

Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an Ustilaginales-Arten

Von G. Deml*)

Die *Ustilaginales*, eine Gruppe fruchtkörperloser, parasitischer Pilze werden allgemein bei den Basidiomyceten eingeordnet; innerhalb dieser Klasse erfolgt die Zuordnung zu den Phragmobasidiomyceten. Nach dem Bau des Keimschlauches – er wird als Basidie angesehen – läßt sich die Ordnung in zwei Familien gliedern. Die querseptierte, meist (drei-) vierzellige Basidie der *Ustilaginaceae* schnürt ihre Sporidien, soweit vorhanden, seitlich und terminal ab. Die *Tilletiaceae* dagegen besitzen neben einem primär ungegliederten Promycel, einen endständigen Sporidienkranz.

Die Basidie der *Ustilaginaceae* läßt sich mit dem querseptierten Meiosporangium vom *Auricularia*-Typus vergleichen. Auf dieser Tatsache beruht die Einordnung der *Ustilaginales* in die Klasse der Basidiomyceten. Die Basidienform der *Tilletiaceae* wird als Überentwicklung, die eine Rückbildung nach sich zog, interpretiert (nach G ä u m a n n 1964).

Die Stellung der Brandpilze bei den Basidiomyceten wird von manchen Autoren bezweifelt. So führt M o o r e (1972) die Klasse der *Ustomycota* ein und verwendet zur Charakterisierung folgende Kriterien:

- Die Überdauerungsorgane, jetzt Ustosporen genannt, entsprechen nicht den Teleutosporen der *Uredinales*; ihre Keimhyphen tragen keine meiotisch gebildeten Basidiosporen, sondern somatisch entstandene Spordien.
- Die Septen sind im elektronenmikroskopischen Bild lamellär geschichtet; Poren mit dem Doliporus-Parthesom-Komplex fehlen ihnen.
- Elektronenoptische Studien an *Leucosporidium* und *Rhodosporidium*, die nur einfache Poren aufweisen, lassen nach J o h n s o n - R e i d & M o o r e (1972) die Interpretation zu, daß Ustosporen als verkapselte Proasci anzusehen sind.

Damit sind diese Pilze, nach Meinung von M o o r e, weder bei Ascomyceten, noch bei Basidiomyceten sinnvoll einzuordnen.

Er schlägt deshalb vor, sie in das neue Taxon gleicher Ranghöhe, die *Ustomycota*, zu stellen.

V o n A r x (1967) stellt die *Ustilaginales* zusammen mit den *Endomycetales*, *Sporobolomycetales*, *Torulopsidales*, *Taphrinales* und *Exobasidiales* in die Klasse der *Endomycetes*. Er ordnet darin neben allen Hefen und hefeartigen Pilzen, auch Parasiten ein, die keine Fruchtkörper bilden und in Reinkultur hefeförmig wachsen.

Die dargestellten Klassifizierungsmodelle lassen die Vielfalt der Interpretationsmöglichkeiten verschiedener Merkmale der *Ustilaginales* erkennen. In der vorliegenden Arbeit

*) Teil einer Dissertation (Deml 1977)

wurden zwei feinstrukturelle Merkmale, der Aufbau der Zellwand und die Ausdifferenzierung der Hyphenquerwände untersucht.

Elektronenmikroskopische Studien an höheren Pilzen haben gezeigt, daß ihr Zellwand-Feinbau in charakteristischer Weise differiert. Während die typische Ascomycetenwand zweischichtig, mit einer schmalen äußeren und einer breiten, im elektronenoptischen Bild hellen Zone ausgestattet ist, ist sie bei den Basidiomyceten lamellär. Nach vergleichenden Untersuchungen kommt diesem Merkmal möglicherweise große Bedeutung für systematische Aussagen zu (K r e g e r - v a n R i j & V e e n h u i s 1971). Der zweite ultrastrukturelle Unterschied typischer Vertreter beider Pilzklassen liegt in der Ausdifferenzierung der Poren in den Hyphenquerwänden. Die Ascomyceten besitzen einen einfachen Zentralporus, die Basidiomyceten dagegen einen Doliporus-Parenthesom-Komplex. Trotz gewisser Einschränkungen (B r a c k e r 1967; K r e g e r - v a n R i j & V e e n h u i s 1969) hat dieses Kriterium Bedeutung für die Klassifizierung (T h i e l k e 1972).

Material und Methode

Die ausgewählten Objekte stammen mit Ausnahme von *Urocystis colchici* (Schlecht.) Rabenh. GD 473 von drei bis zehn Tage alten Agrarkulturen. *Urocystis colchici* wurde frisch, zusammen mit dem Wirt *Colchicum autumnale* L., eingebettet.

Für die Untersuchung wurden vom Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, Netherlands (CBS), folgende Kulturen bezogen: *Doassansia hygrophila* Thirum. (CBS 346.65) – *Entyloma arnosericidis* Syd. (CBS 203.36) – *Entyloma nymphaeae* (Cunn.) Setch. (CBS 172.38) – *Entyloma thirumalacharii* Pavgi & Sing (CBS 425.69) – *Farysia olivacea* (DC.) Syd. (CBS 112.23) – *Sorosporium saponariae* Rudolphi (CBS 120.18) – *Sphacelotheca andropogonis* (Opiz) Bubak (CBS 192.26) – *Sphacelotheca sorghi* (Link) Clinton (CBS 274.30) – *Tilletia caries* (DC.) Tul. (CBS 375.36) – *Tilletia foetida* (Wallr.) Liro (CBS 324.32) – *Tilletia horrida* Takahashi (CBS 277.28) – *Urocystis occulta* (Wallr.) Rabenh. (CBS 102.71).

Die Stämme *Schizonella melanogramma* (DC.) Schroeter (GD 310) und *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. (GD 253,258) sind Eigenkultivierungen.

Die Objekte wurden in 3 %igem Glutaraldehyd in Phosphatpuffer nach S ö r e n s e n (R u t h m a n n 1966) bei pH 7,2 zwei Stunden bei 4 °C vorfixiert. Nach dem mehrmaligen Waschen mit aqua bidest (A) bzw. Puffer (B) folgte die Fixierung nach einer der beiden folgenden Methoden:

A: mit 1,5 %iger wässriger Kaliumpermanganatlösung 1–2 Stunden bei Raumtemperatur oder

B: mit 1 %iger phosphatgepufferter Osmiumtetroxidlösung 2 Stunden bei 4 °C.

Anschließend wurde sechs Mal mit aqua bidest, ausgewaschen, über eine sechsstufige Alkoholreihe entwässert und nach der Methode von S p u r r (1969) in ERL eingebettet.

Die Schnitte wurden mit Glas- oder Diamantmesser an einem Reichert Ultramikrotom (OmU 3) angefertigt und mit unbefilmten Kupfernnetzchen aufgenommen.

Osmiumtetroxid-fixierte Schnitte wurden mit 25 %igem Uranylacetat in Methanol und anschließend mit Bleicitrat (R e y n o l d s 1963) nachkontrastiert. Die Kaliumpermanganat-fixierten Präparate wurden nur mit Bleicitrat behandelt.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen stand ein Zeiss EM 9 S-2 zur Verfügung.

Herrn Professor Dr. Franz Oberwinkler, Lehrbereich Spezielle Botanik der Universität

Tübingen, gilt mein aufrichtiger Dank für die großzügige Unterstützung und viele wertvolle Ratschläge und Gespräche. Außerdem danke ich meiner Frau, Eva Deml, für die Anfertigung der Ultradünnschnitte.

Ergebnisse

Zur Darstellung der Zellwände und Septen hat sich die kombinierte Fixierung mit Glutaraldehyd und Kaliumpermanganat als sehr brauchbar erwiesen. Sie wurde meist der Glutaraldehyd-Osmiumtetroxid-Fixierung vorgezogen. Die Art der Fixierung ist jeweils in den Legenden angegeben.

Die Zellwände der Brandpilze sind geschichtet. Nicht bei allen Pilzen ist die Strukturierung gleich deutlich, doch kann ein übereinstimmender Bauplan erkannt werden. Die Abfolge von hellen und dunkel-grauen Zonen wird am deutlichsten bei der Zellwand von *Urocystis colchici* (Abb. 8). Graduelle Unterschiede bis zum granulären Erscheinungsbild bei *Schizonella melanogramma* (Abb. 3) sind bemerkenswert. Dabei ist zu berücksichtigen, daß dieser Pilz mit Osmiumtetroxid, die anderen Objekte aber mit Kaliumpermanganat fixiert wurden. Die Dicke und die Zahl der Schichten ist bei den verschiedenen Organismen z. B. *Ustilago nuda* (Abb. 5) und *Urocystis colchici* (Abb. 8) nicht gleich. Möglicherweise spielt dabei die Herkunft – Pilz auf künstlichem Medium (*Ustilago nuda*) oder im Wirtsgewebe (*Urocystis colchici*) – eine Rolle. Gegenüberliegende Zellwandabschnitte in ein und demselben Objekt müssen, wie Abb. 1 für *Sphacelotheca andropogonis* zeigt, nicht identisch strukturiert erscheinen. Vermutlich handelt es sich dabei aber um artefizielle Unterschiede.

Die Zellwand von „*Tilletia horrida*“ (Abb. 9) ist nicht in der bisher beschriebenen Form ausgebildet und unterscheidet sich deutlich von den übrigen untersuchten Brandpilzen. Eine Schichtung ist nicht zu erkennen; neben einer schmalen, äußeren Zone besteht sie nur noch aus einem breiten, hellen Bereich.

In fast allen Bildern sind Teile des endoplasmatischen Retikulums in der Nähe der Zellwand zu finden. Neben Mitochondrien und Plasmalemma läßt sich bei manchen Pilzen eine beginnende Vakuolisierung feststellen.

Die Hyphenquerwände von Ustilaginaceen und Tilletiaceen sind in den folgenden Tafeln (Tafel III: Ustilaginaceen, Tafeln IV und V: Tilletiaceen) zusammengefaßt. Da Schnittfolgen mikroskopiert wurden, ließen sich mediane Schnitte auffinden; nur sie sind hier dargestellt.

Die Struktur der Zellwand bleibt bei allen Pilzen mehr oder weniger deutlich auch in den Septen erhalten. Eine helle Mittelschicht ist in den Querwänden immer zu erkennen. Die vollausgebildeten Septen der *Ustilaginaceae* stimmen in ihrem Aufbau mit denen der von Moore (1972) beschriebenen Arten dieser Familie überein. Poren lassen sich im Bereich der Hyphenquerwände nicht nachweisen. Die meisten Ustilaginaceen besitzen Septen wie bei *Sphacelotheca sorghi* (Abb. 10). Häufig sind in der Nähe der Querwand Teile des Endoplasmatischen Retikulums zu entdecken. Die dunkle Zone am Übergang vom Septum zum Cytoplasma ist als Plasmalemma anzusprechen, obwohl ihr Aufbau als Doppelmembran durch die angewandte Fixierung nicht mehr zu erkennen ist. Vereinzelt treten in der Mitte der Querwand mehr oder weniger deutliche Aufwölbungen hervor. Dies belegen die Abbildungen 11–13 für *Sphacelotheca andropogonis*, *Schizonella melanogramma* und *Ustilago nuda*. Ursache ist vermutlich der unregelmäßige Verlauf der hellen Mittelzone. Diese Schicht bildet Schlaufen aus, deren

Inhalt granulär erscheint. Darüber hinweg zieht sich auf beiden Seiten ohne erkennbare Veränderung die bereits erwähnte Schicht von zellwandähnlichem Aufbau. Nur bei *Sorosporium saponariae* (Abb. 14) ist die helle Mittelzone regelmäßig durchbrochen. An dieser Stelle ist sie beidseitig ausgebuchtet, und die gesamte Umgebung zeichnet sich durch ihre elektronenoptische Dichte aus. Herkunft und Struktur dieser Differenzierungen konnten nicht geklärt werden.

Die *Tilletiaceae* unterscheiden sich in der Septenstruktur von den *Ustilaginaeae*. Wie die Abbildungen 15 für *Tilletia caries* und 16 für *Entyloma nymphaeae* zeigen, wird von diesen Objekten der Doliporus-Parentesom-Komplex als Verbindung benachbarter Zellen gebildet.

Der Inhalt des Porenwulstes ist bei *Tilletia caries* wie das Wandmaterial kontrastiert. Der Durchgang scheint mit drei Membranen (Pfeile, Abb. 15), die seitlich inseriert sind, verschlossen zu sein. Das Parentesom wölbt sich mehr oder weniger symmetrisch auf beiden Seiten über den Porus. Die Kappen sind mit wenigen, aber dafür großen Öffnungen perforiert. Der Doliporus von *Entyloma nymphaeae* weicht in seiner Ausdifferenzierung etwas von dieser Form ab. Das Septum verdichtet sich am Porus und wird dort nur unwesentlich verbreitert. Der Porenkanal wird von den leer erscheinenden Wülsten begrenzt. Im Gegensatz zu *Tilletia caries* scheint er mit einem Pfropfen verschlossen zu sein. Das Parentesom ist nahezu symmetrisch und regelmäßig durchlöchert.

Auch *Tilletia foetida*, *Entyloma arnosericum* und *E. thirumalacharii* besitzen Doliporen. Diese entsprechen in ihrer Ausbildung eher der für *Tilletia caries* beschriebenen Form, da die Aufwölbungen am Porenkanal nicht leer erscheinen und das Parentesom ebenfalls großlumig durchbrochen ist. In den Querwänden der untersuchten Arten aus der Gattung *Urocystis* waren keine Septenporen zu finden, obwohl auch hier kleine, aber deutliche Anschwellungen zu erkennen waren.

„*Tilletia horrida*“ (Abb. 17) besitzt einen Zentralporus, weicht also auch in der Ausdifferenzierung der Septen von den anderen, in dieser Arbeit untersuchten Organismen ab.

Diskussion

Die submikroskopische Gestalt der Septenporen höherer Pilze ist ein Merkmal von taxonomischer Bedeutung, das bereits für systematische Überlegungen verwendet wird. Benachbarte Hyphenzellen können durch Öffnungen in den Querwänden miteinander in Verbindung stehen. Während die *Ascomycetes* eine irisblendenartige Einschnürung besitzen, bilden die *Basidiomycetes* einen Doliporus-Parentesom-Komplex (Moore & McAlear 1962; Moore & Marchant 1972; Thielke 1972). Durch diese Aussage werden die Verhältnisse etwas vereinfacht dargestellt. Kregger-van Rij & Veenhuis (1969) haben bei *Endomycopsis platypodis* und *E. monospora* zumindest Randanschwellungen des Zentralporus festgestellt und Bracker (1967) erwähnt bei *Uredinales* (*Puccinia graminis* und *P. recondita*) einfache Poren. Trotz dieser Einschränkungen ist die Ausdifferenzierung von Doliporen heute als Kriterium für systematische Überlegungen relevant.

Die feinstrukturelle Untersuchung an Arten der *Ustilaginales* zeigt, dass Doliporen in der Familie der *Tilletiaceae* wenigstens in Arten der Gattungen *Tilletia* und *Entyloma* vorhanden sein können. Wenn auch die nachgewiesenen Septenporen eindeutig den

Doliporus-Paranthesom-Komplex besitzen, zeigt der Vergleich einzelner Poren immer gewisse Unterschiede. Bracker & Butler (1963) geben an, daß bei toten Zellen die Aufwölbungen des Porenrandes fehlt. Es ist sicher, daß diese Verdickungen nicht aus festem Zellwandmaterial bestehen (Thielke 1972). Dies läßt sich mit der Vorstellung vereinbaren, daß der Doliporus-Paranthesom-Komplex an der Regulation des Stoffaustausches benachbarter Zellen beteiligt ist. Müssen Kerne wandern, so können Doliporen weitgehend verändert werden (Bracker 1967). Giesy & Day (1965) fanden bei *Coprinus lagopus* und Jersild et al. (1967) bei *Schizophyllum commune*, daß neben Doliporen häufig auch einfache Poren zu beobachten sind. Ihr Auftreten wird als Abbauprodukt von Doliporen, also als sekundär entstanden interpretiert.

Die bei *Tilletia caries* und *Entyloma nymphaeae* nachgewiesenen Doliporen können nach diesen Vorstellungen interpretiert werden. Die leer erscheinenden Wülste am Porensaum von *Entyloma nymphaeae* lassen sich damit als der Raum ansehen, der während eines vorangegangenen Funktionszustandes die Auswölbungen enthielt. Die dunkle Linie, die den ehemaligen Umriß der Wülste anzeigt, könnte somit als noch nicht zurückgebildetes Plasmalemma interpretiert werden. Der in Tafel IV Abb. 16 dargestellte Doliporus von *Entyloma nymphaeae* befände sich demnach in einem Rückbildungsstadium. Die Aufwölbungen des Porensaumes von *Tilletia caries* würden dann anzeigen, daß es sich um einen voll funktionsfähigen Porenkomplex handelt.

Die untersuchten Strukturen im Porenkanal sind möglicherweise vom Funktionszustand des Doliporus abhängig. Da die Schließhäute nach Thielke (1972) sehr fixierungs-labil sind, könnte auch ein artefizieller Unterschied vorliegen.

Von den Porenkappen ist nicht bekannt, ob es sich um permanente oder nur zeitweise vorhandene Strukturen handelt. Die unterschiedliche Ausdifferenzierung bei den gezeigten Objekten, würde unter Berücksichtigung der nachgewiesenen Ausprägungen bei *Tilletia foetida*, *Entyloma arnosericidis* und *E. thirumalacharii* darauf hinweisen, daß es sich um labile Strukturen handelt. Ihre Erscheinungsform wäre also in gewissen Grenzen vom Gesamtzustand des Porensystems abhängig, was die Bezeichnung Doliporus-Paranthesom-Komplex treffend zum Ausdruck bringt.

Keines der untersuchten Objekte aus der Familie der *Ustilaginaceae* zeigt eine Öffnung im Bereich der Hyphenquerwände. Es kann davon ausgegangen werden, daß es sich auch hier um mediane Längsschnitte handelt, da meist mehrere aufeinanderfolgende Schnitte mikroskopiert wurden. Die gleichen Verhältnisse fand auch Moore (1972).

Um die unterschiedlichen Formen der Doliporen von Tilletiaceen interpretieren zu können, scheint es notwendig, nicht nur Kulturobjekte vergleichend zu bearbeiten, sondern auch die Septendifferenzierung von Brandpilzen in ihrer natürlichen Umgebung, also im Wirtsgewebe, zu studieren. Vielleicht lassen sich dann unter Berücksichtigung, der zum Teil unterschiedlichen Entwicklungsgänge von Tilletiaceen und Ustilaginaceen, auch Rückschlüsse auf das Fehlen von Poren bei Ustilaginaceen ziehen. Geeignet wäre auch die Untersuchung eines Pilzes, der seine gesamte Ontogenie auf künstlichem Medium durchläuft.

Aus feinstrukturellen Untersuchungen der Struktur von Pilzzellen ist zu erkennen, daß die Zellwand der *Ascomycetes* und *Basidiomycetes* ebenfalls unterschiedlich ausgebildet ist. Während die Ascomycetenwand deutlich zweischichtig, mit einem schmalen, im elektronenoptischen Bild dunklen äußeren Bereich und einer breiten hellen Zone aufgebaut ist, weist sie bei den Basidiomyceten lamellären Charakter auf. Nach

vergleichenden Untersuchungen von Basidiomyceten und Hefen, die dieser Pilzklasse zuzuordnen sind, konnte festgestellt werden, daß ihr Zellwandbau gleich ist. Daraus leiten K r e g e r - v a n R i j & V e e n h u i s (1971) ab, daß die Feinstruktur der Zellwand als taxonomisches Merkmal verwertbar ist. Sie ordnen diesem Kriterium eine größere Bedeutung zu, als dem Doliporus, da bisher keine Untersuchungen bekannt sind, die diese Aussage widerlegen.

Diese Behauptung kann durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden, da bei allen Brandpilzen der geschichtete Bauplan der Basidiomycetenwand auftritt. Die Herkunft der Zellen – künstliches Medium oder Hyphen im natürlichen Wirtsgewebe – übt keinen Einfluß auf die feinstrukturelle Schichtung aus. Die festzustellenden Differenzen dürften teils durch das unterschiedliche Alter der Zellen, teils durch Auswirkungen der Fixantien bedingt sein.

Der Stamm CBS 277.28 *Tilletia horrida* nimmt in seinem Zellwandbau und seinem Septenporus ganz deutlich eine isolierte Stellung ein. In beiden Merkmalen entspricht er typischen Ascomyceten. M o o r e (1972) bearbeitete ebenfalls diesen Stamm und kommt zu dem Schluß, daß es sich nicht um einen Brandpilz handeln kann. Nach D u r a n & F i s c h e r (1961) ist *Tilletia horrida* synonym mit *Tilletia barclayana* (Bref.) Sacc. M o o r e bezeichnet den Stamm als Ascomyceten, der in Kultur *Tilletia barclayana* nachahmt („mimicking“). Auch wir sind der Ansicht, daß es sich um keinen Brandpilz handelt.

Die Einführung der Pilzklasse *Ustomycota* wird von M o o r e (1972) unter anderem mit dem Fehlen von Doliporen bei Brandpilzen begründet. Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung. *Tilletia caries*, *Tilletia foetida*, *Entyloma arnoseridis*, *E. nymphaeae* und *E. thirumalacharii* zeigen in medianen Längsschnitten der Hyphenquerwände eindeutig Doliporen. Eine genaue Analyse, der von M o o r e publizierten Aufnahmen von *Tilletia barclayana*, *T. caries* und *T. foetida*, läßt auch bei diesen Objekten Doliporen erahnen. Neben einem ungenügenden Kontrast ist vermutlich die nicht mediane Lage der Schnitte Ursache für die undeutlichen Doliporen.

Die Zellwände der untersuchten Brandpilze sind lamellär strukturiert, stimmen also in ihrem Bauplan mit den typischen Basidiomyceten überein. Zellwandschichtung und Doliporen sind nach bisherigen Untersuchungen Kriterien von taxonomischer Bedeutung. Da die *Ustilaginales* in beiden Merkmalen mit den Basidiomyceten übereinstimmen, erscheint die Einführung der Klasse *Ustomycota* (M o o r e 1972) nicht notwendig.

Zusammenfassung

Zwei feinstrukturelle Kriterien von taxonomischer Relevanz, die Zellwandschichtung und die Septendifferenzierung, wurden bei 14 Stämmen der *Ustilaginales* untersucht.

Die Zellwände dieser Stämme besitzen einen geschichteten Aufbau.

Während bei den bearbeiteten Arten der *Ustilaginaceae* keine Septenporen zu finden waren, zeigen mediane Hyphenlängsschnitte bei *Tilletia caries*, *T. foetida*, *Entyloma arnoseridis*, *E. nymphaeae* und *E. thirumalacharii* aus der Familie *Tilletiaceae* deutlich den Doliporus-Parenthesom-Komplex.

Die Bedeutung dieser Merkmale für taxonomische Aussagen wird diskutiert.

Summary

Two ultrastructural criteria of taxonomic significance, the structure of the cell wall and the type of the septum, were studied in 14 strains of the smut fungi (*Ustilaginales*).

The cell wall showed laminated structure.

In the examined species of the *Ustilaginaceae* no pori could be detected in the septae. Median ultra thin longitudinal sections of the cross walls in *Tilletia caries*, *T. foetida*, *Entyloma arnosseridis*, *E. nymphaeae* and *E. thirumalacharii* (*Tilletiaceae*) clearly showed the doliporus-parenthesom-complex.

The taxonomic importance of these criteria is discussed.

Literatur

- ARX, J. A. von (1967) – Pilzkunde. Cramer, Lehre.
- BRACKER, C. E. (1964) – Ultrastructure of fungi. Annu. Rev. Phytopathol. 5: 343–374.
- BRACKER, C. E. & E. E. BUTLER (1963) – Function of the septal pore apparatus in *Rhizoctonia solani* during protoplasmic streaming. J. Cell Biol. 21: 152–157.
- DEML, G. (1977) – Feinstrukturelle und chemische Merkmalsanalysen an *Ustilaginales*-Arten. Dissertation, Universität Tübingen.
- DURAN, R. & G. W. FISCHER (1961) – The Genus *Tilletia*. Washington State Univ. Bull. pp. 35–37.
- GÄUMANN, E. (1964) – Die Pilze. Birkhäuser, Basel und Stuttgart.
- GIESY, R. M. & P. R. DAY (1965) – The septal pores of *Coprinus lagopus* in relation to nuclear migration. Am. J. Microbiol. 28: 287–293.
- JERSILD, R., S. MISHKIN & D. J. NIEDERPRUEM (1967) – Origin and ultrastructure of Complex Septa in *Schizophyllum commune* development. Arch. Mikrobiol. 57: 20–32.
- JOHNSON-REID, J. A. & R. T. MOORE (1972) – Ultrastructure of *Rhodospodium toruloides* Banno. Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol. 38: 417–435.
- KREGER-VAN RIJ, N. J. W. & M. VEENHUIS (1969) – Septal pores in *Endomycolopsis platypodis* and *E. monospora*. J. Gen. Microbiol. 57: 91–96.
- KREGER-VAN RIJ, N. J. W. & M. VEENHUIS (1971) – A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. J. Gen. Microbiol. 68: 87–95.
- MOORE, R. T. (1972) – Ustomycota, a new division of higher fungi. Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol. 68: 567–584.
- MOORE, R. T. & R. MARCHANT (1972) – Ultrastructural characterisation of the basidiomyceten septum of *Polyporus biennis*. Can. J. Bot. 50: 2463–2469.
- MOORE, R. T. & J. H. McALEAR (1962) – Fine structure of mycota: 7. Observation on septa of *Ascomycetes* and *Basidiomycetes*. Am. J. Bot. 49: 86–94.
- REYNOLDS, E. S. (1963) – The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17: 208–212.
- RUTHMANN, A. (1966) – Methoden der Zellforschung. Kosmos, Stuttgart

SPURR, A. R. (1969) – A low-viscosity epoxid embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31–43.

THIELKE, CH. (1972) – Die Dolipore der Basidiomyceten. *Arch. Mikrobiol.* 82: 31–37.

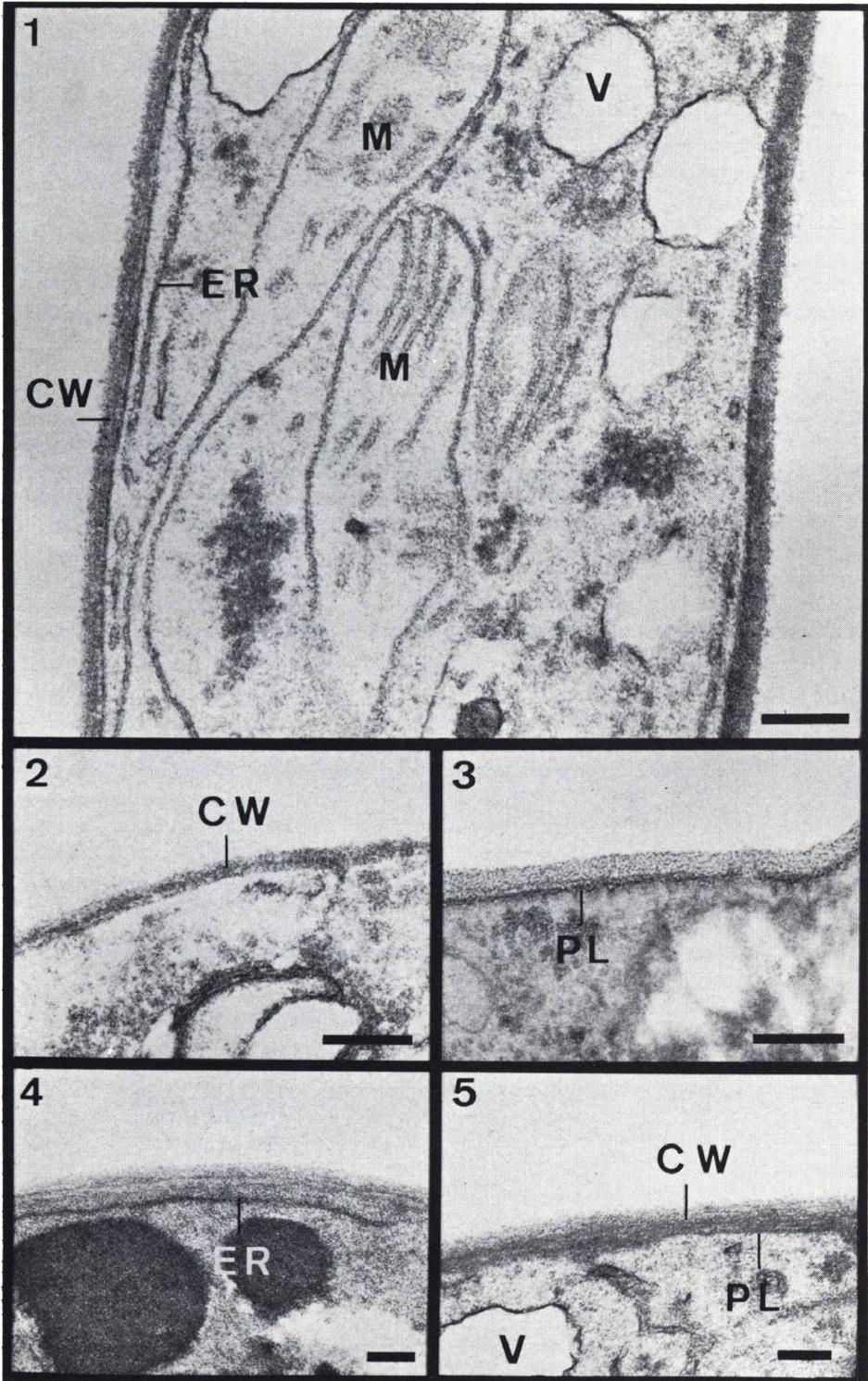
Erklärung der Tafeln

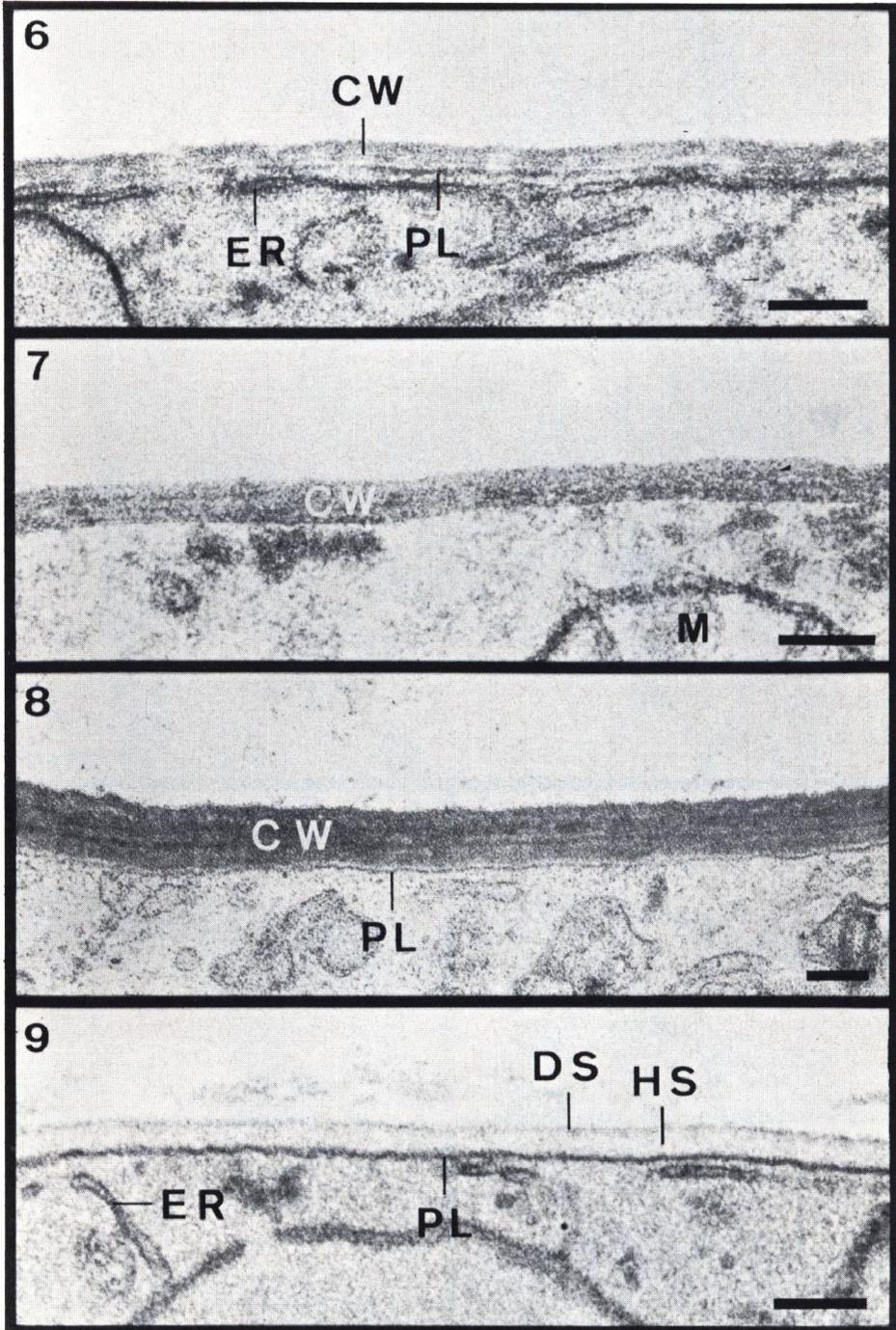
Abkürzungen: CW = Zellwand; DS = dunkle äußere Schicht der Ascomycetenwand; ER = endoplasmatisches Retikulum; HS = helle Innenzone der Ascomycetenwand; M = Mitochondrium; MS = Mittelschicht des Septums; P = Parenthesom; PF = Pfropfen im Porenkanal; PL = Plasmalemma; PM = Membranen im Porenkanal; PP = Parenthesomporen; S = Schlaufe der Septenmittelschicht; SW = Septenwulst; UMS = unterbrochene Mittelschicht; V = Vakuole; ZP = Zentralporus.

Maßstab bei allen Bildern = 0,2 μm

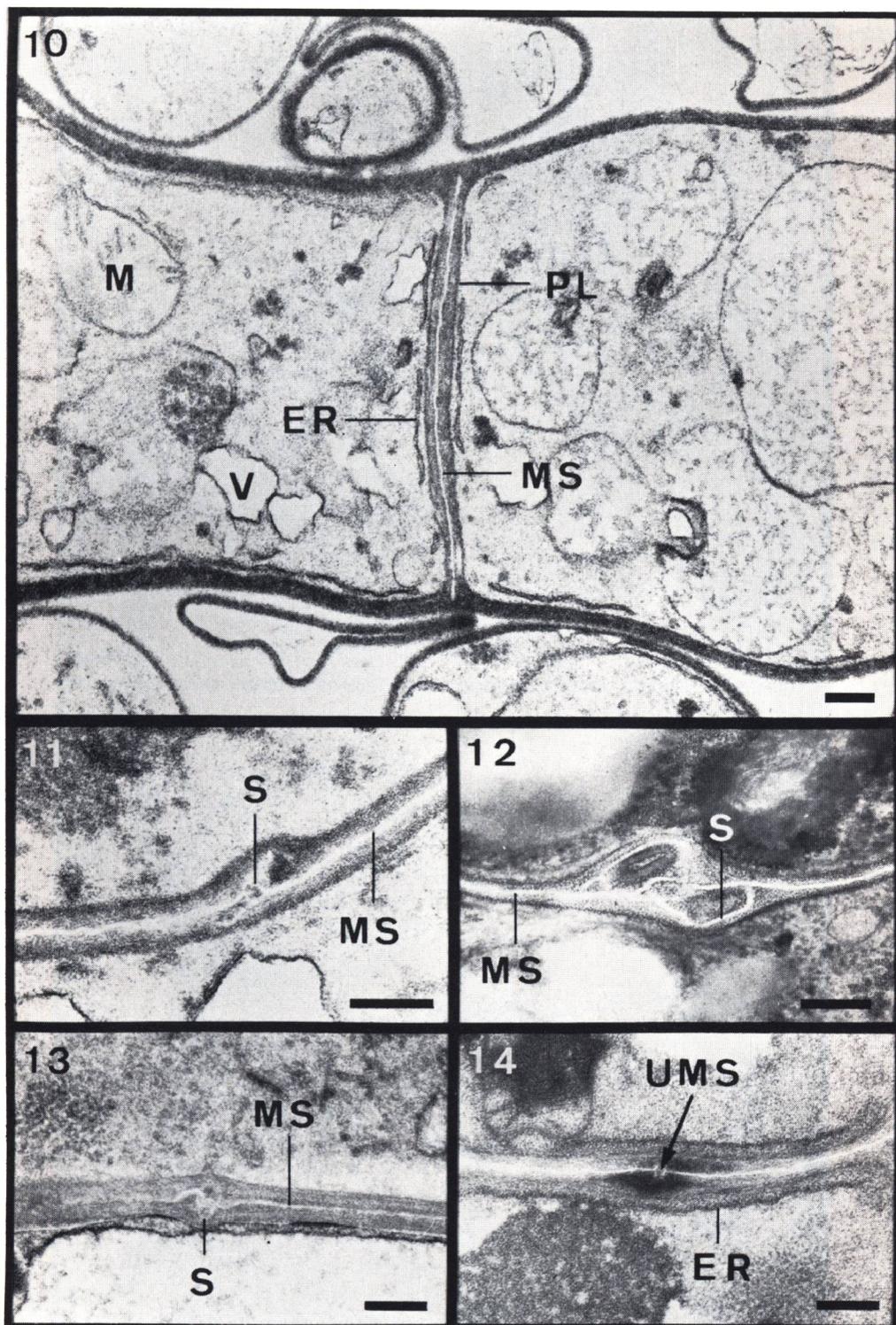
Tafel I: Zellwand von Ustilaginaceen

1. *Sphacelotheca andropogonis* (GA/KMnO₄). – 2. *Farysia olivacea* (GA/KMnO₄). – 3. *Schizonella melanogramma* (GA)OsO₄. – 4. *Sorosporium saponariae* (GA/KMnO₄). – 5. *Ustilago nuda* (GA/KMnO₄). ▶



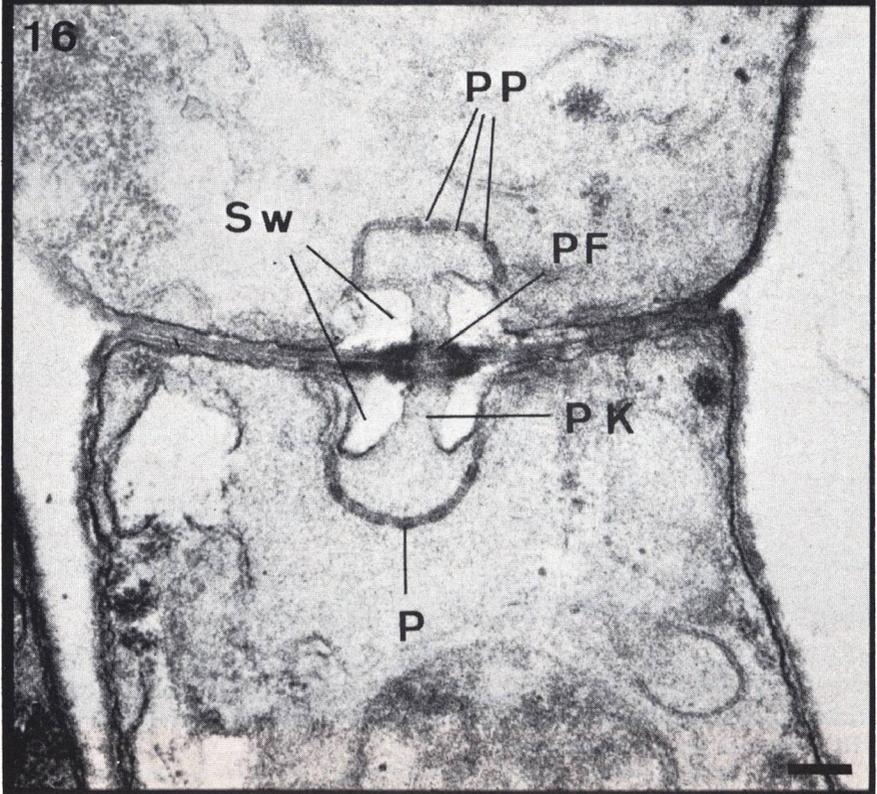
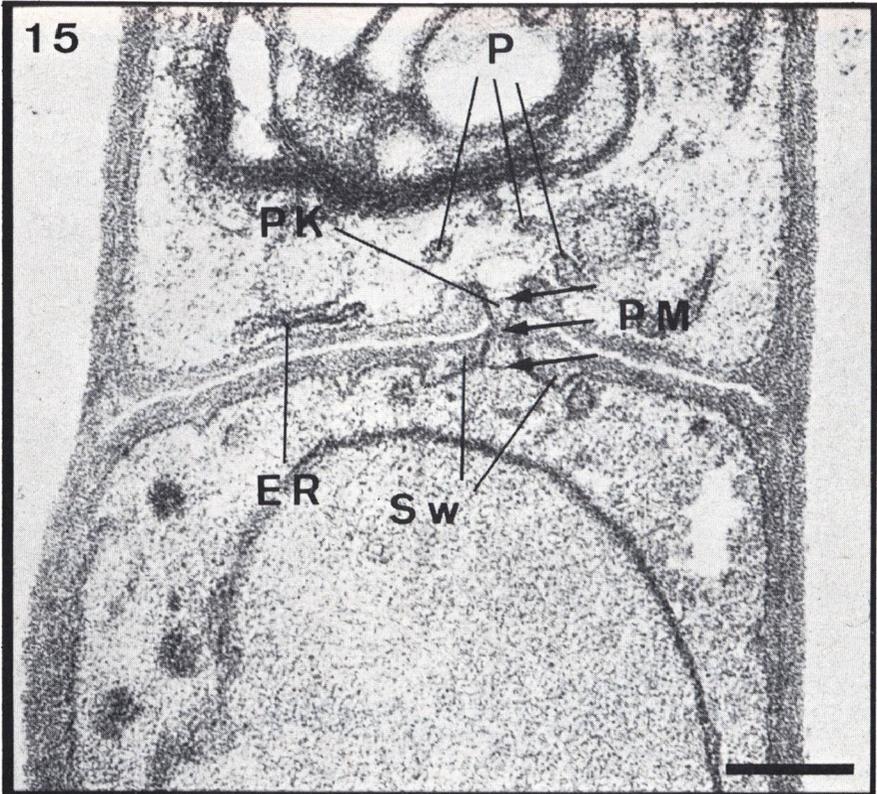


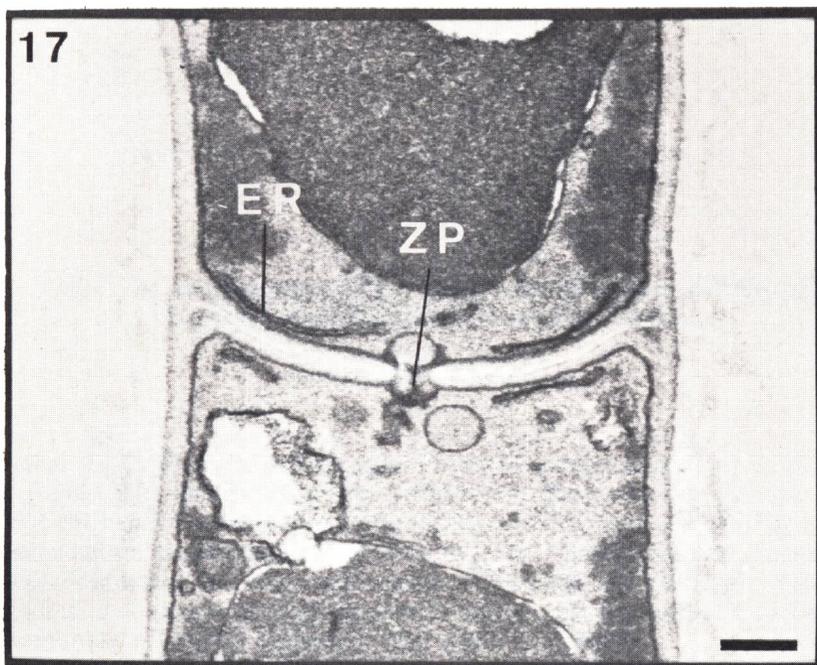
Tafel II: Zellwand von Tilletiaceen
 6. *Doassansia hygrophila* (GA/KMnO₄). – 7. *Entyloma arnoseridis* (GA/KMnO₄). – 8. *Urocystis colchici* (GA/KMnO₄). – 9. *Tilletia horrida* (GA/KMnO₄).



Tafel III: Septen von Ustilaginaceen

10. *Sphacelotheca sorghi* (GA/KMnO₄). – 11. *S. andropogonis* (GA/KMnO₄). – 12. *Schizonella melanogramma* (GA/OsO₄). – 13. *Ustilago nuda* (GA/KMnO₄). – 14. *Sorosporium saponariae* (GA/KMnO₄).





Tafel V: Septum von *Tilletia horrida*
 17. *Tilletia horrida* (GA/KMnO₄).

◀ Tafel IV: Septen von Tilletiaceen
 15. *Tilletia caries* (GA/KMnO₄). – 16. *Entyloma nymphaeae* (GA/KMnO₄).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Pilzkunde](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [43_1977](#)

Autor(en)/Author(s): Deml Günther

Artikel/Article: [Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an Ustilaginales-Arten 291-303](#)