsprechen diese kokkalen Basidien Hefezellen. Sie werden deshalb im folgenden als „Hefebasidien“ bezeichnet (Fig. 1 (vgl. synaptische Komplexe Oberwinkler & al. 1982)). Diese Schlußfolgerung läßt sich auch durch Daten zur Ultrastruktur weiter erhärten. Bauer (1986) und Boehm & McLaughlin (1989) konnten zeigen, daß die Knospungsvorgänge an Hefezellen und pseudotrachelalen Phragmobasidien in gleicher Weise ablaufen. An den Phragmobasidien von *Gymnosporangium clavariaeforme* konnte Bauer (1983) zudem zeigen, daß sich diese in Abhängigkeit von den Außenbedingungen wie die Basidiosporen (kokkales Einzellerstadium) verhalten. Stehen die Basidien in den Luftraum, werden an diesen Sterigmen mit Schleudersporen gebildet. Homolog dazu bilden die Basidiosporen an Sterigmen sitzende Sekundärsporen aus. Liegen die Basidien oder Basidiosporen aber auf einer festen Unterlage (z.B. Wirtsblätter, Glas usw.), so gehen aus diesen Hyphen, welche mit Appressorien terminieren hervor. Unter Wasser getauchte Basidien und Basidiosporen wachsen mit normalen Hyphen aus.

Nur über die Existenz unfixierter, einzelliger Hefebasidien und eine damit gegebene leichte Transferierbarkeit des Meiosporangiums werden enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Graphiolales* mit unfixierten Phragmobasidien in Ascomyceten ähnlichen Fruchtkörpern und *Ustilaginales* mit mehr oder weniger fixierten Phragmobasidien ohne Fruchtkörperstrukturen verständlich.

Prillinger & al. (1990a) leitet diese dünnwandigen Hefebasidien von derbwandigen kokkalen Einzellerstadien mit Überdauerungsfunktion ab. Über solche Dauersporen wird eine Anknüpfung der Basidiomyceten an Zygomyceten und an Organismen der rhizopodialen Organisationsstufe problemlos möglich. Der von Lara & Bartnicki-Garcia (1974) dargelegte Knospungstyp und die von Forst & Prillinger (1988) nachgewiesene Vielkernigkeit der Zygomyceten-Hefen untermauern diese Interpretation. Alle Versuche, die Basidiomyceten über eine als ursprünglich erachtete Spermatien-Trichogyne Befruchtung an Ascomyceten anzuschließen, erweisen sich über diesen Weg als gegenstandslos (vgl. morphologischer Sexualitätsbegriff: Prillinger 1987).

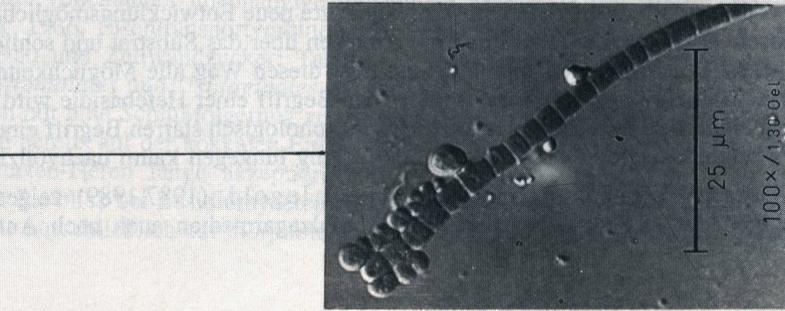
Nachdem sich der für Basidiomyceten entscheidende Schritt zur exogenen Sporenbildung auf der kokkalen Einzellerstufe vollzogen hat (Bandoni 1984; vgl. Protomyces-Typ: Prillinger & al. 1990a), bot sich für einzellige Hefebasidien innerhalb von Chlamydosporen ein entscheidender Selektionsvorteil. Aufgrund der räumlichen Beengtheit des Perithezium-ähnlichen „Ascomyceten-Fruchtkörpers“ standen den am Ende der Ontogenese stehenden Hefebasidien vom *Graphiola*-Typ kaum weitere Entwicklungslinien offen. Eine Verlagerung des kokkalen Meiosporangiums an den Beginn der Ontogenese in Chlamydosporen bot hingegen für die Brandpilze unbegrenzte neue Entwicklungsmöglichkeiten. Für eine bessere Sporenverbreitung durch ein Abheben über das Substrat und schließlich eine ungehinderte Fruchtkörperentwicklung sind über diesen Weg alle Möglichkeiten zu einer freieren Entfaltung gegeben (Abb. 1). Über den Begriff einer Hefebasidie wird diese Entwicklung einfach und verständlich. Über den morphologisch starren Begriff einer quersgeteilten Phragmobasidie läßt sich diese Entwicklung hingegen kaum nachvollziehen.

Durch einfache Keimungsexperimente konnte Ingold (1987, 1989) zeigen, daß die Brandsporen der *Ustilago*-Arten auf dünnen Malzagarmedien auch nach Auflage eines

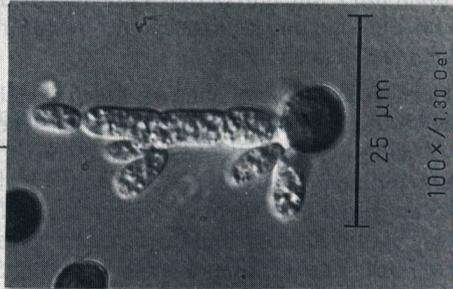
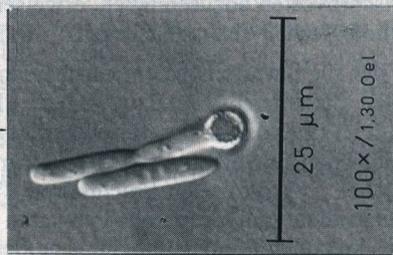
MEIOSPORANGIUM-EVOLUTION: USTILAGO-TYP.

Graphiola phoenicis Ustilago filiformis Ustilago avenae

Exobasidium karstenii



HEFEBASIDIEN
KOKKAL



QUERSEPTIERTE PHRAGMOBASIDIEN
PSEUDOTRICHAL



EINFACHE HOLOBASIDIEN
SIPHONAL



Deckglases gut mit pseudotrichalen Phragmobasidien keimen. Bei den höherentwickelten *Tilletia*-, *Entyloma*- und *Melanotaenium*-Arten ist dies nicht mehr der Fall. Ihre siphonalen Keimschläuche benötigen den freien Raum über dem Substrat, um auszukeimen und einfache Holobasidien mit Sporen zu bilden.

Innerhalb der Ustilaginales haben Brefeld (1883) und Ingold (1987) die Existenz solcher einzelliger Basidien bei *Ustilago filiformis* (*longissima*) und *Farysia thumenii* (*U. olivacea*) ausführlich dokumentiert. Sie wurden von Brefeld allerdings als reduzierte Fruchträger interpretiert. Inwieweit die unfixierten, pseudotrichalen Meiosporangien von *U. grandis* (Abb. 1; vgl. Brefeld 1883, 1895) Hefebasidien entsprechen, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten. Da sich solche Hefebasidien auch durch Umweltbedingungen in Bränden mit drei- und vierzelligen Phragmobasidien induzieren lassen (Hüttig 1931 z.B. tiefe Temperaturen), blieben die taxonomisch-phylogenetischen Schlußfolgerungen von Brefeld umstritten und sind heute unbeachtet.

Ustilaginales p. pte. (nur Vertreter auf Monokotyledonen)

Neben einer größeren Zahl von *Ustilago*-Arten wurden auch Vertreter der Gattungen *Sporisorium*, *Schizonella*, *Moesziomyces* und *Farysia* untersucht (Tabelle 1). Während in der Gattung *Ustilago* sich in der Regel das gesamte Myzel in Sporen umwandelt, und die Sporen meist einzeln vorliegen, lassen die übrigen Gattungen bereits einfache Differenzierungsmuster erkennen. Häufig sind dies Sporen-Zusammenlagerungen wie bei *Schizonella* (zwei-mehrere), *Moesziomyces* (viele; kompakte Sporenballen mit sterilen Zellen) und *Farysia* (lockere Sporenballen mit capillitiumartigen, sterilen Hyphenbündel) oder einfache Fruchtkörperstrukturen mit Peridie und Columella in der Gattung *Sporisorium* (Brefeld 1883, 1895; Langdon & Fullerton 1978, Deml 1983, Vánky 1987, Vánky & al. 1988, Digby & Wells 1989).

Die Brände auf Monokotyledonen mit Einzelsporen sind meist durch ein warziges Ornament und soweit bekannt durch systemischen Befall charakterisiert (Vánky 1985). Eine gewisse Sonderstellung nimmt *U. maydis* ein, welcher an allen embryonalen Gewebsteilen der Maispflanze lokal umgrenzt auftreten kann.

Die in Tabelle 1 dargelegten Daten stützen die Auffassung von Langdon & Fullerton (1978), daß *Sporisorium* ähnliche Fruchtkörperbildungen, bei der die Brandsporen von einer sterilen Peridie umschlossen werden, in der Gattung *Sphacelotheca* (auf *Polygonaceae*) im Sinne einer konvergenten Evolution zu interpretieren sind (vgl. Microbotryum-Typ: Prillinger & al. 1990b).

Innerhalb der untersuchten *Ustilago*-Arten fällt auf, daß die auf ursprünglichen Vertretern der *Poaceae* (*Bambusoideae*, *Arundinoideae*) parasitierenden Brandpilze *U. esculenta* und

Abb. 1. Meiosporangium-Evolution innerhalb des Ustilago-Typ. Zur Karyologie vergleiche Oberwinkler & al. (1982), O'Donnell & McLaughlin (1984a,b), Mims & al. (1987). Morphologische Organisationsstufen nach Prillinger (1987). Übergänge von pseudotrichale in siphonale Keimstadien von Chlamydo-sporen finden sich häufig in den Gattungen *Tilletia* und *Entyloma*. Die einfachen Holobasidien der *Exobasidiales* und von *Microstroma* gehen aus subepidermalen stromatischen Hyphengeflechten hervor.

Fig. 1. Evolution of the basidiomycetous meiosporangium within the Ustilago-type. For karyological data compare Oberwinkler & al. (1982), O'Donnell & McLaughlin (1984a,b), and Mims & al. (1987). Morphological differentiation according to Prillinger (1984, 1987). „Pseudotrichal“ and „siphonal“ transition stages can be commonly observed during the process of chlamydo-spore germination in *Tilletia* and *Entyloma* species (Ingold 1989). Simple holobasidia of *Microstroma*- and *Exobasidium*-species originate from stromatic, subepidermal hyphal plectenchyma.

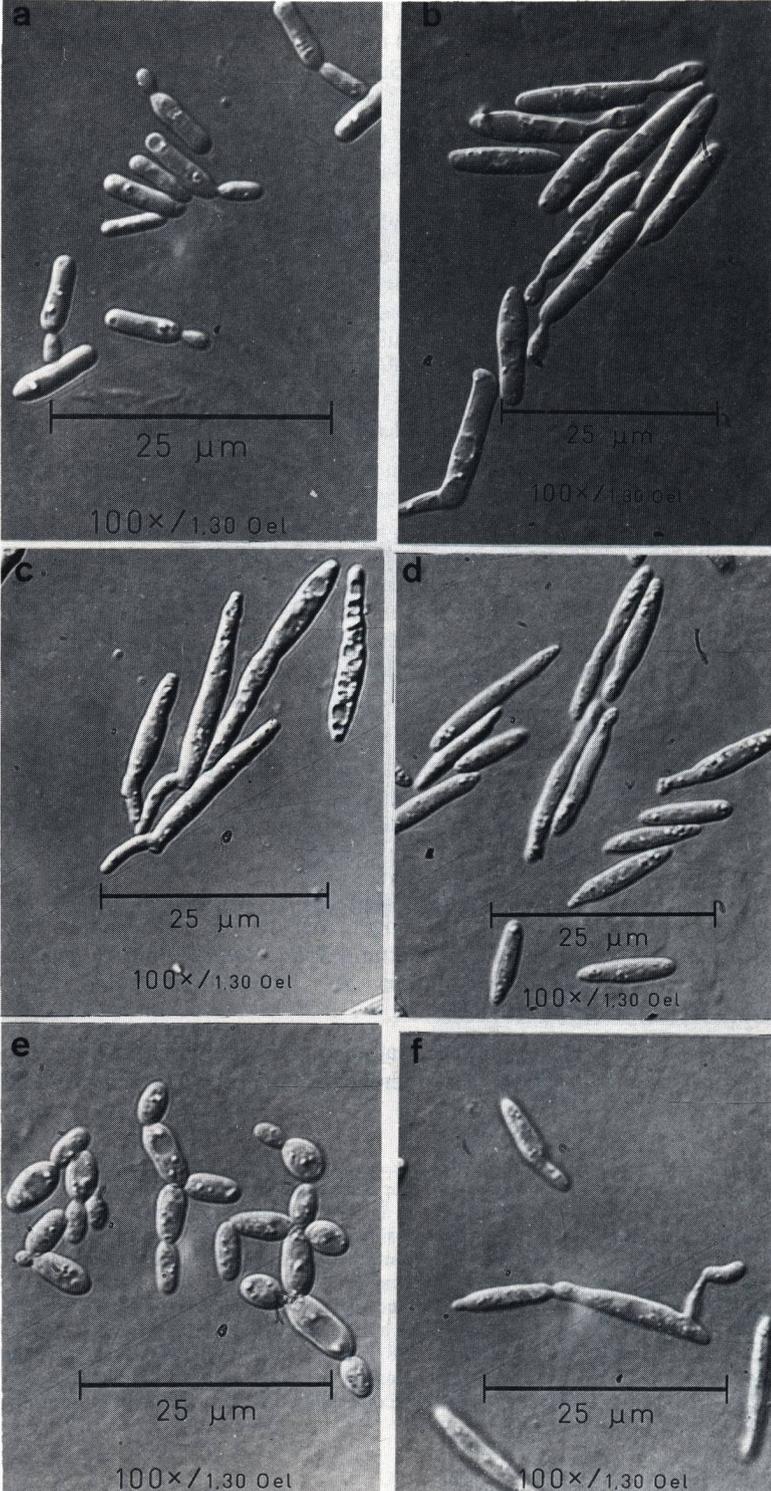


Abb. 2

U. grandis geringere Mengen an Glukose und höhere Mengen an Mannose in ihren Zellwänden aufweisen.

Aus einem direkten Vergleich der *Ustilago*-Arten auf monokotylen Wirten mit entsprechenden Parasiten auf Dikotyledonen (*Microbotryum*-Typ) wurde versucht, Rückschlüsse über das phylogenetische Alter der beiden Typen zu gewinnen. Der *Microbotryum*-Typ wurde dabei als ursprünglicher erachtet (Prillinger & al. 1990b). Für den *Ustilago*-Typ sprechen die folgenden Merkmale zugunsten einer höheren Entwicklung (Schema 1):

1. Hefezellen aus logarithmisch wachsenden Kulturen sind beim *Ustilago*-Typ überwiegend langgestreckt (Abb. 2). Eine deutliche Tendenz zur Bildung pseudotricherale Verbände ist weit verbreitet (Brefeld 1883, 1895). Teilweise finden sich in den länglichen Hefezellen Septen (Prillinger 1988).

2. Postgenitale Zusammenlagerungen von Hefen oder pseudotricherale Hyphen treten sowohl auf der Hefe- als auch Schleudersporen-Stufe auf. Dies wird von Prillinger (1987) im Sinne einer Höherentwicklung zu einer echten Kolonienbildung interpretiert. Besonders in älteren Kulturen findet sich dieses Phänomen häufig (z.B. *U. maydis*, besonders verbreitet: *Exobasidiales* (Abb. 3), *Entyloma*, *Melanotaenium*, *Tilletiopsis*). Brefeld (1895) beschreibt dieses Phänomen unter dem Begriff: Kahmhautbildung. Digby & Wells (1989) berichten über *U. cynodontis*: „Yeast cells . . . firmly adherent, creating leathery or brittle colonies“. Bei *Microstroma* wurde diese Fähigkeit bisher nicht beobachtet. Innerhalb des *Microbotryum*-Typs wurde eine Kolonienbildung bisher nur auf der Schleudersporen-Stufe oder bei saprophytisch fruktifizierenden Arten (*Agaricostilbum*) beobachtet (Prillinger & al. 1990b).

3. Bei Vertretern des *Ustilago*-Typs ist das Auftreten von Hyphen nach Day & Anagnostakis (1971) bzw. Day & Castle (1982) nicht mehr an die Gegenwart von Wirtspflanzen-Extrakt gebunden. Für die Arten des *Microbotryum*-Typs ist ein Wirtspflanzen-Extrakt hingegen obligatorisch (Day & al. 1981, Prillinger & al. 1990b). Bei den Bränden auf Monokotyledonen wird somit die nach der Kopulation von Hefezellen auftretende Hyphenphase weitgehend unabhängig vom Wirt. Aus den Angaben von Day & Castle (1982) geht dabei auch eindeutig hervor, daß es sich um ein pseudotricherale Hyphenstadium handelt, mit einem Protoplast in der Hyphenspitze und leeren Hyphenhüllen dahinter (Prillinger 1987). Nur bei *Farysia thuemenii* (*olivacea*) blieb die Zugabe von Pflanzenextrakt erforderlich. Das Auftreten von Hefen und Hyphen ohne Zugabe von Extrakt wurde bei folgenden Arten beobachtet: *U. aegilopsidis*, *U. avenae*, *U. bullata*, *U. heufleri*, *U. hordei*, *U. kolleri*, *U. maydis*, *U. nigra*, *U. turcomanica*, *U. vail-*

Abb. 2. Hefe-Stadien von Vertretern des *Ustilago*-Typ.

- a) *Graphiola phoenicis*
- b) *Ustilago maydis*
- c) *Schizonella cocconii*
- d) *Exobasidium karstenii*
- e) *Microstroma album*
- f) *Entyloma gaillardianum*

Alle aus logarithmischen Wachstumsphase (GYP-Medium; ZT); Zeiss Normarski Differential Interferenz Kontrast.

Fig. 2. Yeasts of the *Ustilago*-Type.

- a) *Graphiola phoenicis*, b) *Ustilago maydis*, c) *Schizonella cocconii*, d) *Exobasidium karstenii*, e) *Microstroma album*, f) *Entyloma gaillardianum*. Cultures from the logarithmic growth phase (GYP-medium, room temperature). Zeiss Axiomat (Normarski differential-interference-contrast).

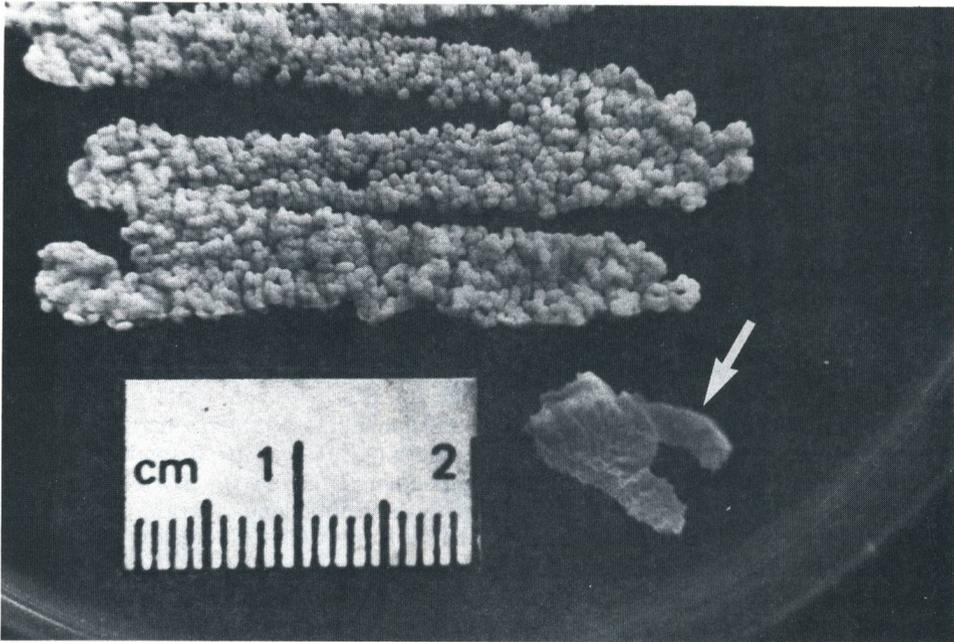


Abb. 3. Kolonienbildung bei *Exobasidium vaccinii*.
Das mit Pfeil markierte Stück wurde mit Pinzette vom Agar abgehoben.

Fig. 3. Colony-formation of *Exobasidium vaccinii*.
Colony-formation according to the evolutionary scheme for morphological differentiation (Prillinger 1987). Firmly adherent yeast cells creating leathery or brittle colonies (compare: *Ustilago cynodontis*; Digby & Wells 1989). Arrow indicates a part of the colony which was lifted with a forceps.

lantii; eine ausschließliche Bildung von Hyphen ließ sich bei *U. hypodites*, *U. cynodontis*, *U. nuda* und *U. tritici* feststellen.

Mit diesen Daten von Day und Mitarbeitern (s.o.) steht eine ältere Zusammenstellung über das Auftreten von Brandsporen in Kultur (Stempel 1935) in gutem Einklang. Danach wurden Kulturbrandsporen bisher gefunden bei: *U. hordei* (Sartorius 1924, Rump 1926, Schaffnit 1926), *U. tritici* (Sartorius 1924), *U. avenae* (Flerov 1923), *U. heufleri* (Sartorius 1924; Keimung beobachtet) und *Sporisorium andropogonis* (*U. ischaemi*: Boss 1927). Bei *S. andropogonis* sind die Kultur- wie die Natur-Brandsporen haploid apomiktisch.

Diese Tendenz zur Unabhängigkeit der Hyphenphase vom Wirt läßt sich auch bei den morphologisch höher entwickelten *Tilletiales* fortführen; Daten liegen vor für: *Entyloma ficariae* (*ranunculi*), *E. calendulae* (Stempel 1935: mit Brandsporenkeimung), *Tilletia tritici* (Buller 1933), *T. indica* (Fuentes-Dávila & Duran 1986), *T. controversa* (Trione & al. 1989) und *Urocystis anemones* (Kniep 1921). Durch die EM-Untersuchungen von Trione & al. (1989) läßt sich zudem die Höherentwicklung der *Tilletiales* gegenüber den *Ustilaginales* auch durch die Haustorienultrastruktur belegen. Während von den Autoren bei *T. controversa* keine Haustorien mehr gefunden werden, sind bei den

Ustilaginales noch intrazelluläre Hyphen bekannt (Fullerton 1970, Nagler 1986, Nagler & Oberwinkler 1989). Das Vorkommen intrazellulärer Hyphen („intracellular, haustorial hyphae“) ist durch EM-Untersuchungen von Nagler (pers. Mitt.) bei den folgenden Gattungen belegt (*Anthracoidea*, *Farysia*, *Schizonella*, *Sporisorium*, *Thecaphora*, *Tolyposporium Ustilago*).

4. Im Unterschied zu den parasitischen Vertretern des *Microbotryum*-Typs findet sich bei einzelnen *Ustilago*- (*U. filiformis*, *U. hypodytes*, *U. maydis*) und *Sporisorium*-Arten (*S. destruens*, *S. holci-sorghii*, *S. schweinfurthiana*, *S. sorghi*) bereits ein deutlich komplexeres hetero-bifaktorielles Fortpflanzungssystem (Kniep 1926, Hanna 1929, Bauch 1930, 1932a,b, 1934, Rodenhiser 1932, Puhalla 1968, Butler & al. 1978; vgl. Whitehouse 1951, Prillinger 1982, Prillinger & al. 1989). Daneben kommen auch unifaktoriell kreuzende Arten mit zwei oder mehreren Kreuzungstyp-Allelen (*U. avenae*, *U. hordei*, *U. grandis*: Kniep 1926; *U. cynodontis*: Digby & Wells 1989 vgl. Whitehouse 1951) und homothallische Arten (*Sporisorium andropogonis* = *U. ischaemi*; Boss 1927) vor (Zambettakis 1977, 1978a,b).

5. Durch einen sehr hohen Glukose-Anteil in den Zellwänden der Hefen stimmen die Vertreter des *Ustilago*-Typs bereits weitgehend mit dem für Hyphenzellwände von Homobasidiomyceten bekannten Daten überein (O'Brien & Ralph 1966, Prillinger & al. 1991).

6. Auch aufgrund ihrer Primär- und Sekundärstruktur der 5S rRNS stehen die Vertreter des *Ustilago*-Typs den Homobasidiomyceten näher. Alle bisher untersuchten Stämme sind durch eine Sekundärstruktur vom Typ B gekennzeichnet. Die überwiegende Zahl der Stämme findet sich dort im Cluster 3 (Ausnahmen: *Farysia*, *Microstroma*).

7. Nach Untersuchungen zur Ultrastruktur von Bauer & Oberwinkler (1989) unterscheiden sich die Brandpilze vom *Microbotryum*-Typ und *Ustilago*-Typ auch in ihrem Septenaufbau. Bei den ersteren findet sich noch kein Porus in den Hyphen-Septen (*Sphacelotheca polygوني-serrulati*) bei letzteren wurden winzige Poren gefunden (*Ustilago tritici*, *U. avenae*; *U. maydis*: Ramberg & McLaughlin 1980, O'Donnell & McLaughlin 1984b). Ähnliches gilt auch für die Interaktion mit der Wirtszelle. Bei den Vertretern des *Microbotryum*-Typs wurden bisher weder Haustorien noch intrazelluläre Hyphen gefunden. Für Arten der Gattungen *Microbotryum* und *Sphacelotheca* ließen sich bisher nur interzelluläre Hyphen beobachten (Nagler pers. Mitteilung).

Exobasidiales

Die Stellung im System der Basidiomyceten hat sich für die *Exobasidiales* in den vergangenen Jahren eindeutig zugunsten der Heterobasidiomyceten geklärt (Oberwinkler 1977, 1988, Blanz 1978; vgl. dagegen Donk 1972). Innerhalb der Heterobasidiomyceten blieb ihre Stellung aber unklar. Aufgrund der Primär- und Sekundärstruktur der 5S rRNS (Gottschalk & Blanz 1985), des qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrums der Hefezellwand und der physiologischen Hefe-Standardcharakterisierung (Tabelle 1; Prillinger 1988, Laaser 1989, Dörfler 1990) lassen sich die *Exobasidiales* eindeutig dem *Ustilago*-Typ zuordnen. Sie finden vor allem in den *Tilletiales*, speziell den *Entyloma*-Arten auf Gräsern (z.B. *E. dactylidis*: Bauer pers. Mitteilung) ihre nächsten Verwandten. Erste Vermutungen die *Exobasidiales* in die Verwandtschaft der *Ustilaginales* zu stellen – aufgrund des Parasitismus und der mit Hefen keimenden Basidiosporen – finden sich bei Graafland (1960).

Von den in Tabelle 1 aufgelisteten Arten weicht der Stamm von *E. gracile* IFO 7788 mit einem Xylose-Zellwandanteil von 1,6% deutlich ab. Da dieses Isolat keine extrazellulären

amyloiden Substanzen bildet, war es bisher nicht möglich, *E. gracile* eindeutig als Kontaminante zu identifizieren. Auch über eine Auftrennung der Zellwandproteine gelang dies bisher nicht zufriedenstellend (Dörfler 1990). Der Stamm wurde deshalb mit Vorbehalt in die Tabelle 1 mitaufgenommen.

Von Blanz (1978), aufgrund der Basidiosporenkeimung mit kurzen Sterigmen in Erwägung gezogene Beziehungen der *Exobasidiales* zu den *Dacrymycetales*, lassen sich nur im entfernteren Sinne aufrecht erhalten (vgl. erste Hinweise: Kobayasi & Tubaki 1965). Dagegen spricht auch die Ultrastruktur der Septen (Khan & al. 1981). Ähnliches gilt für Überlegungen von Mims & al. (1987), welche eine Verwandtschaft zu den Rostpilzen diskutieren (vgl. Prillinger & al. 1991).

Als Wirtspflanzen der *Exobasidiales* nehmen die *Ericaceae* und *Epacridaceae* den Schwerpunkt ein, vereinzelt finden sich Vertreter auf *Empetraceae*, *Symplocaceae*, *Theaceae*, *Lauraceae* (*E. lauri*: mit bis zu 15 cm großen, clavarioiden „Fruchtkörper-Gallen“, *Saxifragaceae*, *Rutaceae*, *Aquifoliaceae*, *Commelinaceae*, *Poaceae* und *Cyperaceae*).

Aufgrund der nahen Verwandtschaft der *Exobasidiales* zu *Entyloma*- und *Tilletia*-Arten (Tabelle 1, Sugiyama & al. 1985) lassen sich die einfachen Holobasidien der *Exobasidien* problemlos als siphonale Keimstadien von Chlamydosporen erklären. Die einfachen, plastischen Holobasidien der *Tilletiales* am Beginn der Ontogenese finden sich bei den höherentwickelten *Exobasidiales* nach Wegfall der Chlamydospore am Ende der Ontogenese wieder (Abb. 1). Die Gattung *Brachybasidium* mit leicht verdickten Probasidien nimmt eine interessante Zwischenstellung ein (Oberwinkler 1988). Ebenso läßt sich die auf Gräsern parasitierende Gattung *Dicellomyces* (Olive 1945, Reid 1976) mit noch ausdauernden Probasidien in diese Verwandtschaft einordnen. Die Art *D. gloeosporus* bildet winzige (ca. 1 mm Dm.), pustel-schüsselförmige Fruchtkörper aus.

Von besonderem Interesse sind neuere Daten von tropischen *Entyloma*-Arten und *Kordyana cubensis*. Barreto & Evans (1988) können für beide Gattungen die Existenz von Spermogonien glaubhaft machen und berichten: "The spermogonia described here, from both white smuts and *Exobasidiales*, are primitive compared with rust pycnia, having no wall structure, and presumably are of more ancient origin". Obwohl diese Daten sich sehr gut in das Konzept der vorliegenden Arbeit einfügen, bleibt eine weitere Bestätigung zunächst vordringlich.

Wie Abb. 1 zeigt, lassen sich Übergänge von der querseptierten Phragmobasidie zur einfachen Holobasidie auch noch vereinzelt bei *Exobasidium*-Arten (*E. karstenii*) finden. An die Stelle der Chlamydosporen (Brandsporen) treten dicht verflochtene, stromatische Flechtgewebe, in denen die einfachen Holobasidien ihren Ursprung nehmen (vgl. *Microstroma*). Sie finden sich bei den meisten *Exobasidium*-Arten unterhalb der Epidermis, gelegentlich auch in tieferen Lagen (*Theaceae*: *E. gracilis*; Nannfeldt 1981, Mims & al. 1987).

Mims & al. (1987) haben in den Holobasidien mehrerer *Exobasidium*-Arten ein den Rost- und Brandpilzen vergleichbares Kernteilungsverhalten nachgewiesen. Aufgrund ihrer Daten kann auf eine noch latente Existenz einer Probasidie geschlossen werden.

Solche einfachen Holobasidien sind den komplexen Holobasidien der Homobasidiomyceen nicht homolog (vgl. Prillinger & al. 1991). Eine gegenteilige Auffassung wird von Talbot (1954) vertreten. Von Mims & al. (1987) werden solche einfachen Holobasidien auch als Teliobasidien bezeichnet. Da der Begriff Teliomyceen nicht geeignet ist, natürliche Verwandtschaftsverhältnisse wiederzugeben (vgl. Tabelle 1 und weitere Arbeiten dieser Serie), wurde auf die Verwendung des Begriffes Teliobasidien verzichtet.

Über die in Tabelle 1 und durch Sugiyama & al. (1985) dargelegten verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Tilletia*-, *Entyloma*-, *Melanotaenium*- und *Exobasidium*-Arten läßt sich eine lückenlose Höherentwicklung von rein vegetativen Ballistosporen (*Tilletia*, *Entyloma*) zu Basidio-Schleudersporen dokumentieren (Brefeld 1883, 1895, Ingold 1987, 1988, 1989).

Die noch vielfach unfixierten Verhältnisse im Bereich des Meiosporangiums z.B.: Sterigmenzahl, Septen im Sterigma, Hilumstruktur (Blanz 1978, Mims & al. 1987) und morphologische Besonderheiten, wie zueinandergekrümmte Basidiosporen, weisen darauf hin, daß die *Exobasidium*-Basidie einer von mehreren Versuchen gewesen sein könnte, den mitotischen Ballistosporenmechanismus der Basidiomyceten-Hefen in das Meiosporangium zu integrieren.

Bei keiner der in dieser Arbeit untersuchten *Exobasidium*-Hefen wurde ein Schleudersporenmechanismus gefunden (Nannfeldt 1981, Mims & Richardson 1987). Gelegentlich bei Isolaten aus der Natur angewachsene Schleudersporen-Hefen konnten überwiegend der Gattung *Tilletiopsis* zugeordnet werden (Laaser 1989).

Inwieweit bei den *Exobasidiaceae* die Ausbildung einfacher Holobasidien mit Ballistosporen mit einer für rezente Basidiomyceten einzigartigen Höherentwicklung von halbkugeligen (*E. rhododendri*) bis zu clavarioiden, fast 15 cm langen, Fruchtkörper-Gallen (*E. lauri*) verknüpft ist, läßt sich nur vermuten. Es fällt aber bei den auf *Vaccinium vitis-idea* und *V. myrtillus* vorkommenden *Exobasidium*-Arten auf, daß die systemisch parasitierenden Arten mit resupinatem Hymenium deutlich niedrigere Mol% G+C-Werte aufweisen als die lokal umgrenzte Gallen bildenden Arten. Die Unterschiede in den Mol% G+C Werten sind dabei gewaltig (*E. vaccinii*: 67,1, *E. juelianum*: 39,5). Eine auf *V. vitis-idea* vorkommende dritte Art, welche nur in einjährigen Sprossen ohne Gallenbildung parasitiert und sich leicht durch zweisporige Basidien mit deutlich größeren Basidiosporen von den beiden viersporigen Arten unterscheiden läßt, liegt mit ihren Mol % G+C Werten genau dazwischen (48,0). Interessant ist, daß die entsprechenden Arten auf *V. uliginosum* und *V. myrtilli* fast die gleichen molekularen Daten aufweisen. Dies veranlaßte Blanz & Oberwinkler (1983) im Unterschied zu Nannfeldt (1981) das Vorkommen gleicher *Exobasidium*-Arten auf verschiedenen Wirtspflanzen zu postulieren.

Inwieweit für dieses gehäufte Vorkommen gattungsgleicher Arten auf ein und derselben Wirtspflanze ein für die *Exobasidien* bekanntes, homothallisches Fortpflanzungssystem (Sundström 1964, Nannfeldt 1981) ausschlaggebend ist, läßt sich experimentell kaum überprüfen. Ein Vergleich mit ähnlichen Verhältnissen innerhalb der Gattung *Anthracoidea* stützt aber diese Hypothese (Kukkonen & Raudakoski 1964). In der Gattung *Polyporus* konnte Prillinger (1986, 1987) die Bedeutung der Homothallie für Artbildungsphänomene auch experimentell – zumindest auf der trichalen morphologischen Organisationsstufe – sicher stellen.

Auf eine allgemein erkennbar werdende Tendenz zur Höherentwicklung von systemischem zu lokal umgrenztem Parasitismus bzw. Saprophytismus und Symbiose darf aufgrund der in dieser und zwei vorausgehenden Arbeiten untersuchten Mikroorganismen geschlossen werden.

Tilletiales

Als Vertreter der *Tilletiales* wurde bisher nur eine Art der Gattung *Entyloma* untersucht. Die Gattung *Entyloma* findet sich sowohl auf monokotylen als auch auf dikotylen Pflanzen. Das bisher untersuchte Beispiel *E. gaillardianum* parasitiert auf *Asteraceae* und bildet kleine (bis 5 mm Ø) gelblichgrüne Flecken, welche die Pflanze kaum weiter beeinträchti-

gen. Über vegetative, durch die Spaltöffnungen austretende Ballistosporen-Konidienträger ist eine Massenverbreitung gesichert. Das Beispiel *E. gaillardianum* soll aber auch zeigen, daß eine Trennung in einen Microbotryum-Typ und Ustilago-Typ sich nur auf die als ursprünglich erachteten Gattungen *Ustilago* und *Microbotryum* bezieht. Die vorliegenden Arbeiten haben gezeigt, daß bisher alle *Ustilago*-Arten auf dikotylen Pflanzen dem Microbotryum-Typ zuzurechnen sind (Prillinger & al 1990b). Diese Aussage trifft auch noch für *Sphacelotheca*-Arten zu. Eine ähnliche Zuordnung gilt aber nicht mehr für *Entyloma*-Arten. Als eine weitere Ausnahme wurde inzwischen *Ustilentyloma fluitans* bekannt (Müller 1989). Die Art parasitiert auf Gräsern, ist aber dem Microbotryum-Typ zuzurechnen (Prillinger unveröffentlicht).

Eine *E. gaillardianum* sehr ähnliche Neutralzuckerzusammensetzung haben Sugiyama & al. (1985) für *Tilletia caries* nachgewiesen.

Die *Tilletiales* sind bisher die einzige Gruppe innerhalb des Ustilago-Typs für die unterschiedliche Angaben über die Septenultrastruktur vorliegen. Während alle bisher diskutierten Gattungen durch einfache Poren charakterisiert sind, gibt es für *T. caries*, *Rhizophospora* (*Entyloma*) *nymphaeae* und *Entorrhiza casparyana* Hinweise auf Doliporen (Deml & Oberwinkler 1981, Oberwinkler 1985, Nagler 1987).

In vergleichenden Keimungsstudien phragmobasidialer und holobasidialer Brandpilze (Nagler 1987) erweisen sich die einfachen Holobasidien der *Tilletiales* bereits als fixiert, die pseudotrighalen Phragmobasidien der Ustilaginales zeigen hingegen eine enorme Plastizität. Ähnliches ist auch für die Haustorien bekannt. Unfixierte intrazelluläre Hyphen finden sich noch bei einer größeren Zahl phragmobasidialer Brandpilze (Fullerton 1970, vgl. Nagler 1986, Nagler & Oberwinkler 1989). Für die Vertreter der *Tilletiales* wurden bisher sehr verschiedene Haustorienstrukturen bekannt (*Tilletia*: interzelluläre Hyphen ohne ultrastrukturell erkennbare Wechselwirkung mit Wirtspflanze; *Entyloma*, *Burrillia*, *Doassansia*, *Narosimhania*, *Pseudodoassansia*, *Tracya*: interzelluläre Hyphen mit deutlicher, ultrastrukturell erkennbarer Wechselwirkung zwischen Parasit und Wirtspflanze; *Doassansiopsis*, *Melanotaenium*, *Rhizophospora*, *Urocystis*, *Ustacystis*: charakteristische Haustorien; Nagler pers. Mitt.)

Tilletiopsis

Die Gattung *Tilletiopsis* wurde erstmals von Derx (1930) beschrieben und mit *Bullera*, *Itersonilia* und *Sporobolomyces* in die Familie der *Sporobolomycetaceae* gestellt. Nyland (1950; *T. minor*, *T. washingtonensis*), Tubaki (1952; *T. cremea*, *T. lilacina*) und Gokhale (1972; *T. albescens*, *T. fulvescens*, *T. pallescens*) stellten weitere Arten in diese Gattung.

Aufgrund der in dieser Arbeit durchgeführten qualitativen und quantitativen Neutralzuckeranalysen gehören die imperfekten Schleudersporen-Hefen drei verschiedenen Verwandtschaftskreisen an (Microbotryum-Typ: *Sporobolomyces*, Ustilago-Typ: *Tilletiopsis*, Tremella-Typ: *Bullera*, *Itersonilia*).

Nach Stempell (1937), Donk (1973) und Boekhout (1988) finden sich die Anamorphe der *Tilletiales* in der Gattung *Tilletiopsis*. Aufgrund Boekhouts (s.o.) Untersuchungen läßt sich *Entyloma calendulae* über die physiologische Hefecharakterisierung nicht von *T. minor* unterscheiden. Nach Yamazaki & al. (1985) und den von uns durchgeführten Untersuchungen (Laaser 1989) reicht die physiologische Hefecharakterisierung nicht immer aus, um in der Gattung *Tilletiopsis* zu einer eindeutigen Artabgrenzung zu kommen.

In der vorliegenden Arbeit war es wichtig, die Hefen der *Exobasidiales* von Vertretern der Gattung *Tilletiopsis* abzugrenzen. Letztere fanden sich sehr häufig als Kontaminanten bei Isolaten aus der Natur. Der Abbau von löslicher Stärke als Differenzierungskriterium (*Tilletiopsis*: positiv; *Exobasidium*: negativ) hat sich hier sehr bewährt (Laaser 1989).

Aufgrund ihrer enzymatischen Analysen kommen Yamazaki & al. (1985) zu dem Schluß, den beiden auch in dieser Arbeit untersuchten *T. minor* Stämmen einen eigenständigen Artcharakter einzuräumen. Die sehr ähnlichen Zellwanddaten von *T. minor* IFO 6905 und IFO 6833 (Tabelle 1) sprechen aus unserer Sicht zugunsten einer sehr nahen Verwandtschaft. Sie zeigen aber im Vergleich mit den weiteren Arten, daß die Gattung *Tilletiopsis* recht heterogen ist und in Zukunft vermutlich mit einer Aufspaltung in weitere Gattungen zu rechnen ist.

Sterigmatomyces

Die Gattung *Sterigmatomyces* umfaßt anamorphe Basidiomyceten-Hefen, deren Tochterknospen an Sterigmen gebildet werden (Fell 1966). Aufgrund dieser spezifischen vegetativen Vermehrungsform (Konidienbildung) war die Zugehörigkeit zu den „klassischen“ Hefen zunächst umstritten (Donk 1973). In Untersuchungen zur Ultrastruktur (Kreger-van Rij & Veenhuis 1971) gelang es bisher nicht, grundsätzliche Unterschiede zwischen einer Hefeknospung und Konidienbildung deutlich zu machen. Eine Zuordnung zu den Hefen wird deshalb heute allgemein anerkannt. In Coenzym Q-Analysen (Yamada & Banno 1984), DNS/DNS Hybridisierungsexperimenten (Kurtzman 1990) sowie aufgrund von Sequenzdaten der 18S und 25S rRNS (Guého & al. 1990) erwies sich die Gattung *Sterigmatomyces* als nicht einheitlich (vgl. Laaser 1989). Vertreter mit Coenzym Q 9 und einer Zellteilung der Hefezellen in Sterigmenmitte blieben in der Gattung *Sterigmatomyces* (Zellwand: Xylose negativ) oder wurden bei Gegenwart von Xylose in die Gattung *Tsuchiyaea* gestellt. Arten mit Coenzym Q 10 und distaler Trennung vom Sterigma finden sich heute in der Gattung *Kurtzmanomyces* (Zellwand: Xylose negativ) bzw. *Fellomyces* (Zellwand: Xylose positiv).

Die Gattung *Sterigmatomyces* umfaßt zur Zeit zwei Arten (*St. halophilus*, *St. elivae*: von der Walt & al. 1987, Yamada & al. 1988b). Die in Tabelle 1 untersuchte Art *St. halophilus* fand sich bisher überwiegend im Meerwasser, weitere Isolate aus Luftproben (Typus-Stamm) und Humanmykosen sind bekannt. In DNS/DNS Hybridisierungsexperimenten (Kurtzman 1990) und aufgrund von Glykolyse/Citratzyklus-Zymogrammen (Yamada & al. 1986) erwiesen sich *St. halophilus* (NO₃-Verwertung: positiv) und *St. indicus* (NO₃-Verwertung: negativ) als konspezifisch. Aufgrund einer ähnlichen 18S und 25S rRNS Nucleotidsequenz dürfte auch die Gattung *Kurtzmanomyces* dem Ustilago-Typ angehören (Guého & al. 1990).

Mit meist rundlichen Zellen und multipolarer Sterigmenbildung unterscheidet sich *St. halophilus* morphologisch sehr deutlich von den bisher untersuchten Vertretern des Ustilago-Typs. Wie im Fall von *Microbotryum scorzonerae* (Prillinger & al. 1990b) soll dieses Beispiel deutlich machen, daß es allein aufgrund morphologischer Merkmale unmöglich ist, eine Zuordnung zu den verschiedenen Hefe-Typen zu treffen.

Aufgrund von DNS/DNS Hybridisierungsexperimenten erwiesen sich *St. aphidis*, *Sporobolomyces antarcticus* und *Trichosporon oryzae* als synonym. Von Kurtzman (1990) werden diese Stämme deshalb in die Gattung *Vanrija* (*V. antarctica*, Moore 1987) transferiert. Nach Boekhout (1988) sollte *V. antarctica* den *Ustilaginaceae* auf Gräsern nahestehen. Letzteres wird auch von Laaser (1989) aufgrund physiologischer Daten (EAS -, DBB +, Urease +) vermutet. Die bisher vorliegenden partiellen Sequenzanalysen

der 18S und 25S vermögen diese Vermutung nicht weiter zu erhärten (Guého & al. 1990). Eine Stellung innerhalb des Ustilago-Typs sollte sich durch Zellwanduntersuchungen abklären lassen.

Das qualitative und quantitative Neutralzuckerspektrum von *St. halophilus* (Tabelle 1) deutet zudem darauf hin, daß Übergänge zwischen dem Ustilago- und dem Microbotryum-Typ innerhalb der Basidiomyceten-Hefen gefunden werden können.

Moniliella, Trichosporonoides

Nach Neutralzuckeranalysen von Weijman (1979 a,b) sollen auch die anamorphen Hefen *Moniliella acetoabutens*, *M. suaveolens* und *Trichosporonoides oedocephalis*, *T. spathulata* und *T. madida* in den Verwandtschaftsbereich des Ustilago-Typs fallen (vgl. Martinez & al. 1979, Laaser 1989). In Untersuchungen zur Ultrastruktur fanden sich für beide Gattungen einfache Doliporen ohne Parenthesom (Haskins 1975, Martinez 1979).

Cryptobasidiales

Die *Cryptobasidiales* stellen eine bisher wenig untersuchte Ordnung von auf Angiospermen parasitierenden Heterobasidiomyceten dar (Oberwinkler 1988). Sie sind durch einfache Holobasidien mit gastroiden Basidiosporen, soweit bekannt einfache Septenporen, schnallenlose Myzelien mit Haustorien und mit Hefen keimende Basidiosporen charakterisiert (Blanz 1978). In der heimischen Flora findet sich bisher nur die Gattung *Microstroma* auf *Juglandaceae* und *Fagaceae*.

In ihrem qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrum lassen sich die drei untersuchten Stämme (Tabelle 1) eindeutig dem Ustilago-Typ zuordnen. Ein sehr hoher Glukose-Anteil ist auffällig. Trotz großer Unterschiede in der Morphologie (Fig. 2), stimmen die quantitativen Zuckerdaten der Hefezellwände weitgehend mit denen von *U. maydis* überein.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß über die Neutralzuckerzusammensetzung der Hefe-Zellwände und Sequenzdaten zur 5S rRNS sich der Ustilago-Typ sehr gut vom Microbotryum-Typ einerseits und vom Dacrymyces- und Tremella-Typ andererseits abgrenzen läßt. Das Fehlen von extrazellulären amyloiden Substanzen ist ihm mit dem Microbotryum- und Dacrymyces-Typ gemeinsam. Mit den *Graphiiales*, *Ustilaginales* pro parte, *Tilletiales*, *Exobasidiales*, *Cryptobasidiales* und mehreren anamorphen Hefegattungen (*Tilletiopsis*, *Sterigmatomyces*) umfaßt er morphologisch häufig sehr unterschiedliche Organismen. Als interessante morphologische Höherentwicklungen werden erkennbar: Der Weg von der einzelligen Hefe-Basidie über pseudotrichale, querseptierte Phragmobasidien zu einfachen Holobasidien; eine Integration des Schleudersporen-

Schema 1. Hefe-Typen der Basidiomyceten.

Phylogenetische Interpretation mit einer Zusammenfassung wichtiger morphologischer, anatomischer, physiologischer und molekularer Merkmale.

Scheme 1. Yeast-types of the Basidiomycetes.

Phylogenetic interpretation with a summary of characteristic morphological, anatomic, physiological, and molecular features.

H E F E - T Y P E N d e r B A S I D I O M Y C E T E N

- GRAPHIOLA EXOBASIDIUM
- USTILAGO ENTYLOMA
- SPORISORIUM TILLETIOPSIS
- SCHIZONELLA MICROSTROMA
- HOESZIOMYCES STERIGMATOMYCES
- FARYSIA

H O M O B A S I D I O M Y C E T E N

USTILAGO-TYP

M: PHRAGMO- und EINFACHE HOLOBASIDIEN

ZW: EM mehrschichtig

PH: UREASE +, EAS -

SS rRNS: TYP B (3)

TREMELLA-TYP

M: PHRAGMO, EINFACHE und KOMPLEXE HOLOBASIDIEN

ZW: EM mehrschichtig

ZUCKER: GLC;MAN;XYL

DBB +

PH: UREASE +; EAS +

SS rRNS: TYP B (5)

DACRYMYCES-TYP

M: EINFACHE HOLOBASIDIEN

ZW, u. SS rRNS wie TREMELLA-TYP

PH: UREASE +; EAS -

MICROBOTRYUM-TYP

M: PHRAGMO- und EINFACHE HOLOBASIDIEN

ZW: EM mehrschichtig

ZUCKER: MAN;GLC;GAL;FUC;(RHA)

DBB +

PH: UREASE +, EAS -

SS rRNS: TYP A (1,2)

PROTOMYCES-TYP

M: SIPHONALER KEIMSCHLAUCH MIT ENDOSPOREN (=Ascus)

ZW: EM zweischichtig

ZUCKER: GLC;MAN;GAL;RHA

DBB -

PH: UREASE +; EAS +

SS rRNS: BASIDIOMYCETEN-TYP (A,B)

SCHIZOSACCHAROMYCETALES

M: HEFEN MIT ENDOSPOREN

ZW: EM zweischichtig

ZUCKER: GLC;MAN;GAL

DBB -

PH: UREASE +; EAS -

SS rRNS: INTERMEDIÄR (ASCO/BASIDIOMYCETEN)

Schema 1

Mechanismus aus der vegetativen Phase (*Tilletiales*) in die sexuelle (*Exobasidiales*). Die Existenz von einfachen Holobasidien mit Schleudersporen gipfelt in teilweise mächtigen, clavarioiden Fruchtkörpergallen (*Exobasidium lauri*). Im Unterschied zum *Microbotryum*-Typ wird das pseudotrichale Hyphen-Stadium bei den parasitischen Vertretern mehr und mehr vom Wirt unabhängig.

Danksagung

Für zahlreiche anregende Diskussionen und interessante Hefe-Isolate ist der Erstautor Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler großen Dank schuldig. Wichtige Hefe Stämme bzw. Frischmaterial wurden auch von Prof. Dr. P. Blanz, Priv. Doz. Dr. G. Deml, Dr. P. Hoffmann, Dr. H. Schmid und N. Luschka in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt. Für interessante und lehrreiche Brandpilzexcursionen und wichtiges Frischmaterial haben wir Herrn Dr. K. Vánky und Dr. J. Gönczöl und für die Unterstützung bei Ubichinon Analysen Frl. B. Eckerlein und Herrn K. Ziegler zu danken. Bei der Bestimmung von *Tilletiopsis washingtonensis* war uns Dr. T. Boekhout behilflich. Herrn Prof. Dr. A. Bresinsky, Prof. Dr. W. Tanner und Herrn Priv. Doz. Dr. L. Lehle sei für die großzügige Förderung und materielle Unterstützung sowie Herrn Th. Backe und Herrn Ing. A. Dietrich für die Einführung und Hilfe bei der Textverarbeitung und meiner Frau Judith für die Geduld und Hilfe bei der Herstellung der Abbildungen herzlich gedankt. Frau S. Korcz hat sich durch die Anzucht und sorgfältige Betreuung der Hefe-Kulturen verdient gemacht. Gefördert durch Sachmittel der DFG (Pr 238/4).

Literatur

- BANDONI, R. J. (1984) – The Tremellales and Auriculariales: An alternative classification. – *Trans. mycol. Soc. Jap.* 25: 489–530.
- BARRETO, R. W. & H. C. Evans (1988) – Taxonomy of a fungus introduced into Hawaii for biological control of *Ageratina riparia* (*Eupatorieae*; *Compositae*), with observations on related weed pathogens. – *Trans. Br. mycol. Soc.* 91: 81–97.
- BAUCH, R. (1930) – Über multipolare Sexualität bei *Ustilago longissima*. – *Arch. Protistenk.* 70: 417–466.
- (1932a) – *Sphacelotheca Schweinfurthiana*, ein neuer multipolarer sexueller Brandpilz. – *Ber. dtsh. bot. Ges.* 50: 17–24.
- (1932b) – Die Sexualität von *Ustilago Scorzonerae* und *Ustilago Zeae*. – *Phytopath. Z.* 5: 315–321.
- (1934) Über Kreuzungen zwischen bipolaren und multipolaren sexuellen Brandpilzarten. – *Z. induct. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* 67: 242–245.
- BAUER, R. (1983) – Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an *Uredinales*. – *Diss. Univ. Tübingen*.
- (1986) Basidiosporenentwicklung und -keimung bei Heterobasidiomyceten. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 99: 67–81.
- & F. OBERWINKLER (1989) – Ultrastruktur der Basidiensepten phragmobasidialer Brandpilze. – *Z. Mykol.* 55: 163–168.
- BLANZ, P. (1978) – Über die systematische Stellung der Exobasidiales. – *Z. Mykol.* 44: 91–107.
- & F. OBERWINKLER (1983) – A Contribution to the Species Definition in the Genus *Exobasidium* (Basidiomycetes). – *System. Appl. Microbiol.* 4: 199–206.
- BLANZ, P. A. & M. GOTTSCHALK (1986) – Systematic position of *Septobasidium*, *Graphiola* and other basidiomycetes as deduced on the basis of their 5S ribosomal RNA nucleotide sequences. – *System. Appl. Microbiol.* 8: 121–127.
- & M. UNSELD (1988) – Ribosomal RNA as a taxonomic tool in mycology. – In G.S. deHoog & al. (Eds.): *The expanding realm of yeast-like fungi*. S. 247–258. Elsevier Sci. Publ. Amsterdam.
- BOEHM, E. W. A. & D. J. MCLAUGHLIN (1989) – Phylogeny and ultrastructure in *Eocronatium muscicola*: meiosis and basidial development. – *Mycologia* 81: 98–114.
- BOEKHOUT, T. (1988) – Systematics of anamorphs of *Ustilaginales* (smut fungi) – a preliminary survey. – In G. S. deHoog & al. (Eds.): *The expanding realm of yeast-like fungi*. S. 137–149. Elsevier Sci. Publ. Amsterdam.
- BOSS, G. (1927) – Beiträge zur Zytologie der Ustilagineen. – *Planta* 3: 597–627.

- BREFELD, O. (1883) – Botanische Untersuchungen über Hefenpilze. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. V. Heft: Die Brandpilze I. – S. 1–220. A. Felix, Leipzig.
- (1895) – Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. XII. Hemibasidii Brandpilze III. – S. 99–236. H. Schöningh Münster.
- BULLER, A. H. R. (1933) – Researches on Fungi. V. pp. 207–278. Longmans, Green & Co London.
- BUTLER, G., BOUGHEY, H. & H. CAUWOOD (1978) – The mating system of *Ustilago longissima* in vitro. – Trans. Br. mycol. Soc. 71: 203–208.
- DAY, P. R. & S. L. ANAGNOSTAKIS (1971) – Corn smut dikaryon in culture. – Nature 231: 19–20.
- DAY, A. W., CASTLE, A. J. & J. E. CUMMINS (1981) – Regulation of parasitic development of the smut fungus, *Ustilago violacea*, by extracts from host plants. – Bot. Gaz. 142: 135–146.
- & A. J. CASTLE (1982) – The effect of host extracts on the differentiation in the genus *Ustilago*. – Bot. Gaz. 143: 188–194.
- DEML, G. (1983) – Untersuchungen an Heteromyceten, Teil 32. Über die Brandpilze von *Hyparrhenia hirta* (L.) Stapf. I. *Sporisorium transfissum* (Tul.) G. Deml comb. nov. Z. Mykol. 49: 171–178.
- (1988) – Taxonomy of phragmobasidial smut fungi. In G. S. de Hoog et al. (eds.) The expanding realm of yeast-like fungi. pp. 127–135. Elsevier Sci. Publ. Amsterdam.
- & F. OBERWINKLER (1980) – Studies in Heterobasidiomycetes, Part 6. Siderochromes from heterobasidiomycetes with ontogenetic yeast phases and related species. – In G.G. Stewart & Russel I. (eds.), Current Developments in Yeast Research. pp. 509–514 Pergamon Press, Toronto.
- (1981) – Studies in Heterobasidiomycetes. Part 4. Investigations on *Entorrhiza casparyana* by light and electron microscopy. – Mycologia 73: 392–398.
- DERX, H.G. (1930) – Étude sur les Sporobolomycete. – Ann. Mycol. 28: 1–23.
- DIGBY, ST. & K. WELLS (1989) – Compatibility and development in *Ustilago cynodontis*. – Mycologia 81: 595–607.
- DÖRFLER, Ch. (1990) – Vergleichende Untersuchungen zum biochemischen Aufbau der Zellwand an Hefestadien von niederen und höheren Basidiomyceten. – Bibl. Mycologica 129: 1–164.
- LEHLE, L. & H. PRILLINGER (1986) – Vergleichende Zellwandanalysen an Basidiomycetenhefen aus Homobasidiomyceten. Z. Mykol. 52: 347–358.
- DONK, M.A. (1972) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance. I. and II. – Proc. K. Ned. Akad. Wet. (C) 75: 365–375 and 376–390.
- (1973) – The heterobasidiomycetes: a reconnaissance. V. – Proc. K. Ned. Akad. Wet. (C) 76: 126–140.
- FELL, J.W. (1966) – *Sterigmatomyces*, a new fungal genus from marine areas. – Antonie van Leeuwenhoek 32: 99–104.
- FISCHER, E. (1883) – Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Graphiola*. – Bot. Ztg. 41: 746–756, 762–773, 778–788, 794–801.
- FLEROV, B. (1923) – Sur la cytologie de l'*Ustilago avenae* d'après des cultures in vitro. Trav. Sect. Mycol. et Phytopathol. Soc. Bot. Russie. T.1: Trav. Divis. Moscou p. 23–36.
- FORST, Th. G. & H. PRILLINGER (1988) – Vergleichende karyologische Untersuchungen an dimorphen Zygomyceten. – Z. Mykol. 54: 139–154.
- FRIES, E. (1823) – Systema mycologicum. Vol. II. Lund.
- FUENTES-DEVILA, G. & R. DURAN (1986) – *Tilletia indica*: cytology and teliospore formation in vitro and in immature kernels. – Can. J. Bot. 64: 1712–1719.
- FULLERTON, R. A. (1970) – An electron microscope study of the intracellular hyphae of smut fungi (*Ustilaginales*). – Austr. J. Bot. 18: 285–292.
- GOKHALE, A.A. (1972) – Studies on the genus *Tilletiopsis*. – Nova Hedwigia 23: 795–809.
- GOTTSCHALK, M. & P.A. BLANZ (1985) – Untersuchungen an 5S ribosomalen Ribonukleinsäuren als Beitrag zur Klärung von Systematik und Phylogenie der Basidiomyceten. – Z. Mykol. 51: 205–243.
- GRAAFLAND, W. (1960) – The parasitism of *Exobasidium japonicum* Shir. on *Azalea*. – Acta Bot. Neerlandica 9: 347–379.
- GUÉHO, E., KURTZMAN, C. P. & St. W. PETERSON (1990) – Phylogenetic Relationships among Species of *Sterigmatomyces* and *Fellomyces* as Determined from Partial rRNA Sequences. – Int. J. Syst. Bacteriol. 40: 60–65.
- HAECKEL, E. (1866) – Generelle Morphologie der Organismen 2: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin: Reimer.
- HANNA, W. F. (1929) – Studies in the physiology and cytology of *Ustilago zaeae* and *Sorosporium reilianum*. – Phytopathology 19: 415–442.
- HASKIN, R.H. (1975) – Septal ultrastructure and hyphal branching in the pleomorphic imperfect fungus *Trichosporonoides oedocephalis*. – Can. J. Bot. 53: 1139–1148.
- HÜTTIG, W. (1931) – Über den Einfluß der Temperatur auf die Keimung und Geschlechterverteilung bei Brandpilzen. – Z. Bot. 24: 529–577.

- INGOLD, C. T. (1987) – Germination of teliospores in certain smuts. – *Trans. Br. mycol. Soc.* 88: 355–363.
 – (1988) – Ballistospores in *Melanotaenium endogenum*. – *Trans. Br. mycol. Soc.* 91: 712–714.
 – (1989) – Note on the basidium in the *Tilletiaceae*. – *Mycol. Res.* 93: 387–389.
- JAHRMANN, H. J. & H. PRILLINGER (1983) – Das Vorkommen eines „Hefe“-Stadiums bei dem Homobasidiomyceten *Asterophora (Nyctalis) lycoperdoides* (Bull.) Ditm. es S.F. Gray und seine Bedeutung für die Phylognese der Basidiomyceten. – *Z. Mykol.* 49: 195–235.
- KHAN, S.R., KIMBROUGH, J. W. & C. W. MIMS (1981) – Septal ultrastructure and the taxonomy of *Exobasidium*. – *Can. J. Bot.* 59: 2450–2457.
- KILLIAN, M. C. (1924) – Le développement du *Graphiola phoenicis* Poit. et ses affinités. – *Rev. Gen. Bot.* 36: 385–394, 451–460.
- KNIEP, H. (1921) – Über *Urocystis Anemones* Winter. – *Z. Bot.* 13: 289–311.
 – (1926) – Über Artkreuzungen bei Brandpilzen. – *Z. Pilzkde.* 5: 217–247.
- KOBAYASI, Y. & K. TUBAKI (1965) – Studies on cultural characters and asexual reproduction of Heterobasidiomycetes I. – *Trans. Mycol. Soc. Jap.* 6: 29–36.
- KREGER-VAN RIJ, N. J. W. (1984) – The yeasts. Elsevier Sci. Publ. Amsterdam.
 – & M. VEENHUIS (1971) – A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. – *J. gen. Microbiol.* 68: 87–95.
- KUKKONEN, I. & M. RAUDAKOSKI (1964) – Studies on the probable homothallism and pseudohomothallism in the genus *Anthracoidea*. – *Ann. Bot. Fennici* 1: 257–271.
- KURAIISHI, H., KATAYAMA-FUJIMURA, Y., SUGIYAMA, J. & T. YOKOYAMA (1985) – Ubiquinone systems in fungi I. Distribution of ubiquinones in the major families of ascomycetes, basidiomycetes, and deuteromycetes, and their taxonomic implications. – *Trans. mycol. Soc. Japan* 26: 383–395.
- KURTZMAN, C.P. (1990) – DNA Relatedness among Species of *Sterigmatomyces* and *Fellomyces*. – *Int. J. Syst. Bacteriol.* 40: 56–59.
- LAASER, G. (1989) – Vergleichende systematische Studien an Basidiomycetenhefen unter besonderer Berücksichtigung der Hefestadien. – *Bibliotheca Mycologica* 130: 1–335.
- LANGDON, R. F. N. & R. A. FULLERTON (1978) – The genus *Sphacelotheca (Ustilaginales)*: criteria for its delimitation and the consequences thereof. – *Mycotaxon* 6: 421–456.
- LARA, S. L. & S. BARTNICKI-GARCIA (1974) – Cytology of budding in *Mucor rouxii*: wall ontogeny. – *Archiv Mikrobiol.* 97: 1–16.
- MARTINEZ, A. T. (1979) – Ultrastructure of *Moniliella*, *Trichosporonoides*, and *Hyalodendron*. – *Stud. Mycol.* 19: 50–57.
 – , DE HOOG, G. S., SMITH, M. Th., HOGEWEG, P. & P. BRUINSMA (1979) – Physiological characteristics of *Moniliella*, *Trichosporonoides* and *Hyalodendron*. – *Stud. Mycol.* 19: 58–68.
- MCCULLY, E. K. & C. F. ROBINOW (1972a) – Mitosis in heterobasidiomycetous yeast. I *Leucosporidium scottii* (*Candida scottii*). – *J. Cell Sci.* 10: 857–881.
 – , (1972b) – Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts. II. *Rhodospiridium* sp. (*Rhodotorula glutinis*) and *Aeossosporon salmonicolor* (*Sporobolomyces salmonicolor*). – *J. Cell Sci.* 11: 1–31.
- MIMS, C. W., RICHARDSON, E. A. & R. W. ROBERSON (1987) – Ultrastructure of basidium and basidiospore development in three species of the fungus *Exobasidium*. – *Can. J. Bot.* 65: 1236–1244.
- MONTAGNE, J. P. F. C. (1859) – Plantes cellulaires nouvelles. – *Ann. Sci. Nat.*, 4.Sér., 12: 188–190.
- MOORE, R. T. (1987) – Additions to the genus *Vanrija*. – *Bibl. Mycol.* 108: 167–173.
- MÜLLER, B. (1989) – Chemotaxonomische Untersuchungen an Basidiomycetenhefen. – *Diss. Univ. Tübingen*.
- NAGLER, A. M. (1986) – Untersuchungen zur Gattungsabgrenzung von *Ginanniella* Ciferri und *Urocystis* Rabenhorst sowie zur Ontogenie von *Thecaphora seminis-convolvuli* (Desm.) Ito. – *Diss. Uni. Tübingen*.
 – (1987) – *Urocystis* Rabenhorst und *Ginanniella* Ciferri zwei eigenständige Gattungen? *Urocystis galanthi* Pape und *Ginanniella primulae* (Rostrup) Ciferri. – *Z. Mykol.* 53: 331–354.
 – & F. OBERWINKLER (1989) – Haustoria in *Urocystis (Tilletiales)*. – *Pl. Syst. Evol.* 165: 1–28.
- NANNFELDET, J. A. (1981) – *Exobasidium*, a taxonomic reassessment applied to the European species. – *Acta Symb. Bot. Upsal.* 23: 1–72.
- NYLAND, G. (1950) – The genus *Tilletiopsis*. – *Mycologia* 42: 487–496.
- O'BRIEN, R. W. & B. J. RALPH (1966) – The Cell Wall Composition and Taxonomy of Some Basidiomycetes and Ascomycetes. – *Ann. Bot. N.S.* 30: 835–840.
- O'DONNELL, K. L. & D. J. MC LAUGHLIN (1984a) – Ultrastructure of meiosis in *Ustilago maydis*. – *Mycologia* 76: 468–485.
 – , (1984b) – Postmeiotic mitosis, basidiospore development, and septation in *Ustilago maydis*. – *Mycologia* 76: 486–502.
- OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. – In Frey, W. & al. (Eds.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen, pp. 59–105. Fischer, Stuttgart.
 – (1978) – Was ist ein Basidiomycet? – *Z. Mykol.* 44: 13–29.
 – (1985) – Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. – *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 541–580.

- (1988) – Heterobasidiomycetes with ontogenetic yeast-stages – systematic and phylogenetic aspects. – In Hoog, G.S. de & al. (Eds.): The expanding realm of yeast-like fungi, pp. 61–74. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam.
- , BANDONI, R. J., BLANZ, P., DEML, G. & L. KISIMOVA-HOROVITZ (1982) – *Graphiiales*: Basidiomycetes Parasitic on Palms. – Pl. Syst. Evol. 140: 251–277.
- OLIVE, L. S. (1945) – A new *Dacrymyces*-like parasite of *Arundinaria*. *Mycologia* 37: 543–552.
- POELT, J. & F. OBERWINKLER (1962) – Niedere Basidiomyceten aus Südbayern II. – Ber. Bayr. Bot. Ges. 35: 89–95.
- PRILLINGER, H. (1982) – Zur genetischen Kontrolle und Evolution der sexuellen Fortpflanzung und Heterothallie bei Chitinpilzen. – Z. Mykol. 48: 297–324.
- (1984) – Zur Evolution von Mitose, Meiose und Kernphasenwechsel bei Chitinpilzen. – Z. Mykol. 50: 267–352.
- (1986) – Morphologische Atavismen bei Homobasidiomyceten durch natürliche und künstliche Inzucht und ihre Bedeutung für die Systematik. – Ber. Deutsch. bot. Ges. 99: 31–42.
- (1987) – Yeasts and anastomoses: Their occurrence and implications for the phylogeny of Eumycota. – In Rayner, A.D.M. & al. (Eds.): Evolutionary biology of the fungi. BMS Symp. Vol. 12, pp.355–377. Cambridge University Press, Cambridge.
- (1988) – Are there yeasts in Homobasidiomycetes? – In Hoog, G.S. de & al. (Eds.): The expanding realm of yeast-like fungi, pp.33–59. Elsevier-Sci. Publ., Amsterdam.
- , ALTENBUCHNER, J., SCHULZ, B., DÖRFLER, Ch., FORST, Th., LAASER, G. & U. STAHL (1989) – *Ustilago maydis* isolated from Homobasidiomycetes. – Proceedings Applied Plant Molecular Biology (Braunschweig Symposium Nov. 1988) pp. 408–425. Technische Universität, Braunschweig.
- , DÖRFLER, Ch., LAASER, G., ECKERLEIN, B. & L. LEHLE (1990a) – Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil I: *Schizosaccharomycetales*, Protomyces-Typ. – Z. Mykol. 56: 219–250.
- , DEML, G., DÖRFLER, Ch., LAASER, G. & W. LOCKAU (1990b) – Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil II: Microbotryum-Typ. – Acta Botanica 103: (im Druck).
- , LAASER, G., DÖRFLER, Ch. & K. ZIEGLER (1990c) – Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil IV: *Dacrymyces*-Typ, *Tremella*-Typ. – Sydowia 53: (im Druck).
- PUHALLA, J. E. (1968) – Compatibility reactions on solid medium and interstrain inhibition in *Ustilago maydis*. – Genetics 60: 461–474.
- RAMBERG, J. E. & D. J. MC LAUGHLIN (1980) – Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in *Ustilago maydis*. – Canad. J. Bot. 58: 1548–1561.
- REID, D. A. (1976) – *Dicellomyces scirpi* (Basidiomycetes) – new to Britain. – Trans. Br. mycol. Soc. 66: 536–538.
- RODENHISER, H. A. (1932) – Heterothallism and hybridization in *Sphacelotheca sorghi* and *S. cruenta*. – J. agric. Res. 45: 287–296.
- RUMP, L. (1926) – Studien über den Gerstenhartbrand. – Forsch. Geb. Pflanzenkrankh. Immun. Pflanzenreich 2: 19–76.
- SARTORIS, G. B. (1924) – Studies in the life-history and physiology of certain smuts. – Amer. J. Bot. 11: 617–646.
- SAVILE, D. B. O. (1955) – A phylogeny of the Basidiomycetes. – Can. J. Bot. 33: 60–104.
- (1968) – Possible interrelationships between fungal groups. – In Ainsworth, G.L. & al. (Eds.) The Fungi III. pp. 649–675. Academic Press, New York.
- SCHAFFNIT, E. (1926) – Zur Zytologie von *Ustilago hordei*. – Ber. dtsch. Bot. Ges. 44: 151–156.
- SIMMONS, R. B. & D. G. AHEARN (1987) – Cell wall ultrastructure and diazonium blue B reaction of *Sporopachyderma quercum*, *Bullera tsugae*, and *Malassezia* spp. – Mycologia 79: 38–43.
- 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.
- SUGIYAMA, J., FUKAGAWA, M., CHIU, S.-W. & K. KOMAGATA (1985) – Cellular carbohydrate composition, DNA base composition, ubiquinone systems, and diazonium blue B color test in the genera *Rhodosporeidium*, *Leucosporidium*, *Rhodotorula* and related basidiomycetous yeasts. – J. Gen. Appl. Microbiol. 31: 519–550.
- , ITOH, M., KATAYAMA, Y., YAMAOKA, Y., ANDO, K., KAKISHIMA, M. & H. KURAISHI (1988) – Ubiquinone systems in fungi. II. Distribution of ubiquinones in smut and rust fungi. – Mycologia 80: 115–120.
- SUNDSTRÖM, K.-R. (1964) – Studies of the physiology, morphology, and serology of *Exobasidium*. – Symb. Bot. Upsal. 18: 1–89.

- SUZUKI, M. & T. NAKASE (1988) – The distribution of xylose in the cells of ballistosporous yeasts – application of high performance liquid chromatography without derivatization to the analysis of xylose in whole cell hydrolysates. – *J. Gen. Appl. Microbiol.* 34: 95–103.
- TALBOT, P. H. B. (1954) – Micromorphology of lower Hymenomycetes. – *Bothalia* 6: 249–299.
- TRIONE, E. J., HESS, W. M. & V. O. STOCKWELL (1989) – Growth and sporulation of the dikaryons of the dwarf bunt fungus in wheat plants and in culture. – *Can. J. Bot.* 67: 1671–1680.
- TUBAKI, K. (1952) – Studies on the *Sporobolomycetaceae* in Japan: I. On *Tilletiopsis*. – *Nagaoa* 1: 26–31.
- VANKY, K. (1985) – Carpathian Ustilaginales. – *Symb. Bot. Upsal.* 24: 1–309.
- (1987) – Illustrated Genera of Smut Fungi. Fischer, Stuttgart, New York.
- , DEML, G. & F. OBERWINKLER (1988) – The Smut Fungi of *Hypparrhenia hirta* (*Gramineae*). – *J. Phytopath.* 121: 181–191.
- WALKER, W. F. (1984) – 5S rRNA sequences from *Atractiellales*, and basidiomycetous yeasts and fungi imperfecti. – *Syst. Appl. Microbiol.* 5: 352–359.
- & W. F. DOOLITTLE (1983) – Redividing the Basidiomycetes on the basis of 5S rRNA sequences. – *Nature* 299: 723–724.
- WALT, J. P. VAN DER (1988) – The Yeasts – a conspectus. In Hoog, G.S. de & al. (eds.) *The expanding realm of yeast-like fungi*. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam pp. 19–31.
- , YAMADA, Y., FERREIRA, N. P. & P. D. G. RICHARDS (1987) – New basidiomycetous yeasts from Southern Africa. II. *Sterigmatomyces wingfieldii* sp.n. – *Antonie van Leeuwenhoek* 53: 137–142.
- & V. K. HOPUSU-HAVU (1976) – A colour reaction of the differentiation of ascomycetous and hemibasidiomycetous yeasts. – *Antonie van Leeuwenhoek* 42: 157–163.
- WEIJMAN, A. C. M. (1979a) – Carbohydrate composition and taxonomy of *Geotrichum*, *Trichosporon* and allied genera. – *Antonie van Leeuwenhoek* 45: 119–127.
- (1979b) – Carbohydrate patterns of *Moniliella*, *Trichosporonoides* and *Hyalodendron*. – *Stud. Mycol.* 19: 76–80.
- & G. S. DE HOOG (1975) – On the subdivision of the genus *Ceratocystis*. – *Antonie van Leeuwenhoek* 41: 353–360.
- & W. I. GOLUBEV (1988) – Carbohydrate patterns and taxonomy of yeasts and yeast-like fungi. In Hoog, G.S. de & al. (eds.) *The expanding realm of yeast-like fungi*. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam pp. 361–371.
- WHITEHOUSE, H. L. K. (1951) – A survey of heterothallism in the *Ustilaginales*. – *Trans. Brit. myc. Soc.* 34: 340–355.
- WOLTERS, J. & V. A. ERDMANN (1988) – Compilation of 5S rRNA gene sequences. – *Nucl. Acids Res. (Suppl.)* 16: 1–69.
- YAMADA, Y. & I. BANNO (1984) – *Fellomyces*, a new anamorphic yeast genus for the Q 10 – equipped organisms whose conidium is freed by an endbreak in the sterigmata. – *J. Gen. Appl. Microbiol.* 30: 523–525.
- , WATANABE, M., AKITA, M. & I. BANNO (1986) – The electrophoretic comparison of enzymes in strains of species in the anamorphic yeast genera *Sterigmatomyces* and *Fellomyces* and in the teleomorphic yeast genus *Sterigmatosporidium*. – *J. Gen. Appl. Microbiol.* 32: 157–163.
- , BANNO, I., VON ARX, J. A. & J. P. VAN DER WALT (1988a) – Taxonomic significance of the coenzyme Q system in yeasts and yeast-like fungi. – In Hoog, G.S. de & al. (Eds.): *The expanding realm of yeast-like fungi*. – Elsevier Science Publishers Amsterdam. pp. 299–308.
- , KAWASAKI, H., ITOH, M., BANNO, I. & T. NAKASE (1988b) – *Tsuchiyaea* gen. nov., an anamorphic yeast genus for the Q9-equipped organisms whose reproduction is either by enteroblastic budding or by the formation of conidia which are disjointed at a septum in the midregion of the sterigmata and whose cells contain xylose. – *J. Gen. Appl. Microbiol.* 34: 507–510.
- YAMAZAKI, M., GOTO, S. & K. KOMAGATA (1985) – Taxonomical studies of the genus *Tilletiopsis* on physiological properties and electrophoretic comparison of enzymes. – *Trans. mycol. Soc. Japan* 26: 13–22.
- ZAMBETTAKIS, CH. (1977) – La sexualité chez les *Ustilaginales*. *Revue Bibliographique. Première partie.* – *Rev. Mycologie* 41: 469–491.
- (1978a) – La sexualité chez les *Ustilaginales*. *Revue Bibliographique. Deuxième partie.* – *Rev. Mycologie* 42: 13–39.
- (1978b) – La sexualité chez les *Ustilaginales*. *Troisième partie.* – *Rev. Mycologie* 42: 113–142.



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: 1990

Band/Volume: [56_1990](#)

Autor(en)/Author(s): Prillinger H., Dörfler Ch., Laaser G., Hauska Günter

Artikel/Article: [Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten Teil III: Ustilago-Typ 251-278](#)