

Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil IV: *Dacryomyces*-Typ, *Tremella*-Typ*

H. PRILLINGER¹, G. LAASER², CH. DÖRFLER² & K. ZIEGLER³

¹ Raiffeisen Bioforschung, Reitherstr. 21–23, A-3430 Tulln, N.Ö.**

² Lehrstuhl für Botanik II, Universität Regensburg

³ Lehrstuhl für Zellbiologie und Pflanzenphysiologie, Universität Regensburg, Universitätsstraße 31, D-8400 Regensburg.

PRILLINGER, H., G. LAASER, CH. DÖRFLER & K. ZIEGLER (1991). Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil IV: *Dacryomyces*-Typ, *Tremella*-Typ. – *Sydowia* 43: 170–218.

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 pattern (neutral sugars) of purified cell walls, urease activity, diazonium blue B reaction, production of extracellular amyloid compounds (EAS), fermentation of carbohydrates, and ubiquinone data. A clustering of strains leading to the *Protomyces*-, the *Microbotryum*-, the *Ustilago*-, the *Dacryomyces*-, and the *Tremella*-type became apparent, particularly from the qualitative and quantitative cell wall carbohydrate pattern. The different yeast types correlate well with 5S rRNA clusters known from the literature. Five strains clustering within the *Dacryomyces*-type comprise the species *Dacryomyces stillatus*, *D. variisporus*, *Calocera cornea*, *Trichosporon dulcitum*, and *Sebacina penetrans*. Twenty-six strains were assigned to the *Tremella*-type including the genus *Mrakia*, the Filobasidiaceae (*Cystofilobasidium*, *Filobasidium*), Tremellaceae (*Tremella*, *Trimorphomyces*), Carcinomycetaceae (*Christiansenia*, *Carcinomyces*), the anamorph basidiomycetous yeasts *Phaffia*, *Cryptococcus* and the imperfect ballistosporic genus *Bullera*. The *Dacryomyces*- and *Tremella*-type are well differentiated from the *Protomyces*-, *Microbotryum*- and *Ustilago*-type by the presence of xylose in the cell wall of yeasts or yeast states. Although the *Dacryomyces*- and *Tremella*-type appeared to be closely related on the basis of the similar cell wall carbohydrate pattern and 5S rRNA ribosomal sequences, both types are distinct according to the production of extracellular amyloid compounds. Their presence is characteristic for all members of the *Tremella*-type. Although morphology of meiosporangia reflects a high degree of variation within genera of the *Tremella*-type (e.g. *Sterigmatosporidium*, *Cystofilobasidium*, *Tremella*, *Christiansenia*, *Carcinomyces*), a close phylogenetic relationship, using characters of molecular systematics, becomes obvious from a comparative investigation of the unicellular, coecal growth form (yeast) of these organisms. Two phylogenetically distinct types of holobasidia became evident. A simple holobasidium characteristic for the Filobasidiaceae can be deduced from „siphonal“ germination states of chlamydo-spores (e.g. *Mrakia*, *Cystofilobasidium*), on the other hand a complex holo-

* Herrn Prof. Dr. F. OBERWINKLER zum 50. Geburtstag gewidmet.

** Gegenwärtige Adresse: T.U. Berlin; FB 13, Fachgebiet Mikrobiologie und Genetik, Gustav-Meyer-Allee 25, D-1000 Berlin 65.

basidium has evolved from the longitudinally septate *Tremella*-basidium via a partially septate holobasidium like *Syzygospora* to the complex holobasidia of *Christiansenia*, *Carcinomyces*, and the bulk of Homobasidiomycetes. The close relationship of *Sebacina penetrans* and the Dacrymycetales indicated by the yeasts states investigated and the lack of representatives with a partially compartmented basidial apex within the Dacrymycetales further suggest that the basidia of the Dacrymycetales may also be simple holobasidia.

Keywords: *Bullera*, *Calocera*, *Carcinomyces*, *Christiansenia*, *Collybia*, *Cryptococcus*, *Cystofilobasidium*, *Dacrymyces*, *Exidia*, *Filobasidium*, *Mrakia*, *Phaffia*, *Sebacina*, *Tremella*, *Trichosporon*, cell wall carbohydrates, ubiquinone system, meiosporangium evolution, simple and complex holobasidia.

Mit dem *Protomyces*-Typ (PRILLINGER & al., 1990a), dem *Microbotryum*-Typ (PRILLINGER & al., 1991) und dem *Ustilago*-Typ (PRILLINGER & al., 1990b) wurden bisher nahezu ausschließlich Basidiomyceten, oder den Basidiomyceten nahestehende Organismen, mit einfachen Septenporen ohne Anschwellung und Porenkappe (Parenthesome) vorgestellt (KHAN & KIMBROUGH, 1982; OBERWINKLER, 1985). Nur innerhalb des *Ustilago*-Typs gibt es bei den Tilletiales und verschiedenen anamorphen Basidiomyceten-Hefen mehrere Hinweise auf die Existenz von einfachen Doliporen (*Tilletia caries*, *Entorrhiza casparyana*, *Entyloma nymphaeae*: DEML & OBERWINKLER, 1981; OBERWINKLER, 1985; NAGLER, 1987; *Trichosporonoides*: HASKINS, 1975; *Moniliella*: MARTINEZ, 1979).

Über das qualitative und quantitative Neutralzuckerspektrum ihrer Hefezellwände – mit einem Vorherrschen von Glukose gegenüber Mannose und der Gegenwart von Rhamnose als Differenzierungszucker – sowie einem negativen DBB-Test und der Gegenwart von extrazellulären amyloiden Substanzen lassen sich die Organismen des *Protomyces*-Typs sehr gut von den Vertretern des *Microbotryum*- und *Ustilago*-Typs abgrenzen (PRILLINGER & al., 1990a,b, 1991). Allen Organismen der beiden letzteren Hefe-Typen fehlt die Bildung von EAS, der DBB-Test ist hingegen durchgehend positiv. Während sich vom *Protomyces*-Typ wahrscheinlich auch noch Fruchtkörper-bildende Ascomyceten wie die Ophistomatales ableiten lassen, sind alle Arten des *Microbotryum*- und *Ustilago*-Typs eindeutige Basidiomyceten (PRILLINGER & al., 1990a,b, 1991).

Mit Fucose als Differenzierungszucker und einem Vorherrschen von Mannose gegenüber Glukose unterscheiden sich die Hefe-Stadien der phragmobasidialen Brandpilze auf Dikotyledonen (*Microbotryum*-Typ) sehr deutlich von jenen des *Ustilago*-Typs. Den auf monokotylen Wirtspflanzen parasitierenden Bränden des *Ustilago*-Typs fehlt ein charakteristischer Zellwand-Differenzierungszucker. In den Zellwänden ihrer Hefestadien finden sich Glukose, Mannose und Galaktose, wobei Glukose stets als Hauptkomponente vorliegt. Xylose fehlt als Zellwandzuckerkomponente den Organismen des

Protomyces-, *Microbotryum*- und *Ustilago*-Typs (PRILLINGER & al., 1990a,b, 1991).

Für die Organismen des *Protomyces*-Typs ist das Auftreten von Endosporen charakteristisch. Eine Endosporenbildung läßt sich vereinzelt auch innerhalb des *Microbotryum*-Typs (*Sporidiobolus salmonicolor*: BANDONI, 1984; *Agaricostilbum pulcherrimum*: OBERWINKLER & BAUER, 1989) und bei mehreren Vertretern des in dieser Arbeit diskutierten *Tremella*-Typs beobachten.

In dem durch eine ähnliche Primär- und Sekundärstruktur der 5S rRNS (WALKER & DOOLITTLE, 1983; GOTTSCHALK & BLANZ, 1985) bzw. durch gemeinsame qualitative und quantitative Zellwand-Neutralzuckerspektren der kokkalen Einzellerstadien (= Hefe) definierten *Microbotryum*-Typ und *Ustilago*-Typ finden sich sowohl Gattungen von verschiedenen parasitischen Heterobasidiomyceten (z.B. *Ustilago*-Typ: Graphiiales, Ustilaginales auf Monokotyledonen, Tilletiales, Exobasidiales, *Microstroma*) als auch saprophytische Basidiomyceten-Hefen (*Tilletiopsis*, *Sterigmatomyces*).

Innerhalb beider Hefe-Typen läßt sich eine Höherentwicklung von Basidien der kokkalen Einzellerstufe (z.B. Hefebasidien: PRILLINGER & al., 1990b) über querseptierte, pseudotrichale Phragmobasidien zu einfachen, siphonalen Holobasidien zeigen (PRILLINGER & al., 1990b, 1991). Über eine Charakterisierung von Hefe-Typen wird es zudem möglich, die mehrfach konvergent abgelaufene Evolution des Basidiomyceten-Meiosporangiums experimentell zu erhärten (OBERWINKLER, 1985). Die einfachen Holobasidien vieler Heterobasidiomyceten sind den komplexen Holobasidien der Homobasidiomyceten nicht homolog (vgl. dagegen TALBOT, 1954). Für ein Studium der Höherentwicklung zur komplexen Holobasidie vieler Homobasidiomyceten erweisen sich die Vertreter des *Tremella*-Typs als besonders interessant (LUCK-ALLEN, 1963; OLIVE, 1957; ROGERS, 1971; OBERWINKLER, 1972; OBERWINKLER & BANDONI, 1982a).

Material und Methoden

Stämme

Neben Isolaten aus internationalen Stammsammlungen (ATCC, CBS, DAOM, DSM, IFO) wurden Stämme aus den folgenden Kollektionen benutzt: IFG: Institut für Gärungsgewerbe Berlin; FO: Kollektion F. OBERWINKLER; GD: Kollektion G. DEML (beide Tübingen); KW: Kollektion K. WELLS (Davis; USA); Pr: Kollektion H. PRILLINGER.

Dacrymycetales: *Calocera cornea* (BATSCH: FR.) FR. Pr 1987/38; *Dacrymyces stillatus* NEES: FR. Pr 1987/137; *D. variusporus* MC NABB Pr 1986/227. *Mrakia gelida* (FELL, STATZELL, HUNTER & PHAFF) YAMADA & KOMAGATA CBS 5272.

Filobasidiales: *Cystofilobasidium capitatum* (FELL & al.) OBERWINKLER & BANDONI FO 31572 a; *Rhodosporeidium infirmominiatum* FELL & al. CBS 323; *Cys-*

tofilobasidium sp. ex *Thelephora terrestris* Pr 1986/111a; *Filobasidium capsuligenum* (FELL & al.) RODRIGUES DE MIRANDA DSM 70253; *F. floriforme* OLIVE CBS 6240.

Tremellales: *Tremella aurantia* SCHWEINITZ: Fr. FO 31861; *T. encephala* PERS.: PERS. FO 23371, Pr 1986/216 mit *Stereum sanguinolentum* (ALB. & SCHW. ex Fr.) auf *Pinus* sp.; *T. foliacea* (PERS. ex S.F. GRAY) PERS. FO 25113, Pr 1986/219 auf *Picea abies* (L.) KARST.; *T. globospora* REID ex *Tsuga heterophylla* (keine Angaben zu Parasitismus auf Ascomycetes) KW 2427/2, KW 2427-3, KW 2427-5; *T. indecorata* SOMMERF. ex *Diatrype* cf. *stigma* auf *Sorbus aucuparia* L. Pr 1987/14; *T. mesenterica* RETZ: Fr. FO 23806, FO 25145, Pr 1986/215 auf *Corylus avellana* L., Pr 1986/226 auf *Salix* sp., Pr 1986/228 auf *Alnus* sp.; *T. mycophaga* MARTIN FO 23461, Pr 1987/13 ex *Aleurodiscus amorphus* (PERS. ex PURK.) SCHROET. auf *Abies alba* MILL.; *T. samoensis* LLOYD IFO 9319; *T. simplex* JACKS. & MARTIN FO 31782, Pr 1987/15 ex *Aleurodiscus amorphus* auf *Abies alba*; *Trimorphomyces papilionaceus* BANDONI & OBERWINKLER FO 31570.

Carcinomycetaceae: *Christiansenia pallida* HAUERSLEV ex *Phanerochaete cremera* GD 1037; *Carcinomyces mycetophilus* (Pk.) OBERWINKLER & BANDONI ex *Collybia dryophila* DAOM 180436; *Sterigmatosporidium polymorphum* KRAEPELIN & SCHULZE CBS 8089, 8090; *Sebacina penetrans* HAUERSLEV ex *Dacrymyces stillatus* FO 31844; *Trichosporon dulciturum* (BERKHOUT) WEIJMAN IFG 2201; *Phaffia rhodozyma* MILLER & al. ATTC 24202 (T); *Cryptococcus humicolus* (DASZEWSKA) GOLUBEV CBS 571 (T); *Bullera alba* (HANNA) DERX DSM 70002, *B. dendrophila* VAN DER WALT & SCOTT DSM 70745 (T).

Homobasidiomycetes: *Collybia cookei* (BRES.) J.D. ARNOLD ex faulende Agaricales Fruchtkörper Pr 1987/146; *C. tuberosa* (BULL.:FR.) KUMMER ex faulende Pflanzenreste Pr 1986/93 (Klonkultur). Die Basidiosporen wurden bei Zimmertemperatur auf einem 3% Biomalz-Medium pH 4,5 angezogen und in Schüttelkulturen mit 30 ml Chloramphenicol-Medium (0,5% Glukose, 1% Hefextrakt (Merck), 400 mg Chloramphenicol, 1000 ml dest. Wasser) überimpft. Die auf GYP-Agar oder Chloramphenicol-Agarmedium (20g Agar) ausgestrichenen Hefekulturen von *Collybia* wurden für alle weiteren Untersuchungen wie die Hefe-Stadien von Heterobasidiomyceten behandelt.

Nicht eindeutig abgeklärte Hefe-Isolate aus Heterobasidiomycetes: *Eridia truncata* Fr. Hefe-Isolat aus Fruchtkörper-Trama Pr 1984/10.

Uredinales: Hefe-Isolate aus Pyknidien; *Gymnosporangium* cf. *sabinae* (DICKS.) WINT. Pr 1985/24; *Puccinia albescens* (GREV.) PLOWR. FO 28427; *P. bupleurifalcati* (DC.) WINTER FO 29400; *Puccinia coronata* CORDA Pr 1986/18; *P. poarum* NIELSEN GD 830; *P. punctiformis* (STR.) RÖHL. (als *P. suaveolens* (PERS.) ROSTR.) FO 33446; *Coleosporium tussilaginis* (PERS.) LÉV. GD 777; *Endophyllum sempervivi* (ALB. & SCHW.) DE BARY FO 28236.

Lebendkulturen der untersuchten Organismen wurden in der Mikroorganismensammlung der RBF („Raiffeisen Bio-Forschung“) hinterlegt.

Detailliertere Substrat- und Fundangaben zu diesen Stämmen finden sich bei LAASER (1989) und DÖRFLER (1990).

Physiologische Hefe-Charakterisierung

Sie wurde nach VAN DER WALT & YARROW (1984) und LAASER (1989) durchgeführt.

Qualitatives und quantitatives Hefezellwand-Neutralzucker-spektrum

Anzucht.- Schüttelkulturen (150 Upm) in 500 ml GYP-Medium 25 C bis zu OD (578 nm) von 5-10.

Ernte.- Zentrifugation bei 1000 g, 3x waschen mit dest. H₂O (klarer Überstand).

Zellaufschluß.- French Press (Aminco, Colora; 1406 bar) nach DÖRFLER & al. (1986); Reinigung der Zellwände mit 1% Na-Desoxycholat nach SELVENDRAN (1975)

und DÖRFLER (1990). Die gereinigten Zellwände wurden lyophilisiert und anschließend in einem Mörser zu einem feinen Pulver vermahlen.

Gaschromatographie.- 2 mg Zellwandmaterial wurde mit 2N Tri-fluoressigsäure nach RING & SELVENDRAN (1978) 2 Std. bei 120 C hydrolysiert. Nach Zugabe von 90 µg myo-Inosit als internem Standard wurden die durch Hydrolyse freigesetzten Hefezellwand-Neutralzucker in Alditolacetate (JONES & ALBERSHEIM, 1972) überführt (DÖRFLER, 1990). 1-2 µl Probe wurden in einen Hewlett-Packard Gaschromatograph (5830 A mit GC Terminal 18850 A) mit Glassäule (1,8 m lang, 2 mm Durchmesser, gefüllt mit 3% SP 2340 auf 100/200 Supelcoport) eingespritzt und aufgetrennt. Bedingungen: Temperaturprogramm von 190 C bis 225 C (2 C/Min.), Injektionstemperatur: 200 C, Flammenionisationsdetektor: 260 C, Trägergas: Stickstoff (Durchflußgeschwindigkeit: 28 ml/Min.). Zur Identifikation wurde ein Standardgemisch aus D-Glukose, D-Galaktose, D-Mannose, L-Xylose, L-Arabinose, L-Fucose, L-Rhamnose und myo-Inositol (jeweils 90 µg) den gleichen Hydrolyse- und Derivatisierungs-Bedingungen unterworfen und gaschromatographisch analysiert.

Ubichinon (Coenzym-Q) Analyse

Anzucht.- 10% Bierwürzeextrakt-Medium pH 5,6-5,8, Ernte wie oben. Extraktion aus ganzen Hefezellen und Vorreinigung durch Dünnschichtchromatographie (Merck Kieselgel 60 mit Fluoreszenzindikator F 254; 0,2 mm Schichtdicke) nach YAMADA & KONDO (1973). Auftrennung: HPLC (Säule: „Reversed Phase“ Oktyl Si 100 Polyol 0,005 mm (Größe: 4,6 x 250 mm Serva Heidelberg); mobile Phase: Methanol: dest. H₂O = 98,5: 1,5; Durchflußrate: 1 ml/Min.; UV-Detektor (LKB 2151: 275 nm), Integrator: Shimadzu C-R3A (Chromatopac, Kyoto). Die Retentionszeiten wurden mit einem Standardgemisch (Q-7, Q-8, Q-9, Q-10 von Hoffman-La Roche) bestimmt (PRILLINGER & al., 1990a).

Ergebnisse

Bei 40 von 205 untersuchten Hefen von Basidiomyceten oder den Basidiomyceten nahe stehenden Organismen ließ sich in dem qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektrum gereinigter Hefezellwände neben dem Vorherrschen von Glukose ein signifikanter Prozentsatz an Xylose nachweisen. Über ein zusätzliches physiologisches Merkmal, der Bildung von extrazellulären amyloiden Substanzen war es möglich, diese Hefen zwei weiteren Hefe-Typen, dem *Dacrymyces*- und *Tremella*-Typ zuzuordnen.

1. Der *Dacrymyces*-Typ

In ihrer qualitativen Neutralzuckerzusammensetzung der Hefezellwand entsprechen einander der *Dacrymyces*- und der *Tremella*-Typ weitgehend. Glukose findet sich als Hauptzucker und Mannose und Xylose als Nebenzucker. Mit Xylose als Zellwandzuckerkomponente ist ein wichtiges Differenzierungsmerkmal gegenüber dem *Protomyces*-, dem *Microbotryum*- und dem *Ustilago*-Typ gegeben. Die Werte für Arabinose liegen bei diesem Typ häufig

Tab. 1. – Qualitative und quantitative Neutralzuckerspektren (GLC: Glucose; MAN: Mannose; GAL: Galactose; XYL: Xylose; ARA: Arabinose; FUC: Fucose; RHA: Rhamnose) von gereinigten Hefe-Zellwänden, Fermentation (FERM), Harnstoffspaltung (UREA), Diazonium-Blau B Test (DBB), Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen (EAS) und Analyse des Ubichinon-Systems (Co-Q) von Vertretern des *Dacrymyces*-Typs sowie von zwei Homobasidiomyceten-Hefen der Blätterpilze *Collybia cookei* und *C. tuberosa*. – myc.: mycoparasitisch.

Art	Stamm	Vorkommen	Zellwandzucker						FERM	UREA	DBB	EAS	Co-Q	
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC						RHA
Sebacina														
<i>S. penetrans</i>	FO 31 844	myc. <i>Dacrymyces</i>	75	12	1	8	3	1	–	–	+	+	–	10
Dacrymyces														
<i>D. stillatus</i>	PR 1987/137	Laubholz	56	37	–	5	1	1	–	–	+	+	–	
<i>D. variisporus</i>	PR 1986/227	<i>Abies</i> sp.	59	37	–	3	1	1	–	–	+	+	–	
Calocera														
<i>C. cornea</i>	PR 1987/38	<i>Quercus</i> sp.	60	33	1	4	3	–	–	–	+	+	–	
Trichosporon														
<i>T. dulcitum</i>	IFG 2 201		89	6	1	3	2	–	–	–	+	+	–	
HOMOBASIDIOMYCETEN-HEFEN														
Collybia														
<i>C. tuberosa</i>	PR 1986/93	verrottete Pflanzen	97	2	–	1	–	–	–	–	+	+	–	9
<i>C. cookei</i>	PR 1987/146	alter Agaricales-Fruchtkörper	93	3	–	2	1	1	–	–	+	+	–	9

über der Nachweisgrenze, gelegentlich treten auch Spuren von Galaktose und Fucose auf. Relativ niedrige Glukose (56 – 60%) und hohe Mannose (33 – 37 %) Konzentrationen wurden bisher für alle Vertreter der *Dacrymycetales* festgestellt (Tab. 1).

Durch ein Fehlen von extrazellulären amyloiden Substanzen ist der *Dacrymyces*-Typ gut von dem folgenden *Tremella*-Typ abgegrenzt. Allen bisher untersuchten Vertretern des *Dacrymyces*-Typs ist zudem ein positiver Urease- und DBB-Test sowie ein Fehlen der Kohlenhydratvergärung gemeinsam. Vertreter zu diesem Typ sind in Tab. 1 zusammengestellt. Neben verschiedenen Gattungen der *Dacrymycetales* umfaßt der *Dacrymyces*-Typ derzeit auch Arten der Gattung *Sebacina* und *Trichosporon* (vgl. LAASER, 1989).

Allen bisher untersuchten Arten der *Dacrymycetales* (*D. chrysospermus*, *D. variisporus*, *D. stillatus*, *Calocera cornea*, *C. viscosa*) fehlt ein oxidativer Abbau (Assimilation) von myo-Inosit. Bei dem Hefe-Stadium von *S. penetrans* tritt ein solcher nach einer anfänglichen Verzögerungsphase auf (vgl. LAASER, 1989). Das von GOLUBEV & al. (1974) stärker gewichtete Merkmal einer oxidativen Verwertung von Na-Glucuronat erweist sich innerhalb der *Dacrymycetales* als heterogen und damit für eine Differenzierung als unbrauchbar (vgl. LAASER, 1989).

Die bisher einzigen Hefen von Homobasidiomyceten (*Collybia*) kommen dem *Dacrymyces*-Typ sehr nahe. Qualitativ stimmen die Werte des Hefezellwand-Neutralzuckerspektrums überein, quantitativ gibt es aber doch beträchtliche Unterschiede. Ein sehr hoher Glukose-Anteil (93–97%) ist für die Homobasidiomyceten-Hefen von *Collybia* charakteristisch. In einem negativen EAS-Test, dem Fehlen einer anaeroben Kohlenhydratverwertung sowie einem positiven Urease- und DBB-Test stimmen die *Collybia*-Hefen mit den Vertretern des *Dacrymyces*-Typ überein. Den 13 bisher untersuchten Hefe-Stadien von *C. cookei* und *C. tuberosa* fehlt zudem ein oxidativer Abbau von myo-Inosit (vgl. LAASER, 1989).

Während bisher für alle Heterobasidiomyceten-Hefen des *Dacrymyces*-Typs ein Ubichinon Q-10 ermittelt wurde, sind die Hefestadien von *Collybia* durch ein Q-9 charakterisiert. Zum Vergleich wurden jeweils ein Isolat von *C. tuberosa* und *C. cookei* in die Tab. 1 mitaufgenommen.

2. Der *Tremella*-Typ

Mit Xylose als Differenzierungsmerkmal entspricht dieser Zellwand-Typ weitgehend dem *Dacrymyces*-Typ. Die Gegenwart von EAS läßt nach unserer Auffassung aber eine Abgliederung dieses Typs als sinnvoll erscheinen. Die Vertreter des *Tremella*-Typs sind in

Tab. 2. – Qualitative und quantitative Neutralzuckerspektren von gereinigten Hefe-Zellwänden, Fermentation, Harnstoffspaltung, Diazonium-Blau B Test, Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen und Analyse des Ubichinon Systems von Vertretern des *Tremella*-Typs.–*) nach YAMADA & al. (1988a).– &) nach SUGIYAMA & al. (1985).– ?) nach NAKASE (1988).– §) nach YAMADA & KONDO (1972).– #) nach BANDONI (1988).– Gas.: Gastromycetes, Aph.: Aphylophorales, Aga.: Agaricales, Deu.: Deuteromycetes, Gym.: Gymnospermen, Ang.: Angiospermen, myc.: mycoparasitisch, sap.: saprophytisch. Weitere Abkürzungen s. Tab. 1.

Art	Stamm	Vorkommen	Zellwandzucker							FERMUREA	DBB	EAS	Co-Q
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA				
Mrakia													
(Leucosporidium)													
<i>M. gelida</i>	CBS 5 272 (T)	Boden, Antarktis	80	9	–	6	1	4	–	+	+	+	8*
Cystofilobasidium													
(Rhodosporidium)													
<i>C. capitatum</i>	FO 31 572a	<i>Mutinus</i> – <i>Phallus</i> (Gas.)	93	5	–	1	–	1	–	–	+	+	8*
<i>C. infirmominiatum</i>	CBS 323 (T)	Luft	94	4	1	1	–	–	–	+	+	8*	
<i>Cystofilobasidium</i> sp.	PR 1986/111a	<i>Thelephora</i> (Aph.)	93	4	–	1	2	–	–	+	+	8	
Filobasidium													
<i>F. floriforme</i>	CBS 6 240	Erianthus	88	7	1	3	1	–	–	–	+	+	10 [§]
<i>F. capsuligenum</i>	DSM 70 253		91	5	1	4	–	–	–	V	+	+	10 [§]
Tremella													
<i>T. globospora</i>	KW 2427–3	myc., Asc., Gym.	79	12	–	8	–	1	–	–	+	+	9
<i>T. globospora</i>	KW 2427–5	myc., Asc., Gym.	73	12	–	12	1	2	–	–	+	+	9
<i>T. indecorata</i>	PR 1987/14	myc., Asc., Ang.	84	9	1	4	1	–	–	–	+	+	10

Art	Stamm	Vorkommen	Zellwandzucker							FERM	UREA	DBB	EAS	Co-Q
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA					
<i>T. encephala</i>	FO 23 371	myc., <i>Stereum</i> , Gym.	86	10	1	4	-	-	-	-	+	+	+	10
<i>T. mycophaga</i>	FO 23 461	myc., <i>Aleurodiscus</i> , <i>Abies</i>	70	18	-	11	-	-	-	-	+	+	+	10
<i>T. mycophaga</i>	PR 1987/13	myc., <i>Aleurodiscus</i> , <i>Abies</i>	72	18	-	9	1	-	-	-	+	+	+	10
<i>T. simplex</i>	FO 31 782		82	12	-	5	1	-	-	-	+	+	+	10
<i>T. simplex</i>	PR 1987/15	myc., <i>Aleurodiscus</i> , <i>Abies</i>	73	11	-	9	1	-	-	-	+	+	+	10
<i>T. mesenterica</i>	FO 23 806	myc.?, sap., Ang. #	91	4	1	4	-	-	-	-	+	+	+	9+10
<i>T. mesenterica</i>	FO 25 145	myc.?, sap., Ang. #	94	3	1	2	-	-	-	-	+	+	+	9+10
<i>T. aurantia</i>	FO 31 861	myc., <i>Stereum</i>	89	7	1	4	-	-	-	-	+	+	+	
<i>T. foliacea</i>	FO 25 113	sap., Ang.	83	6	2	9	-	-	-	-	+	+	+	
<i>T. samoensis</i>	IFO 9 319		74	18	1	7	-	1	-	-	+	+	+	
Trimorphomyces														
<i>T. papilionaceus</i>	FO 31 570	myc., <i>Arthrinium</i> (Deu.)	84	8	-	7	-	-	-	-	+	+	+	10
Christiansenia														
<i>Ch. pallida</i>	GD 1 037	myc., <i>Phanerochaete</i> (Aph.)	83	9	1	5	1	2	-	-	+	+	+	
Carcinomyces														
<i>C. mycetophilus</i>	DAOM 180 436	myc., <i>Collybia</i> (Aga.)	88	9	-	3	-	-	-	-	+	+	+	
Phaffia														
<i>Ph. rhodozyma</i>	ATCC 24 202 (T)	Schleimfluss, <i>Fagus</i>	78	14	1	6	-	-	-	+	+	+	+	10

Art	Stamm	Vorkommen	Zellwandzucker						FERM	UREA	DBB	EAS	Co-Q	
			GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC						RHA
Cryptococcus														
(Filobasidiella)														
<i>Cr. humicola</i>	CBS 571 (T)	sap., Erde	84	10	-	6	1	-	-	-	+	+	+	9 ²
Bullera														
<i>B. alba</i>	DSM 70 002	sap.	86	9	1	3	1	-	-	-	+	+	+	10 ⁸
<i>B. dendrophila</i>	DSM 70 745 (T)	Borkenkäfer- Fraßgänge <i>Dichrostachys</i>	78	11	-	10	1	-	-	-	+	+	+	10 ⁸

Tab. 2 enthalten. Für diese Organismen sind die folgenden Eigenschaften charakteristisch:

1. Glukose liegt stets als Hauptkomponente des Hefezellwand-Neutralzuckerspektrums vor (70 – 94%). Der Mannose-Anteil liegt in der Regel zwischen 4 und 18 %.
2. Xylose tritt als Differenzierungszucker gegenüber dem *Protonomyces*-, *Microbotryum*- und *Ustilago*-Typ auf. Das Merkmal erweist sich als durchgehend.
3. Rhamnose fehlt allen bisher untersuchten Vertretern des *Tremella*-Typs.
4. Fucose findet sich nur sporadisch bei wenigen als ursprünglich interpretierten Arten bzw. Gattungen. Die ursprüngliche Stellung läßt sich bei den Gattungen *Mrakia* und *Cystofilobasidium* noch durch die Gegenwart von Chlamydosporen und eines für Basidiomyceten seltenen Ubichinon-Typs (Q-8), bei den Tremellaceae und Carcinomycetaceae durch das Vorkommen auf den ursprünglicheren Wirten (*T. globospora*: Ascomycetes; *Christiansenia pallida*: Aphyllophorales) rechtfertigen.
5. Dem Galaktose- und Arabinose-Anteil kommt keine differenzierende Bedeutung zu. Beide Zellwandzucker liegen häufig im Bereich der Nachweisgrenze.
6. Die Gegenwart von EAS und ein positiver Urease- und DBB-Test erweisen sich als durchgehende Merkmale.
7. Als Ubichinone kommen Q-8, Q-9 und Q-10 vor. Für die Gattung *Tremella* ist das Ubichinon-System nicht einheitlich (Tab. 4). Bei *T. globospora* findet sich Ubichinon Q-9 als Hauptkomponente; für die Arten *T. encephala*, *T. foliacea*, *T. indecorata*, *T. mycophaga* und *T. simplex* ist Ubichinon Q-10 charakteristisch. Bei *T. mesenterica* werden beide Coenzyme in größeren Mengen nachgewiesen (Tab. 4).
8. In Einzelfällen wird ein anaerober Abbau von Kohlenhydraten gefunden (*Mrakia gelida*, *Cystofilobasidium* sp., *Phaffia rhodozyma*). *Ph. rhodozyma* bildet auf der kokkalen Stufe derbwandige Chlamydosporen aus.
9. Das von PHAFF & SPENCER (1969) zur Abgliederung der Gattung *Cryptococcus* verwendete physiologische Merkmal einer oxidativen Verwertung von myo-Inosit erweist sich innerhalb der Gattung *Tremella* als heterogen. Den nachstehenden *Tremella*-Arten fehlt dieses Merkmal: *T. brasiliensis*, *T. coalescens*, *T. fuciformis*, *T. globospora*, *T. mesenterica* und *T. samoensis*. Für die Arten *T. mycophaga* und *T. simplex* liegen variable Ergebnisse vor (vgl. LAASER, 1989).
10. Innerhalb der Vertreter des *Tremella*-Typs erweist sich auch

Tab. 3. – Qualitative und quantitative Neutralzuckerspektren von gereinigten Hefe-Zellwänden, Fermentation, Harnstoffspaltung, Diazonium-Blau B Test, Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen und Analyse des Ubichinon Systems von Hefe-Isolaten aus Heterobasidiomyceten. Abkürzungen: s. Tab. 1.

Art	Stamm	Zellwandzucker							FERM	UREA	DBB	EAS	Co-Q
		GLC	MAN	GAL	XYL	ARA	FUC	RHA					
Exidia													
<i>Protomyces</i> -Typ													
<i>E. truncata</i>	PR 1984/10	74	15	4	–	–	–	7	–	+	+	+	
UREDINALES													
Ascomyceten-Typ													
<i>Gymnosporangium</i> <i>cf. sabiniae</i>	PR 1985/24	44	56	–	–	–	–	–	+	–	–	–	9
<i>Tremella</i> -Typ													
Puccinia													
<i>P. albescens</i>	FO 28 427	95	3	1	1	–	–	–	–	+	+	+	10
<i>P. bupleuri-falcati</i>	FO 29 400	84	8	2	5	1	–	–	–	+	+	+	10
<i>P. coronata</i>	PR 1986/18	86	10	1	4	–	–	–	–	+	+	+	10
<i>P. poarum</i>	GD 830	90	7	–	3	–	–	–	–	+	+	+	10
<i>P. punctiformis</i>	FO 33 446	85	4	9	1	–	–	–	–	+	+	+	
Coleosporium													
<i>C. tussilaginis</i>	GD 777	84	8	1	5	1	–	–	–	+	+	+	10
Endophyllum													
<i>E. sempervivi</i>	FO 28 236	89	6	2	3	–	–	–	–	+	+	+	10

das physiologische Merkmal eines oxidativen Abbaues von Na-Glucuronat (GOLUBEV & al., 1974; GOLUBEV & BLAGODATSKAYA, 1978) als nicht durchgehend. Von drei Isolaten von *T. globospora* ist ein Stamm (KW 2427-5) negativ, ein zweiter liefert variable Ergebnisse (KW 2427-2) und bei einem dritten (KW 2427-3) fällt der Test nach verlängerter Inkubationszeit positiv aus (vgl. LAASER, 1989). Eine oxidative Verwertung von Na-Glucuronat fehlt außerdem bei *T. mesenterica*, *T. brasiliensis*, *T. coalescens* und *Phaffia rhodozyma* (LAASER, 1989).

Einige interessante, aber taxonomisch nicht eindeutig abgeklärte Hefe-Isolate aus Heterobasidiomyceten finden sich in Tab. 3. Mehrere Hefe-Isolate von *Exidia truncata* wurden von LAASER (1989) aufgrund einer EAS-Bildung in den *Tremella*-Typ gestellt. Über das qualitative und quantitative Neutralzuckerspektrum der Hefezellwände lassen sich diese Hefen aber eindeutig dem *Proto-mycetes*-Typ zuordnen (PRILLINGER & al., 1990a).

Da vor allem Hefe-Isolate aus Pyknidien von Rostpilzen meist dem *Tremella*-Typ zuzurechnen sind, wurden sie in diese Arbeit mitaufgenommen. Solche tremelloide Hefen wurden bisher aus *Coelosporium*, *Endophyllum* und *Puccinia* isoliert (Tab. 3). Aufgrund des ermittelten Ubichinon-Spektrums (Q-10) sind alle diese tremelloiden Hefen als Kontaminanten einzustufen. In Mycelkulturen von Rostpilzen wurde von SUGIYAMA & al. (1988) bisher ausschließlich das Coenzym Q-9 gefunden.

Alle Hefe-Isolate aus Pyknidien von Gymnosporangium-Arten wurden hingegen als Ascomyceten-Hefen identifiziert. Dies ließ sich sowohl über das qualitative und quantitative Neutralzuckerspektrum gereinigter Hefezellwände als auch durch einen negativen DBB-Test zeigen.

Diskussion

Die in dieser Arbeit aufgrund der qualitativen und quantitativen Neutralzuckerzusammensetzung der Hefezellwand dem *Dacrymyces*- bzw. *Tremella*-Typ zugeordneten Arten sind durch eine 5S rRNS vom Typ B gekennzeichnet und dem Cluster 5 zuzurechnen (WALKER & DOOLITTLE, 1983; GOTTSCHALK & BLANZ, 1985; BLANZ & UNSELD, 1988). Für eine Zuordnung zu einem der beiden Typen war das Fehlen (*Dacrymyces*-Typ) oder das Vorhandensein extrazellulärer amyloider Substanzen (*Tremella*-Typ) entscheidend.

Eine ausführliche Diskussion der physiologischen Merkmale, der qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektren gereinigter Hefezellwände sowie des Ubichinon-Systems findet sich in den Arbeiten von LAASER (1989), DÖRFLER (1990) und PRILLINGER & al.

Tab. 4. – Ubichinon-Spektrum verschiedener *Tremella*-Arten (Prozentiger Anteil jedes Typs).

Art	Stamm	Ubichinon		
		Q-8	Q-9	Q-10
<i>T. encephala</i>	PR 1986/216	1.7	10.1	88.2
<i>T. foliacea</i>	PR 1986/219	0.5	3.3	96.3
<i>T. globospora</i>	KW 2427-2	2.4	87.1	10.4
<i>T. globospora</i>	KW 2427-3	2.3	92.7	5.0
<i>T. globospora</i>	KW 2427-5	1.6	92.9	5.5
<i>T. indecorata</i>	PR 1987/14	–	3.0	97.0
<i>T. mesenterica</i>	FO 23 806	5.5	29.4	65.1
<i>T. mesenterica</i>	FO 25 145	6.8	34.3	58.9
<i>T. mesenterica</i>	PR 1986/215	12.7	46.3	40.8
<i>T. mesenterica</i>	PR 1986/226	–	26.4	73.6
<i>T. mesenterica</i>	PR 1986/228	1.8	23.8	74.5
<i>T. mycophaga</i>	FO 23 461	0.6	9.9	89.6
<i>T. mycophaga</i>	PR 1987/13	–	5.0	94.9
<i>T. simplex</i>	PR 1987/15	–	4.8	94.7
<i>T. simplex</i>	FO 31 782	8.1	4.0	87.8

(1990a). Im folgenden wird eingehend auf die untersuchten Organismen, ihre verwandtschaftliche Beziehung und sich daraus ergebende evolutive Entwicklungslinien im Zusammenhang mit jüngeren Literaturdaten eingegangen.

1. *Dacrymyces*-Typ

Obwohl der *Dacrymyces*-Typ im Verlauf des vergangenen Jahres aufgrund des gelungenen Nachweises der ersten Homobasidiomyceten-Hefen bei dem Blätterpilz *Collybia* größere Aufmerksamkeit gewonnen hatte (PRILLINGER, 1988; PRILLINGER & al., 1989), ist er mit bisher fünf eingehender untersuchten Arten der zur Zeit noch am schlechtesten charakterisierte Hefe-Typ. Dies hat mehrere Gründe:

1. Aufgrund verschiedener ustilaginoider und tremelloider Hefe-Isolate aus Homobasidiomyceten (PRILLINGER, 1988) galt das primäre Interesse zunächst diesen Heterobasidiomyceten.
2. Hefe-Stadien treten innerhalb der Dacrymycetales immer nur sporadisch auf. Bisher ist es nicht gelungen, die aus den Mikrosporidien hervorgehenden Hefen stabil über längere Zeit zu kultivieren (vgl. OBERWINKLER, 1988).
3. Die berechtigte Eigenstellung des *Dacrymyces*-Typ wurde erst nach einer vergleichenden Auswertung der Zellwanddaten und physiologischer Merkmale erkannt (LAASER, 1989; DÖRFLER, 1990).
4. Da sich bisher alle Vertreter des *Dacrymyces*-Typ im gleichen Sequenz-Cluster der 5S-rRNS mit Arten des *Tremella*-Typs finden (WALKER & DOOLITTLE, 1983; GOTTSCHALK & BLANZ, 1985; BLANZ & UNSELD, 1988), gab es zunächst nur über einen negativen EAS- und positiven DBB- und Urease-Test Hinweise für ein Auffinden weiterer Vertreter. Aufgrund der im *Tremella*-Typ offenkundig gewordenen guten Korrelation der Daten von Septenultrastruktur und Zellwandneutralzuckern, dürften sich in Zukunft aber Daten zur Ultrastruktur als nützlich erweisen.

Allen Dacrymycetales ist bisher ein doliporer Septenporus mit durchgehendem Parenthesom gemeinsam (TU, 1974; BLANZ, 1977; OBERWINKLER, 1989). In ontogenetischen Studien an *Dacrymyces stil-latus* konnten FLEGLER & al. (1976) zeigen, daß die Porenkappen in den vegetativen Myzelien vollständig geschlossen sind, hingegen im Hymenium eine zentrale Öffnung besitzen. Aufgrund eines sehr ähnlichen Septenporen-Typs scheinen *Basiodendron*, *Ductifera*, *Eichleriella*, *Exidia*, *Exidiopsis*, *Myxarium*, *Pseudohydnum*, *Seba-*

cina, *Stypella*, *Tremelloscypha* (KHAN & KIMBROUGH, 1980; OBERWINKLER, 1985); *Hirneola* (SEBALD, 1977), *Auricularia* (MOORE, 1978; PATTON & MARCHANT, 1978; TU & KIMBROUGH, 1978; McLAUGHLIN, 1980), *Tulasnella* (TU, 1974) für weitere Hefe-Isolationen lohnend.

Es bleibt aber darauf hinzuweisen, daß diese Gattungen in der Regel keine ontogenetische Hefe-Phase mehr aufweisen. Wie in Tab. 3 anhand von *Exidia truncata* gezeigt, stellt sich damit zusätzlich das Problem der eindeutigen Zuordnung etwaiger isolierter Hefen (PRILLINGER & al., 1989). Zudem erwiesen sich einzelne Gattungen bezüglich des Ultrastrukturmerkmals als nicht einheitlich. So finden sich bei *Exidiopsis fugacissima* Septenporen mit perforiertem Parenthesom (KHAN & KIMBROUGH, 1980).

Wie sich auf der kokkalen Einzellerstufe im *Dacrymyces*-Typ Übergänge zu Homobasidiomyceten finden (Tab. 1), lassen sich solche auch im Bereich der Septenporen belegen. Doliporen mit durchgehendem Parenthesom wurden bisher bei den folgenden Homobasidiomyceten gefunden: Hymenochaetales (SETLIFF & al., 1977), *Polyporus tomentosus* (MOORE, 1980a), *Hirschioporus* (TRAQUAIR & McKEEN, 1978), *Botryobasidium subcoronatum*, *Paulicorticium pearsonii* und *Clavulicium macounii* (OBERWINKLER, 1985).

Dacrymycetales (Fig. 1a).

Verschieden von den Auriculariales und Tremellales stellen die Dacrymycetales zur Zeit eine sehr gut charakterisierte natürliche Abstammungsgemeinschaft dar. Als Differenzierungsmerkmale können nach OBERWINKLER (1988) gelten: 1. Ontogenese und Morphologie der Basidie („Stimmgabel-Typ“). 2. Keimung (Mikrokonidien) und Morphologie der Basidiosporen (KOBAYASHI & TUBAKI, 1965; INGOLD, 1983). 3. Einheitlicher Septenporen-Typ. 4. Carotinoid-Pigmente. 5. Holzabbau (Braunfäule: SEIFERT, 1983).

Obwohl die Dacrymycetales als Saprophyten betrachtet werden, lassen sich innerhalb dieser Gruppe noch alle Übergänge von einer parasitischen zu einer saprophytischen Lebensweise nachvollziehen (SIEPMANN, 1982; BUTIN, 1989). Dabei wird auch die Fruchtkörperbildung vom Wirt unabhängig (vgl. wirtsabhängige Fruchtkörperbildung: Septobasidiales, Exobasidiales; PRILLINGER & al., 1990b,c). Eine Höherentwicklung von corticioiden (*Cerinomyces*, *Arrhytidia*) über pustelförmige (*Dacrymyces*), cyphelloide (*Guepiniopsis*), gestielt-kopfige (*Dacryopinax*) bis hin zu clavarioiden Fruchtkörpern (*Calocera*) ist augenfällig (vgl. KENNEDY, 1958; OBERWINKLER, 1977).

Über die folgenden Befunde wird es möglich die „Stimmgabelbasidien“ der Dacrymycetales als einfache Holobasidien zu

interpretieren (vgl. Septenultrastruktur: OBERWINKLER, 1985; Sterigmenmorphologie: BLANZ, 1978):

1. Über die in dieser Arbeit auf der kokkalen Hefestufe nachgewiesene Verwandtschaft der Dacrymycetales mit *Sebacina penetrans* (Tab. 1) lassen sich die Dacrymycetales sinnvoll an phragmobasidiale Heterobasidiomyceten anknüpfen. *Sebacina penetrans* (Fig. 1d) findet sich in älteren, im Stadium der Zersetzung befindlichen Fruchtkörpern von *Dacrymyces stillatus*. Aus noch kugelförmigen, zweizelligen Phragmobasidien entwickelt sich meist nur ein bis zu 308 µm langes siphonales Sterigma (HAUERSLEV, 1979).
2. Spezifischer Mycoparasitismus, wobei die phylogenetisch ursprünglichere Art (*S. penetrans*) in der höherentwickelten Art (*D. stillatus*) ein letztes Refugium findet (JAHRMANN & PRILLINGER, 1983).
3. Arten mit partiell septierten Holobasidien (OBERWINKLER & BANDONI, 1982a) sind bisher innerhalb der Dacrymycetales nicht bekannt.

Über die noch kugelförmigen Phragmobasidien von *S. penetrans* lassen sich diese einfachen Holobasidien auf siphonale Keimstadien von Chlamydosporen zurückführen (vgl. HAUERSLEV, 1979). Innerhalb des *Ustilago*-Typs finden sich solche siphonalen Stadien noch zu Beginn (*Tilletia*, *Entyloma*) und am Ende der Ontogenese (*Exobasidium*; vgl. OBERWINKLER, 1985, *E. karstenii*: PRILLINGER & al., 1990c).

Nahe verwandt mit *S. penetrans* ist *Tremella obscura*, eine ebenfalls in Dacrymyceten parasitierende Art. Da für *T. obscura* bisher keine weiteren Daten vorliegen, bleibt die Frage offen, ob diese Art ebenfalls dem *Dacrymyces*-Typ und damit der Gattung *Sebacina* zuzuordnen ist.

Gute Hinweise gibt es hingegen noch, die anamorphe Art *Sporothrix luteoalba* in die Verwandtschaft der Dacrymycetales zu stellen. Sowohl der Septenporen-Typ (SMITH & BATENBURG-VAN DER VEGTE, 1985) als auch die Zuckerzusammensetzung von Ganzzellhydrolysaten (WEILMAN & DE HOOG, 1985) sprechen zugunsten dieser Interpretation. In Kulturversuchen von *Cerinomyces ceraceus* konnte GINNS (1982) ein *Sporothrix*-ähnliches Hefestadium nachweisen.

Trichosporon (Fig. 1c).

Nach KREGER-VAN RIJ (1984) umfaßt die Gattung *Trichosporon* Hefen mit vielgestaltigen Sprosszellen, welche sowohl zur Bildung von Pseudomyzelien, Arthrosporen und echten Mycelien befähigt sind. In Flüssigkeitskulturen sind Ring- und Häutchenbildung ver-

breitet. BEHREND (1890) beschreibt erstmals die Gattung *Trichosporon* mit einer auf Menschenhaaren ektoparasitischen Art, *T. ovoides*. Mit der von BEHREND (1890) gegebenen Beschreibung läßt sich heute nur die Gattung sinnvoll charakterisieren (KREGER-VAN RIJ, 1984). Als Typus-Art wird *T. beigeli* gegenwärtig akzeptiert.

WEIJMAN (1979) schränkt obige Gattungsdiagnose weiter ein und stellt in die Gattung *Trichosporon* ausschließlich Basidiomyceten-Hefen, welche in ihrer Zellwand Xylose besitzen. DNS-Analysen (Mol % G+C und DNS/DNS Hybridisierungen) von GUÉHO & al. (1984) stützen diese Neuinterpretation. Von BARNETT & al. (1983) werden *T. aquatile*, *T. beemeri*, *T. beigeli*, *T. brassicae*, *T. dulcimum*, *T. loubieri*, *T. lutetiae* und *T. pullulans* anerkannt. Ein etwas unterschiedliches Gattungs- und Artkonzept zugrundelegend, ordnet KREGER-VAN RIJ (1984) *T. aquatile*, *T. brassicae*, *T. cutaneum* (*beigeli*), *T. figueirae*, *T. (Sarcinosporon) inkin* und *T. pullulans* den Basidiomyceten zu (vgl. Anmerkungen zur Nomenklatur bei HARA & al., 1989, bzw. zur Retypisierung von *T. beigeli* bei GUÉHO & al., 1989). GUÉHO & al. (1989) schließen *T. pullulans* aufgrund eines Vergleichs von Teilsequenzen der 18S und 25S RNS aus der Gattung *Trichosporon* aus.

Von den genannten Arten bilden zumindest *T. dulcimum* (Fig. 1c) und *T. brassicae* (LAASER, 1989) keine EAS und können aufgrund der Neutralzuckeranalysen von WEIJMAN (1979) in den *Dacrymyces*-Typ aufgenommen werden [nach LAASER (1989) auch *T. sporotrichoides* und *Sarcinosporon inkin*]. Für die gegenwärtig akzeptierte Typusart *T. beigeli* ist der Nachweis von EAS bisher nicht eindeutig (BARNETT & al., 1983). Aufgrund von Ubichinon-Analysen und der Assimilation von Melibiose und Raffinose an 44 *T. beigeli* Isolaten machen HARA & al. (1989) deutlich, daß diese Art nach wie vor heterogen ist. Eine eingehendere Analyse der EAS-positiven und EAS-negativen Stämme von *T. beigeli* scheint für zukünftige Arbeiten sinnvoll.

Da die über die Ganzzellhydrolyse erhaltene Zuckerzusammensetzung in der Regel von den in dieser Arbeit ermittelten qualitativen und quantitativen Neutralzuckerspektren reiner Hefezellwände abweicht, wurde ein Stamm von *T. dulcimum* (Fig. 1c) in die Untersuchungen miteinbezogen (Tab. 1).

Sowohl morphologisch als auch im Hinblick auf die quantitative Neutralzuckerzusammensetzung der Hefezellwand entspricht *T. dulcimum* mehr den Daten der Homobasidiomyceten-Hefen von *Collybia* (Tab. 1). Für letztere sind Doliporen mit perforiertem Parenthesom bekannt (R. BAUER, pers. Mitteilung). Physiologisch lassen sich bisher die *Collybia*-Hefen aufgrund der Nichtverwertung von myo-Inosit gut von den einzelnen *Trichosporon*-Arten abgrenzen (vgl. LAASER, 1989). Zukünftige Untersuchungen müssen zeigen, inwieweit sich

der *Dacrymyces*-Typ auch für eine Ableitung von Homobasidiomyceten-Hefen eignet.

Die in Fig. 4 getroffene, ursprünglichere Anordnung des *Dacrymyces*-Typs gegenüber dem *Tremella*-Typ muß zunächst aufgrund der geringen Zahl an untersuchten Arten noch mit Vorbehalt betrachtet werden. Ausschlaggebend für diese Anordnung waren:

1. Der hohe Mannose-Anteil in den Zellwänden der *Dacrymycetales*-Arten.
2. Die aus *Dacrymyces stillatus* isolierten Hefen von *Sebacina penetrans* gleichen zwar in ihrer Zellwand-Neutralzuckerzusammensetzung weitgehend den *Tremella*-Hefen (Tab. 1 und 2). Mit ihrer größeren Kugelgestalt, welche bei Neuisolaten besonders auffällig ist, und dem Fehlen von EAS nehmen sie aber bisher eine isolierte Sonderstellung ein. Beide Merkmale werden von uns innerhalb der Basidiomyceten als ursprünglich interpretiert (Fig. 4).

2. *Tremella*-Typ

Mit der Gattung *Mrakia* (*Leucosporidium pro parte*; YAMADA & KOMAGATA, 1987), den Filobasidiaceae (*Cystofilobasidium*, *Filobasidium*, *Filobasidiella*; KWON-CHUNG, 1988), den Carcinomycetaceae (*Christiansenia*, *Carcinomyces*, *Syzygospora*; OBERWINKLER & BANDONI, 1982a) den Tremellaceae (*Tremella*, *Holtermannia*, *Sirotrema*, *Trimorphomyces*; BANDONI, 1988) und den anamorphen Hefe-Gattungen *Phaffia*, *Cryptococcus* (WELMAN & al., 1988) sowie der imperfekten Schleudersporenhefe-Gattung *Bullera* (NAKASE, 1988; 1989) umfaßt der *Tremella*-Typ bisher Organismen (Tab. 2), welche – soweit perfekte Stadien bekannt sind – noch eine enorme Plastizität des Meiosporangiums erkennen lassen. Die nähere Verwandtschaft dieser Organismen zueinander wird durch die folgenden Merkmale dokumentiert:

1. Eine ähnliche Zellwandzuckerzusammensetzung des kokalen Einzellerstadiums (Hefe; Tab. 2).
2. Die Hefe-Stadien dieser Organismen sind zur Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen befähigt (Tab. 2).
3. Alle bisher untersuchten Vertreter des *Tremella*-Typs stimmen in der Primär- und Sekundärstruktur ihrer 5S rRNS soweit überein, daß sie dem gleichen Sequenz-Cluster (5) zugerechnet werden (WALKER & DOOLITTLE, 1983; GOTTSCHALK & BLANZ, 1985).

In den gleichen Verwandtschaftsbereich dürften nach den bisher vorliegenden Daten auch die Gattungen *Itersonilia* (OBERWINKLER,

1985; BOEKHOUT, 1988; SUZUKI & NAKASE, 1988; LAASER, 1989), *Sterigmatosporidium* (KRAEPELIN & SCHULZE, 1982; BANDONI, 1988; YAMADA & al., 1988b; LAASER, 1989; KURTZMANN, 1990; GUÉHO & al., 1990), *Fellomyces* (YAMADA & BANNO, 1984; YAMADA & al., 1988b; LAASER, 1989; KURTZMAN, 1990; GUÉHO & al., 1990), *Tsuchiyaea* (YAMADA & al., 1988c; KURTZMAN, 1990; GUÉHO & al., 1990), *Xenolachne* (BANDONI, 1988) und zwei weitere Familien der Tremellales s. str. (BANDONI, 1988), die Sirobasidiaceae (*Sirobasidium*, *Fibulobasidium*; BANDONI, 1979; LAASER, 1989) und die Tetragoniomycetaceae (*Tetragoniomyces*; OBERWINKLER & BANDONI, 1981) gehören. Für *Itersonia perplexans* (FO 25647) und *Sterigmatosporidium polymorphum* (CBS 8089 und 8090) kann diese Vermutung inzwischen durch Zellwandzuckeranalysen bestätigt werden (PRILLINGER, unveröffentlicht).

Eine auf *Dacrymyces stillatus* parasitierende *Tremella*-Art [*T. penetrans* (HAUERSLEV) JÜLICH] findet sich in Einklang mit HAUERSLEV (1979) in der Gattung *Sebacina*. Die Hefestadien von *S. penetrans* bilden im Gegensatz zu den untersuchten *Tremella*-Arten keine extrazellulären amyloiden Substanzen (Tab. 1 und 2; LAASER, 1989).

Mrakia

Mit *Mrakia gelida*, *M. frigida*, *M. nivalis* und *M. stokesii* umfaßt diese Gattung zur Zeit vier morphologisch kaum differenzierte, der Gattung *Protomyces* noch vergleichbare Basidiomyceten (vgl. *Protomyces*-Typ: PRILLINGER & al., 1990a; saprophytische Brände: *Rhodosporeidium*, *Leucosporidium*: PRILLINGER & al., 1990b). Der wesentliche Unterschied liegt in der bei *Mrakia* saprophytisch gewordenen Mycelbildung (SAVILE, 1955; PRILLINGER, 1987) und in der Art der Sporenbildung. Sie erfolgt bei *Protomyces* endogen, bei *Mrakia* exogen. Übergänge zwischen diesen beiden Arten der Sporenbildung wurden in der mit *Mrakia* nahe verwandten Gattung *Cystofilobasidium* bekannt (Tab. 2, siehe unten).

Alle *Mrakia*-Arten stammen bisher aus Boden- oder Schnee-proben der Antarktis (DI MENNA, 1966 a,b). Aufgrund von Zymogrammen mit Fermenten der Glykolyse und des Citratzyklus werden von YAMADA & MATSUMOTO (1988) nur *M. frigida* und *M. gelida* als gute Arten akzeptiert. *M. nivalis* und *M. stokesii* werden als synonym zu *M. frigida* bzw. *M. gelida* erachtet.

Die einfachen pseudotrighalen bis trighalen Myzelien sind für alle Arten schnallenlos und homothallisch. Nach FELL (pers. Mitteilung) dürfte haploide Apomixis vorliegen (vgl. PRILLINGER, 1982a, b; 1984; 1987). Chlamydosporen (Teliosporen) finden sich sowohl interkalar als auch terminal. Sie keimen in der Regel mit einfachen Holobasidien (FELL & STATZELL TALLMAN, 1984). Nach FELL (pers.

Mitteilung) finden sich gelegentlich auch zwei- bis dreizellige pseudotrichale Phragmobasidien. Die von den *Mrakia*-Arten gebildeten Holobasidien lassen sich über diesen Weg als einfache Holobasidien interpretieren. Solche einfachen Holobasidien werden von PRILLINGER & al. (1990b, 1991) auf siphonalen Keimstadien von derbwandigen Dauersporen (kokkale Organisationsstufe: Chlamydosporen, Brandsporen, Teliosporen) zurückgeführt und im Sinne einer Höherentwicklung interpretiert (Fig. 2). Nach INGOLD (1987, 1989) erlauben solche siphonalen Keimstadien, über eine polare Anordnung der Basidiosporen ein vorteilhafteres Abheben des Meiosporangiums vom jeweiligen Substrat. Damit wird gegenüber den phragmobasidialen Bränden eine bessere Verbreitung der Basidiosporen gewährleistet.

Neben diesen einfachen Holobasidien sind alle *Mrakia*-Arten durch das Ubichinon Q-8 und eine noch vorhandene Fähigkeit zur Fermentation (Tab. 2) charakterisiert. Ein Vorkommen von Ubichinon Q-8 innerhalb der Basidiomyceten ist bisher nur für die beiden Gattungen *Mrakia* und *Cystofilobasidium* bekannt.

Glukose und Saccharose werden von allen Arten vergoren, gelegentlich findet sich zusätzlich ein fermentativer Abbau von Trehalose, Raffinose, Melezitose, Galaktose und Maltose (LAASER, 1989).

Mit den genannten Merkmalen und einem ähnlichen qualitativen und quantitativen Hefezellwand-Zuckerspektrum (Tab. 2) erweisen sich die *Mrakia*-Arten als sehr nahe verwandt mit den Filobasidiaceae, insbesondere der Gattung *Cystofilobasidium* (YAMADA & MATSUMOTO, 1988). Der höhere Fucose- (4%) und tiefere Glukose-Anteil (80%; Tab. 2) deutet nach unserer Auffassung darauf hin, daß sich die ursprünglicheren Sippen in der Gattung *Mrakia* finden.

Aufgrund eines nur variablen oxidativen Abbaus von myo-Inosit blieben die *Mrakia*-Arten bisher aus den Filobasidiales (myo-Inosit +) ausgeklammert (KWONG-CHUNG, 1988). Die von YAMADA & MATSUMOTO (1988) vorgenommene Eingliederung der Gattung *Mrakia* in eine gemeinsame Familie der Filobasidiaceae dürfte sich zukünftig als sinnvoll erweisen.

Der relativ hohe Fucose-Anteil in den Zellwänden der *Mrakia*-Arten fordert zudem heraus, Spekulationen über die Herkunft des *Tremella*-Typs anzustellen. Zwei Hypothesen bieten sich dabei an (vgl. Fig. 4):

1. Eine Anknüpfung an den *Microbotryum*-Typ. Aufgrund der Charakterzucker der einzelnen Hefe-Typen (PRILLINGER & al., 1990a,b, 1991) scheint diese Hypothese zunächst naheliegend. Sie würde bedeuten, daß sich der Erwerb des Merkmals extrazelluläre amyloide Substanzen zu bilden, mehrfach vollzogen hat oder erst in jüngerer Zeit erfolgt ist.

2. Eine Ableitung von dem *Protomyces*-Typ. Für die auf Farnen parasitierende Art *Taphrina vestergrenii* ließ sich ein Fucose-Gehalt in der Hefezellwand nachweisen, der dem von *M. gelida* vergleichbar ist (PRILLINGER & al., 1990a). Zu erklären bliebe hier das Fehlen von Rhamnose. Ein Vergleich der Zellwände von *Taphrina*-Arten auf Betulaceae und Rosaceae (PRILLINGER & al., 1990a) läßt die Elimination der Rhamnose als Zellwandzucker für möglich erscheinen. Ein signifikanter Anteil an Rhamnose wurde von SUGIYAMA & al. (1985) zudem auch in Ganzzellhydrolysaten von *Cystofilobasidium bisporidiis* gefunden.

In die gleiche Richtung weisen mehrere Hefe-Isolate aus *Exidia truncata* (Tab. 3, Pr 1984/10), welche von LAASER (1989) im Rahmen seiner physiologischen Charakterisierungen zunächst dem *Tremella*-Typ zugeordnet wurden. Aufgrund von qualitativen und quantitativen Neutralzucker-Zellwandanalysen erwiesen sich diese Isolate eindeutig dem *Protomyces*-Typ zugehörig (Tab. 3).

Aufgrund vieler noch sehr ursprünglicher Merkmale in der Gattung *Mrakia* wird von uns gegenwärtig die 2. Hypothese bevorzugt. Die Septenultrastruktur der *Mrakia*-Arten und eine weitere Abklärung der Hefe-Isolate aus Rostpilzen (Tab. 3) sollten hier in Zukunft zu einer eindeutigen Aussage führen.

Filobasidiaceae

Die Familie der Filobasidiaceae umfaßt zur Zeit drei Gattungen – *Cystofilobasidium*, *Filobasidiella* und *Filobasidium* – deren Anamorphe sich ohne Berücksichtigung ihrer Zellwandzucker und Ubichinon-Daten bisher in den Gattungen *Rhodotorula* (*Cystofilobasidium*) und *Cryptococcus* (*Filobasidiella*, *Filobasidium*) fanden (HAMAMOTO & al., 1986; KWON-CHUNG, 1988). Allen Vertretern ist der oxidative Abbau von myo-Inosit, Gluconsäure, Na-Glucuronat (LAASER, 1989), die Bildung von EAS (Tab. 2) und der Besitz einer fadenförmigen, schlanken Holobasidie mit sitzenden Basidiosporen, welche mit Hefen keimen, gemeinsam (Fig. 1h, 2). Weitgehende Übereinstimmung besteht auch in der Ultrastruktur ihrer Septen. Für *C. capitatum* (OBERWINKLER & al., 1983), *Filobasidium floriforme* (MOORE & KREGER-VAN RIJ, 1972) und *Filobasidiella neoformans* (KWON-CHUNG & POPKIN, 1976) wurden einfache Doliporen mit einer deutlichen Randanschwellung der Poren aber ohne Parenthesom gefunden (OBERWINKLER, 1985). Eine den *Tremella*-Arten vergleichbare Porenkappe mit schalenartigen Parenthesom-Elementen findet sich bei *F. capsuligenum* (MOORE & KREGER-VAN RIJ, 1972; vgl. Tremellales im folgenden). Diese Art nimmt auch aufgrund ihrer physiologischen

Daten eine vermittelnde Stellung zwischen Filobasidiaceae und Tremellaceae ein. Das Fehlen eines oxidativen Abbaues von Lactose, Raffinose und Melezitose hat *F. capsuligenum* mit *Tremella foliacea* und *T. mesenterica* gemeinsam (vgl. LAASER, 1989). Eine isoliertere Stellung von *F. capsuligenum* innerhalb der Filobasidiaceae wird auch durch den anaeroben Abbau von Glukose und in schwächerem Umfang von Maltose, Trehalose und Stärke unterstrichen (Tab. 2).

Über die in der Gattung *Cystofilobasidium* noch vorhandenen derbwandigen Dauersporen und einem für Basidiomyceten-Hefen seltenen Ubichinon-Typ (Q-8) sowie dem Auftreten von Fucose in den Hefezellwänden der *Mrakia*-Arten lassen sich die einfachen Holobasidien der Filobasidiaceae problemlos auf siphonale Keimstadien von Chlamydosporen zurückführen. Diese einfachen Holobasidien sind den komplexen Holobasidien vieler Homobasidiomyceten nicht homolog (Fig. 2; vgl. Sporobolomycetales, Exobasidiales: PRILLINGER & al., 1990b, 1991; Carcinomycetaceae im folgenden).

Eine vermittelnde Stellung zu der Gattung *Mrakia* nimmt die Art *Rhodosporidium infirmominiatum* ein. Abgesehen von ihrer birnenförmigen Holobasidie stimmt diese Art in allen weiteren Differenzierungsmerkmalen (FELL & al., 1973; FELL, 1974), einschließlich dem Ubichinon Q-8 (YAMADA & al., 1988a), Enzymspektren (HAMAMOTO & al., 1986) und den Neutralzuckeranalysen von WELLMAN & al. (1982) und SUGIYAMA & al. (1985) mit der Gattung *Cystofilobasidium* überein. Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten qualitativen und quantitativen Zellwandzuckeranalysen (Tab. 2) bestätigen die sehr nahe Verwandtschaft zwischen *C. capitatum* und *R. infirmominiatum*. In Einklang mit SUGIYAMA & al. (1985), YAMADA & al. (1988a) und HAMAMOTO & al. (1988) wurde *R. infirmominiatum* in die Gattung *Cystofilobasidium* gestellt (Tab. 2). Aufgrund von DNS/DNS Hybridisierungsexperimenten von HAMAMOTO & al. (1987) dürfte auch die anamorphe Art *Rhodotorula sinensis* mit *C. infirmominiatum* konspezifisch sein.

Auffallend heterogen sind in der Gattung *Cystofilobasidium* die Daten über das Fortpflanzungssystem (*C. bisporidiis*: bifaktoriell, multiple Allelie bisher nicht bekannt; *C. infirmominiatum*: unifaktoriell mit multiplen Allelen; *C. capitatum*: homothallisch, einkernig, schnallenlos) und den ökologischen Standort (überwiegend marin, Fruchtkörper von Basidiomyceten; OBERWINKLER & al., 1983; FELL & STATZELL TALLMAN, 1984; Tab. 2).

Das phylogenetisch interessante Vorkommen von Endosporen in den Holobasidien bzw. Myzelien ist für alle drei *Cystofilobasidium*-Arten belegt (OBERWINKLER & al., 1983; FELL & STATZELL TALLMAN, 1984). Eindeutige genetische Beweise für die Konspezifität dieser Endosporen mit den Myzelien fehlen aber bisher (vgl. PRILLINGER, 1988; PRILLINGER & al., 1989). Nach einem Vergleich von Teils-

quenzen der 18S und 25S rRNS ist zumindest die Art *C. capitatum* von den *Filobasidium*-Arten und *Filobasidiella neoformans* phylogenetisch deutlich abgesetzt (GUÉHO & al., 1989). Für die beiden letzteren Gattungen wird eine nahe Verwandtschaft zu *Sterigmatosporidium polymorphum* deutlich gemacht. Bei *C. capitatum* sprechen die 18S und 25S rRNS Teilsequenzen zugunsten einer nahe Verwandtschaft mit der imperfekten Hefe *Phaffia rhodozyma*. Letzteres läßt sich auch durch eine Auftrennung der Hefezellwand-Proteine mittels SDS-Elektrophorese weiter erhärten (H. PRILLINGER, unveröffentlicht).

Den beiden weiteren Gattungen der Filobasidiaceae – *Filobasidiella* (SUGIYAMA & al., 1985) und *Filobasidium* (Tab. 2) – fehlen terminale und interkalare Dauersporen (Fig. 2). Wie bei vielen Homobasidiomyceten (OBERWINKLER, 1985) dürfte sich auch bei *Filobasidiella* bereits die Überdauerungsfunktion in die Basidiosporen verlagert haben. MOCHIZUKI & al. (1986) konnten bei den Basidiosporen elektronenoptisch deutlich verdickte Zellwände im Vergleich zur Basidienwand feststellen.

Die für die Gattungen *Filobasidiella* und *Filobasidium* bekannteren tremelloiden Haustorien sind ein weiterer wichtiger Hinweis für die nahe Verwandtschaft der Filobasidiaceae und Tremellaceae (OLIVE, 1947; OBERWINKLER & al., 1983). Die humanpathogene Gattung *Filobasidiella* bildet im Unterschied zu *Filobasidium* noch repetitive Basidiosporen aus. Ein enormes Maß an genetischer Plastizität wurde für die beiden Varietäten des *Filobasidiella*-Anamorphs, *Cryptococcus neoformans* var. *neoformans* bzw. var. *gattii*, bekannt. Ein ausgeprägter Polymorphismus ließ sich sowohl für die Kern- (n) (POLACHECK & LEBENS, 1989) als auch für die (mt-DNS) (VARMA & KWON-CHUNG, 1989) belegen. Die Existenz solcher Polymorphismen (unfixierte n- u. mt-DNS) unterstreicht den phylogenetisch ursprünglichen Charakter parasitischer Vertreter. Solche Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismen (RFLP) scheinen in Zukunft für ein Verständnis sympatrischer Artbildungsprozesse bedeutungsvoll (PRILLINGER, 1987).

Filobasidium-Arten wurden bisher überwiegend von abgestorbenen Pflanzenresten isoliert. OLIVE (1963) zieht bei der erstmaligen Isolation von *F. floriforme* auch eine mycoparasitische Vergesellschaftung mit einer *Alternaria*-Art in Erwägung. Die Isolate von *C. neoformans* var. *neoformans* stammen bisher weitgehend aus Vogelkot. Aufgrund einer spezifischen Vergesellschaftung von *C. neoformans* var. *gatti* mit *Eucalyptus camaldulensis* vermuten ELLIS & PFEIFFER (1990), daß auch die var. *neoformans* primär mit Pflanzen vergesellschaftet ist.

Auffallend einheitlich ist für alle *Filobasidium*-Arten und *Filobasidiella neoformans* das Fortpflanzungssystem. Nach KWON-CHUNG

(1988) sind alle Arten (*Filobasidiella neoformans*, *Filobasidium capsuligenum*, *F. floriforme*, *F. uniguttulatum*) heterothallich. Ihr Fortpflanzungsverhalten wird stets von einem Faktor mit zwei verschiedenen Genen kontrolliert.

Heterogen sind hingegen die Ubichinon-Daten für die Gattung *Filobasidium* (Q-9: *Filobasidium uniguttulatum*; Q-10: *F. floriforme*, *F. capsuligenum*; Tab. 2. SUGIYAMA & al., 1985; KWON-CHUNG, 1988). Ein Ubichinon Q-10 ist auch für *Filobasidiella neoformans* bekannt (KWONG-CHUNG, 1988).

Tremellaceae

Aufgrund zahlreicher jüngerer Daten wurde die Ordnung der Tremellales von BANDONI (1984) neu definiert. Sie umfaßt heute eine stark eingeschränkte Gruppe von Organismen, denen die folgenden Merkmale gemeinsam sind:

1. Überwiegend Taxa mit haploidem Hefe-Stadium (Fig. 1 f,g).
2. Charakteristische dolipore Septen mit schalenartigen Parenthesom-Elementen (KHAN & KIMBROUGH, 1980; OBERWINKLER, 1985; ausgeschlossene Arten vgl. *Dacrymyces*-Typ). Übergänge zu den einfachen Doliporen der Filobasidiaceae und Carcinomycetaceae lassen sich aber häufig im Verlauf der Individualentwicklung feststellen (*Tremella encephala*, *T. mesenterica*: OBERWINKLER & BANDONI, 1982a). Das Auffinden des *Tremella*-Septenporus bei *Filobasidium capsuligenum* (MOORE & KREGER-VAN RIJ, 1972) bestätigt erneut die nahe Verwandtschaft der Filobasidiaceae zu den Tremellaceae.
3. Basidien mit 2–4 Basidiosporen.
4. Mycoparasitismus (BEZERRA & KIMBROUGH, 1978).
5. Tremelloide Haustorien (OLIVE, 1947).
6. Hefe-Stadien sind durch das Vorhandensein von Xylose als Zellwandzucker und durch die Bildung von EAS charakterisiert.

Über die Bedeutung dieser extrazellulären amyloiden Substanzen liegen bisher kaum Untersuchungen vor (WEIJMAN & GOLUBEV, 1988). Es kann aber kaum Zweifel bestehen, daß sie eine wesentliche Anpassung an das trockene Landmilieu darstellen. Inwieweit sie für eine rasche Wiederbefeuchtung, als Austrocknungsschutz oder für Hefen- und Hyphenzusammenlagerungen eine Rolle spielen, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Es liegt nahe, daß auch das rasche Wiederaufleben von Fruchtkörpern der Tremellales nach vollständiger Austrocknung in Zusammenhang mit den extrazellulären amyloiden Substanzen steht. Ein Vergleich mit den EAS der *Taphrina*- und *Protomyces*-Arten (PRILLINGER & al.,

1990a) sollte Aufschluß geben, inwieweit dieses Merkmal vielleicht polyphyletisch entstanden ist und damit als abgeleitet einzustufen wäre.

Die bisher vorliegenden Daten zur chemischen Struktur dieser extrazellulären Polysaccharide bestätigen die nahe Verwandtschaft der Filobasidiaceae (*Filobasidiella*: BHATTACHARJEE & al., 1978, 1979) und Tremellaceae (*T. mesenterica*: FRASER & al., 1973).

In der vorliegenden Arbeit wurden bisher nur Arten der Tremellaceae untersucht. Aus der monotypischen Familie der Tetragonomycetaceae fehlen bisher Hinweise auf Hefe-Stadien. Bei der auf Sklerotien (wahrscheinlich aus *Rhizoctonia*-Komplex), in feuchten Biotopen, parasitierenden Art *Tetragonomycetes uliginosus* dienen die dickwandigen Basidien als Verbreitungseinheiten und keimen mit Hyphen aus (OBERWINKLER & BANDONI, 1981). OBERWINKLER & BANDONI (1981) verglichen diesen derbwandigen, kokkalen Basidien-Typ mit der morphologisch sehr ähnlichen Konidienbildung bei *Tremella obscura*, *T. polyporina* und *Platygløea abdita*. Sollte sich ihre Vermutung in Zukunft bestätigen lassen, daß es sich bei den vegetativen dikaryotischen Konidien von *T. obscura*, *T. polyporina* und *P. abdita* und den meiotischen Basidien von *Tetragonomycetes uliginosus* um homologe Strukturen handelt, böte sich auch im *Tremella*-Typ die Möglichkeit an, kokkale Basidien an den Anfang der Meiosporangien-Evolution bei Basidiomyceten zu stellen (Fig. 2; vgl. *Ustilago*-Typ: PRILLINGER & al., 1990b).

Hefe-Stadien der beiden Sirobasidiaceae-Gattungen *Filobasidium* und *Sirobasidium* standen bisher nicht zur Verfügung. Im Unterschied zu den Tremellaceae finden sich bei den vermutlich ursprünglicheren Sirobasidiaceae die kreuzseptierten Basidien in Ketten (BANDONI, 1988). Zudem scheinen die tremelloiden Haustorien zu fehlen.

Eine phylogenetisch sehr interessante Stellung zwischen Sirobasidiaceae und Tremellaceae nimmt die in Hysterothezien von Hypodermataceae (*Hypoderma* und *Lophodermium*) parasitierende Gattung *Sirotrema* ein (BANDONI, 1986). Bei den beiden Arten dieser Gattung finden sich alle Übergänge von querseptierten zu längsseptierten Phragmobasidien (Fig. 2). Bei *S. translucens* lassen sich zudem schöne Übergangsstadien zwischen Haken- und Schnallenbildung beobachten. Die Möglichkeit einer Homologie dieser Strukturen wurde von PRILLINGER (1984; S. 279) hervorgehoben.

Weniger deutlich, aber noch gut erkennbar, treten intermediäre Stadien von auricularioiden und tremelloiden Phragmobasidien auch bei *Tremella indecorata* auf (Fig. 3c,d). Die zweizellig querseptierten Phragmobasidien-Varianten von *T. indecorata* gleichen zumindest morphologisch auch Teleutosporen von Rosten (vgl. Tab.

3: Hefe-Isolate aus Uredinales). *T. indecorata* parasitiert wie die Gattung *Sirotrema* ebenfalls auf Ascomyceten (*Diatrype stigma*).

Ähnlich unfixierte Meiosporangien mit Übergängen von auricularioiden zu tremelloiden Phragmobasidien finden sich noch in der Tremellaceen-Gattung *Trimorphomyces* (Fig. 1f). Als bisher einzige Art ist *T. papilionaceus* als Mycoparasit in den Sporodochien von Deuteromyceten (*Arthrinium sphaerospermum*) auf Gräsern (*Dactylis*, *Phalaris*, *Phyllostachys*) bekannt. *T. papilionaceus* bildet sowohl haploide als auch dikaryotische Hefe-Stadien (Fig. 1f). Letztere gehen aus charakteristischen schmetterlingsförmigen Konidien hervor (OBERWINKLER & BANDONI, 1983).

Innerhalb der Heterobasidiomyceten mit auricularioiden Basidien scheint vor allem die vermutlich heterogene Gattung *Platygløea* geeignet, nach weiteren Vertretern des *Tremella*-Hefe-Typs zu suchen. Während *P. peniophorae* dem *Microbotryum*-Typ zugeordnet werden konnte (PRILLINGER & al., 1991), sprechen bei *P. fimetaria* die von OBERWINKLER & BANDONI (1982a) beobachteten tremelloiden Haustorien deutlich für eine Zugehörigkeit dieser Art zum *Tremella*-Typ.

Die auf *Aleurodiscus* parasitierenden *Tremella*-Arten (*T. mycophaga*: heterothallisch, viersporig, mit Schnallen; *T. simplex*: haploid apomiktisch, zweisporig, ohne Schnallen) werden von OBERWINKLER & BANDONI (1982b) als ein interessantes Modell für die phylogenetische Entwicklung von Holobasidien erachtet. Durch eine Reduktion des Septums in der Basidie von *T. simplex* läßt sich die zweizellige Phragmobasidie leicht in eine einfache Holobasidie überführen (vgl. *Sebacina penetrans*). Ein im Verlauf von Evolutionszeiträumen häufig erfolgter Wechsel von homothallischen und heterothallischen Fortpflanzungssystemen wird von PRILLINGER (1986, 1987) neben dem Dimorphismus für die Entstehung der Artenvielfalt bei Pilzen als wesentlich erachtet. Der haploiden Apomixis, dem wohl einfachsten und ursprünglichsten homothallischen Fortpflanzungssystem wird von PRILLINGER (1982a, 1986, 1987) eine wichtige Rolle in der Mikro- und Makroevolution höherer Pilze beigemessen. Die wesentlich höhere Plastizität der haploiden Nachkommenschaft bei dikaryotischen Hutpilzen wurde von STAHL (1976), STAHL & ESSER (1976) und PRILLINGER & SIX (1983) gezeigt. Daß über diesen Weg oft Eingenmutationen zu augenfälligen morphologischen Veränderungen führen, ist bei *Panus* bzw. *Lentodinium* (Pileat – Gastroid: ROSINSKI & ROBINSON, 1968) und *Polyporus* (Pileat – Resupinat: PRILLINGER, 1986) durch Beispiele sichergestellt. Obwohl bisher experimentelle Daten zur Mikroevolution fehlen, fällt auf, daß haploid apomiktische Sippen besonders bei mycoparasitischen Pilzen mit Hefe/Hyphe-Dimorphismus verbreitet sind (*T. simplex*, *Carcinomyces effibulatus*, *Syzygospora subsolida*; vgl. GINNS, 1986).

Das Fortpflanzungssystem der bisher untersuchten Sirobasidiaceae und Tremellaceae (ausführliche Hinweise: BANDONI, 1988) ist weitgehend mit jenem von *Ustilago maydis* vergleichbar (PRILLINGER & al., 1990b). Es liegt hetero-bifaktorielle Heterothallie vor.

Inwieweit die mycoparasitischen „Doppelorganismen“ (meist mit *Stereum*-Arten) *T. encephala*, *T. aurantia*, *T. tremelloides*, *T. spectabilis* und *T. steidleri* interessante Modellsysteme für eine phylogenetische Evolution der Heterothallie sind, bleibt zunächst noch unbeantwortet (vgl. *Mucor* – *Parasitella* bzw. *Chaetocladium*: PRILLINGER, 1982b, 1987). Daß ein Erkennen solcher „Doppelorganismen“ auch heute noch größere Schwierigkeiten bereiten kann, läßt sich mit *Heterocephalacria solida* gut belegen. Die Art wurde als clavarioide *Tremella* von BERTHIER (1980) publiziert. GINNS (1986) hat die „Doppelnatur“ dieser clavarioiden *Tremella* geklärt und einen neuen mycoparasitischen Vertreter der *Carcinomycetaceae* beschrieben (*Syzygospora solida*; zur Problematik der Namensgebung vgl. *Carcinomycetaceae* im folgenden). Als Wirtsorganismus ließ sich eine *Marasmius*-Art (*M. pallidocephalus*) identifizieren.

Wichtig bleibt festzustellen, daß sich alle diese mycoparasitischen Beziehungen entwicklungsbiologisch auf einer Stufe finden, wo die trichalen Hyphensysteme der Basidiomyceten von ihren Wirtsorganismen unabhängig werden (Fig. 4; PRILLINGER & al., 1990a, b, 1991).

Während beim *Ustilago*-Typ überwiegend das pseudotrichale Hyphen-Stadium eine Unabhängigkeit von der Wirtspflanze gewinnt (PRILLINGER & al., 1990c), setzt sich diese Höherentwicklung beim *Tremella*-Typ auf der trichalen Stufe fort. Das dikaryotische Hyphenstadium wird innerhalb des *Tremella*-Typs von Wirtsorganismen unabhängig. Ein noch im *Ustilago*-Typ verbreitetes pseudotrichales Stadium mit einem innerhalb der Hyphne kriechenden Protoplasten (PRILLINGER, 1987) ist bei den Organismen des *Tremella*-Typs weitgehend verschwunden. Das Wachstum des dikaryotischen Myzels ist langsam (BANDONI, 1988). In seltenen Fällen werden bereits auch saprotrophische Fruchtkörper in Kultur ausgebildet (*T. globospora*: BROUGH, 1974).

Inwieweit *T. globospora* eine Sonderstellung innerhalb der Gattung *Tremella* einnimmt, ist zur Zeit noch unklar. Die in Perithezien von Pyrenomyceten (*Valsa*, *Diaporthe*) parasitierende Art läßt sowohl Abweichungen in der Ultrastruktur der Septen (statt schalenförmige, lange röhrenförmige Parenthosome: OBERWINKLER, 1985) als auch in der Ubichinon-Ausstattung erkennen (Tab. 4). Verschieden von den übrigen bisher untersuchten *Tremella*-Arten mit Ubichinon Q-10 findet sich bei *T. globospora* Coenzym Q-9 als vorherrschende Komponente. Da bei mehreren Stämmen von *T. mesenterica* sowohl Ubichinon Q-9 als auch Q-10 (z.B. *T. mesenterica* FO

23806: Q-9: 29%, Q-10: 65%; Tab. 4) nachgewiesen wurden, muß innerhalb der Gattung *Tremella* die Verwendung des Ubichinons als Gattungskriterium zunächst in Frage gestellt werden. *T. mesenterica* vergleichbare Ubichinon-Daten sind nach KURAISHI & al. (1985) für *Phaeocreopsis hypoxyloides*, *Terfezia gigantea*, *Morchella esculenta* und nach BILLON-GRAND (1989) auch für die Hefe-Art *Pichia methanolica* bekannt. Die Ubichinone Q-7 und Q-8 kommen bei dieser Art in nahezu gleichen Anteilen vor.

Carcinomycetaceae

Mit den Carcinomycetaceae umfaßt der *Tremella*-Typ eine Gruppe von mycoparasitischen Heterobasidiomyceten, welche auf Homobasidiomyceten häufig „krebsartige“ hypertrophe Wucherungen oder kleinere pustelförmige Fruchtkörper ausbilden (OBERWINKLER & BANDONI, 1982a). In der Familie finden sich zur Zeit drei Gattungen. *Christiansenia* und *Syzygospora* parasitieren auf corticioiden Aphyllophorales (*Phanerochaete cremea* (HAUERSLEV, 1969) bzw. eine nicht identifizierbare Corticiaceae). Die Gattung *Carcinomyces* kommt mit mehreren Arten auf Blätterpilzen vor (*Collybia butyracea*, *C. dryophila*, *Marasmius pallidocephalus*; GINNS & SUNHEDE 1978; OBERWINKLER & al., 1984; GINNS, 1986).

Ein Versuch von GINNS (1986), die drei Gattungen wieder zu vereinen (*Syzygospora*), scheint unglücklich, da sich zu den von OBERWINKLER & BANDONI (1982a) vorgeschlagenen morphologischen und Wirt-Merkmalen inzwischen auch eine verschiedene Morphologie der Hefe-Stadien (*Christiansenia*: rundlich – ellipsoid, Fig. 1e; *Carcinomyces*: länglich, OBERWINKLER & BANDONI, 1982a; eigene Beobachtung) und gattungsspezifische Ubichinon Daten (*Christiansenia*: Q-10, *Carcinomyces*: Q-9; KURAISHI & al., 1985) hinzufügen lassen.

Das Beispiel der „Exobasidien-ähnlichen“ Hefe-Stadien von *Carcinomyces* ist zudem geeignet, deutlich zu machen, daß es unmöglich ist, über die Hefemorphologie phylogenetische Schlußfolgerungen abzuleiten (Tab. 2; PRILLINGER & al., 1990b; bzw. *Microbotryum scorzonerae* PRILLINGER & al., 1991).

Allen Arten der Carcinomycetaceae sind komplexe Holobasidien, wie sie sich bei zahlreichen Homobasidiomyceten mit hornförmig gekrümmten Sterigmen finden, gemeinsam. Im Unterschied zu den einfachen Holobasidien sind diese komplexen Holobasidien Fusionsprodukte aus den vier Teilen einer längsseptierten *Tremella*-Basidie. Interessante Übergänge (partiell septierte Holobasidien) finden sich noch bei *Syzygospora alba* (OBERWINKLER & BANDONI,

1982a; Fig. 2) sowie bei den auf *Marasmius* parasitierenden *Carcinomyces*-Arten (OBERWINKLER & BANDONI, 1982a; GINNS, 1986).

Ähnliche partiell längsseptierte Holobasidien sind für *Tremello-dropsis tuberosum* (CRAWFORD, 1954; OBERWINKLER, 1972) und die Gattungen *Metabourdotia* (OLIVE, 1957) und *Pseudotulasnella* (LOWY, 1964) bekannt.

Neben den komplexen Holobasidien treten bei den auf corticioiden Aphylophorales parasitierenden Gattungen *Christiansenia* und *Syzygospora* noch vegetative Konidienträger in den Hymenien auf. Diese gleichen morphologisch weitgehend reduzierten, querseptierten auricularioiden Basidien. An diesen bilden sich die für die Gattung *Syzygospora* namengebenden Zygokonidien aus (vgl. OBERWINKLER & BANDONI, 1982a).

Die Zahl der Sterigmen ist in der Gattung *Christiansenia* noch unfixiert (4–6), *Syzygospora* und die *Carcinomyces*-Arten besitzen jeweils 4 Sterigmen. In der Gattung *Carcinomyces* finden sich aber sowohl auf *Collybia* als auch auf *Marasmius* haploid apomiktische, zweisporige Sippen. Für letztere fehlen bisher noch cytologische Daten in der Literatur.

Für ein Verständnis von Artbildungsvorgängen bleibt wichtig festzustellen, daß sich die jeweils drei verschiedenen auf *Collybia dryophila* und *Marasmius pallidocephalus* beschriebenen *Carcinomyces*-Arten (*Syzygospora* nach GINNS, 1986) ausschließlich durch mikroskopische Merkmale wie Anzahl und Größe der Basidiosporen oder Bildung von Schnallen unterscheiden lassen. Die festgestellten artspezifischen Unterschiede sind dabei weitgehend auf eine Veränderung des Fortpflanzungssystems [Heterothallie – Homothallie (haploide Apomixis); vgl. PRILLINGER, 1982a,b, 1987] zurückzuführen (GINNS & SUNHEDE, 1978; GINNS, 1986). Ob die jeweils drei Arten tatsächlich schon genetisch isoliert sind, wurde bisher nie geprüft.

Eigene Untersuchungen mit dem Hefe-Stadium von *Collybia tuberosa* und *C. cookei* haben ergeben, daß sich genetische Veränderungen über die Kultur des Hefe-Stadiums sehr bald einstellen. Nach einjähriger Kultur als Hefe war keines unserer *Collybia*-Hefeisolate mit haploiden Myzelstämmen mehr kreuzbar (PRILLINGER & al., 1989; PRILLINGER, unveröff.).

Mit dem Hefe/Hyphe-Dimorphismus ist somit ein entscheidender systeminhärenter genetischer Isolationsmechanismus gegeben, welcher sympatrische Artbildungsvorgänge auf einfache Weise zu erklären vermag (PRILLINGER, 1986). Ein im Hefe- und Hyphe-Stadium der *Collybia*-Arten über DNS-Klonierungs- und Hybridisierungs-Experimente nachgewiesener Kern-DNS Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus erhärtet diese Interpretation weiter (PRILLINGER & ALTENBUCHNER, in Vorbereitung).

Bei den auf *Collybia dryophila* parasitierenden *Carcinomyces*-Arten (*C. effibulatus*, *C. mycetophilus*) treten gastroide Basidien (ohne Schleudersporenmechanismus) auf. GINNS (1986) vermutet, daß sich diese sekundär gastroiden Basidien aufgrund einer spezifischen Verbreitung der Basidiosporen durch Arthropoden entwickelt haben.

Der in der Familie der Carcinomycetaceae damit offenkundig werdende, rasche Übergang von Schleudersporenbasidien (*Christiansenia*, *Syzygospora*) zu gastroiden Basidien (*Carcinomyces*) unterstreicht ein Konzept von OBERWINKLER (1977, 1985), wonach sich gastroide Fruchtkörperbaupläne polyphyletisch entwickelt haben.

In ihren physiologischen Eigenschaften gleichen die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten *Christiansenia pallida* und *Carcinomyces mycetophilus* weitgehend den Hefeisolate aus den Homobasidiomyceten *Asterophora lycoperdoides* und *A. parasitica* (LAASER & al., 1988, 1989) sowie einigen *Tremella*-Arten mit breitem Substratspektrum (*T. aurantia*, *T. encephala*, *T. fuciformis*, *T. indecorata*, *Trimorphomyces papilionaceus*; LAASER, 1989). Charakteristisch für diese tremelloiden Hefen mit breitem Substratspektrum scheint der oxidative Abbau von Lactose, Raffinose und Melezitose. Von den Hefe-Isolaten aus *Asterophora* unterscheiden sich die Hefe-Stadien von *Ch. pallida* und *C. mycetophilus* durch eine positive Nitrat- und Nitritverwertung bzw. durch ein Fehlen der Resistenz gegenüber 1000 ppm Cycloheximid.

Mit den genannten Arten stimmen *Ch. pallida* und *C. mycetophilus* auch gut in ihren qualitativen und quantitativen Zellwand- Neutralzuckerspektren überein. Aus dem noch vorhandenen Fucose-Anteil darf vermutet werden, daß *Ch. pallida* als die ursprünglichere Art einzustufen ist (Tab. 2; vgl. unfixierte Sterigenzahl: HAUERSLEV, 1969; OBERWINKLER & al., 1984).

Eine *Ch. pallida* und *C. mycetophilus* vergleichbare Zellwandzusammensetzung findet sich auch bei *Filobasidium floriforme* (Tab. 2).

Mit den Filobasidiaceae ist den Carcinomycetaceae auch eine weitgehende Übereinstimmung in der Ultrastruktur ihrer Septen gemeinsam. Bisher wurden für alle Gattungen einfache Doliporen ohne Parenthesom gefunden (OBERWINKLER & BANDONI, 1982a; OBERWINKLER & al., 1984).

Mit tremelloiden Haustorien – sie fehlen bisher nur den *Carcinomyces*-Arten auf *Collybia dryophila* (OBERWINKLER & BANDONI, 1982a; GINNS, 1986) – und einer ontogenetischen Hefephase besitzen die Carcinomycetaceae zwei weitere Merkmale, anhand derer sie sehr gut in den *Tremella*-Typ eingeordnet werden können.

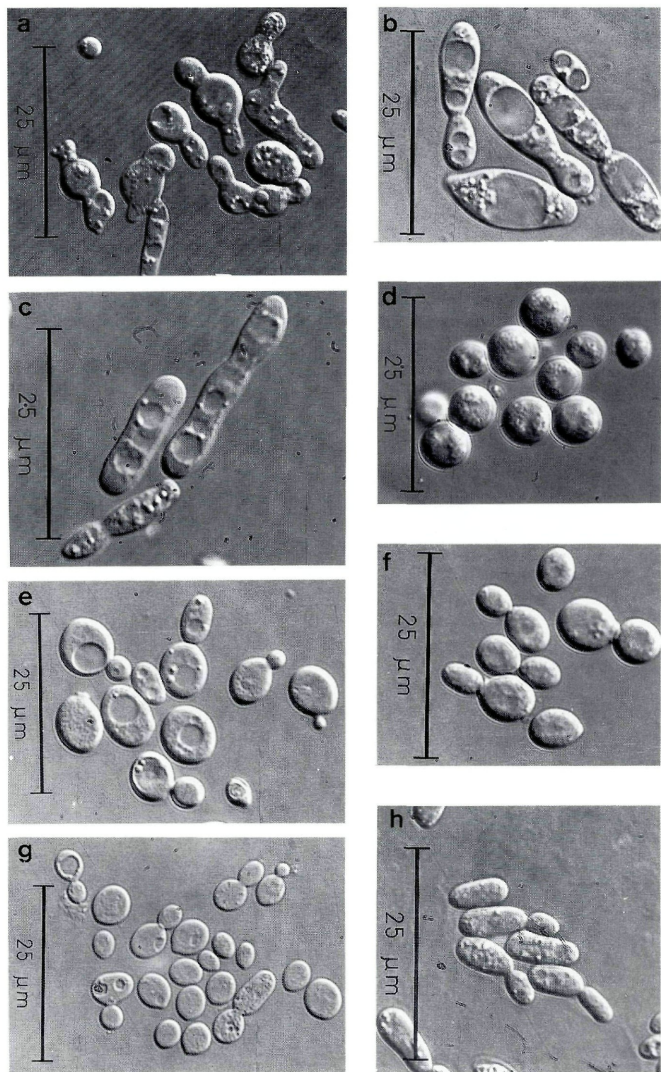


Fig. 1. – Hefe-Stadien von Vertretern des *Dacrymyces*- und *Tremella*-Typs. - a) *Calocera cornea*. - b) *Cryptococcus humicolus*. - c) *Trichosporon dulcimum*. - d) *Sebacinia penetrans*. - e) *Christiansenia pallida*. - f) *Trimorphomyces papilionaceus*. - g) *Tremella indecorata*. - h) *Cystofilobasidium capitatum*. - Kulturen aus später logarithmischer Wachstumsphase; GYP-Medium.

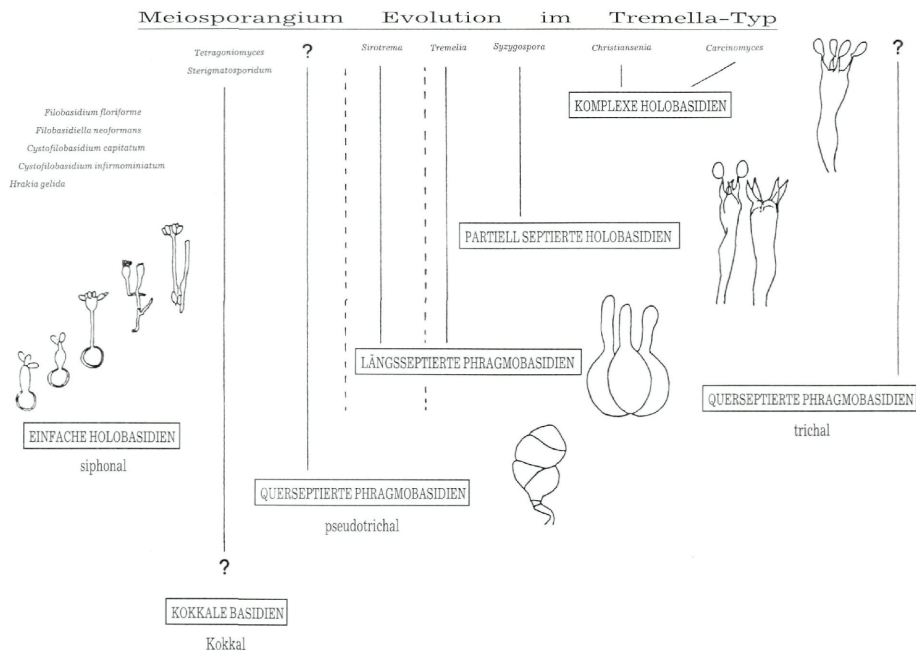


Fig. 2. – Meiosporangien: Evolution innerhalb des *Tremella*-Typs.

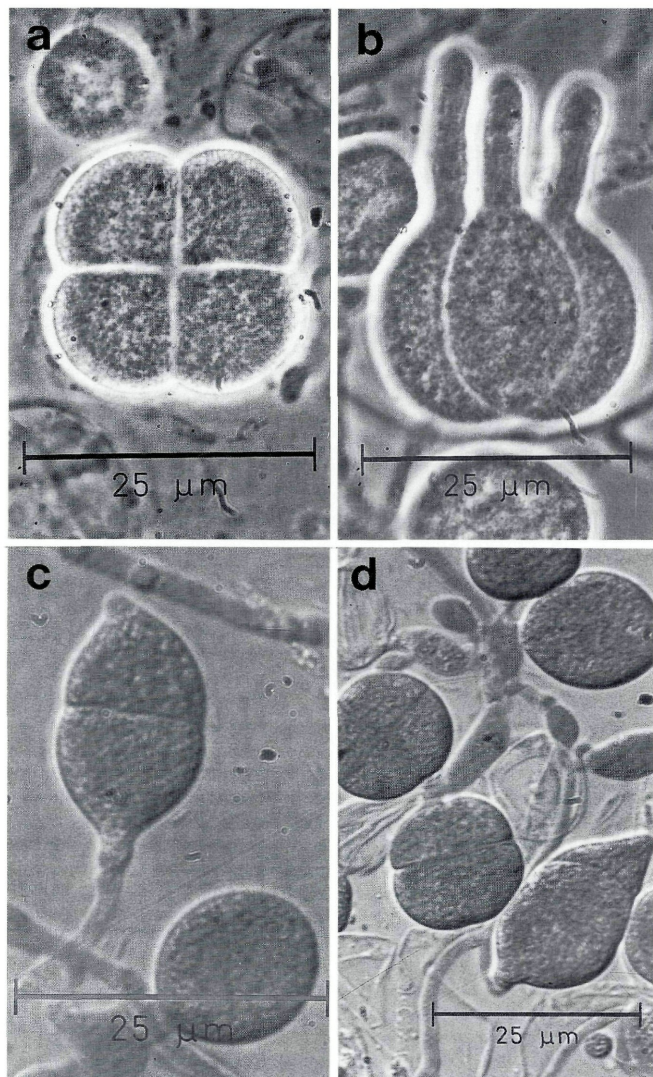


Fig. 3. – Unfixierte (*Tremella indecorata*) und fixierte (*T. mesenterica*) Meiosporangien der Tremellaceae. – a,b) *T. mesenterica*: längsseptierte Phragmobasidie. – c,d) *T. indecorata*: quer- und längsseptierte Phragmobasidien.

Cryptococcus, Phaffia

Aufgrund von Ganzzellhydrolyse-Neutralzucker-Daten und jüngeren Untersuchungen zur Physiologie (GOLUBEV & BLAGODATSKAYA, 1978; GOLUBEV, 1981) und Ultrastruktur der Zellwand wurden die Gattungen *Candida*, *Rhodotorula* und *Cryptococcus* von WELJMAN & al. (1988) neu formuliert und abgegrenzt. Das neue Gattungskonzept von WELJMAN & al. (1988) stimmt zwar in wesentlichen Zügen mit der in dieser Arbeit vertretenen Auffassung von *Cryptococcus* überein. Da in den vorliegenden Untersuchungen eine umfangreiche Zahl von teleomorphen Hefe-Stadien der Tremellales und Filobasidiales miteinbezogen wurde (vgl. LAASER, 1989), sei an einem physiologischen Merkmal der obigen Autoren – oxydative Verwertung von D-Glucuronat – Kritik gestattet.

Als Differenzierungsmerkmal für die Gattung *Cryptococcus* gelten nach unserer Auffassung (Tab. 2):

1. Positiver DBB-Test.
2. Die Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen.
3. Die Gegenwart von Xylose als Zellwandzucker.
4. Eine Dominanz von Glukose (70 – 97 %) gegenüber Mannose (0 – 20 %) in den quantitativen Zellwandzuckerspektren.

Weitere physiologische Merkmale wie der oxydative Abbau (Assimilation) von D-Glucuronsäure bzw. ihrer Salze sowie von myo-Inosit haben nur affirmativen Charakter. In der oxydativen Verwertung von D-Glucuronat lassen bereits die beiden haploiden Kreuzungstyp-Stämme von *Tremella globospora* Unterschiede erkennen (LAASER, 1989). D-Glucuronat wird auch von den Hefe-Stadien von *T. mesenterica*, *T. brasiliensis* und *T. coalescens* nicht abgebaut. Ähnliches gilt für die Assimilation von myo-Inosit. Kein oxydativer Abbau von myo-Inosit wurde bei den folgenden Stämmen gefunden: *T. fuciformis*, *T. samoensis*, *T. globospora*, *T. brasiliensis*, *T. mesenterica*, *T. coalescens* (LAASER, 1989; vgl. PHAFF & SPENCER, 1969). Eine Assimilation von D-Glucuronsäure und myo-Inosit findet sich zudem bei verschiedenen ustilaginoiden Hefen mit breitem Substratspektrum (z.B. *Ustilago filiformis*, *U. maydis*; LAASER, 1989; PRILLINGER & al. 1990b; vgl. Schema 1). Allen von uns bisher untersuchten Vertretern des *Protomyces*-Typ scheint hingegen eine oxydative Verwertung von D-Glucuronsäure, Erythrit und Lactose zu fehlen (vgl. MIX, 1954). Ein oxydativer Abbau von myo-Inosit wurde nur bei zwei *Taphrina*-Arten (*T. polystichi* CBS 379.39 und *T. virginica* CBS 340.55) gefunden (LAASER, 1989). In den physiologischen Untersuchungen von MIX (1954) erwiesen sich alle *Taphrina*-Arten als myo-Inosit negativ.

Da sich die genannten *Tremella*-Stämme aufgrund der Zellwandzucker-Daten und der Bildung von EAS problemlos in den

Tremella-Typ einordnen lassen (Tab. 2), muß die Aussagekraft der beiden physiologischen Merkmale eingeschränkt werden.

Als weitere Merkmale für die Gattung *Cryptococcus* können gelten:

Zellen rundlich, elliptisch, länglich gelegentlich amöboid (rhopodiale Organisationsstufe: PRILLINGER, 1987), meist mit Kapseln. Zellwand im EM lamellär geschichtet, enteroblastische Knospung multilateral – unilateral; überwiegend kokkal aber auch pseudotrachale und trichale Hyphen, Septen in Hyphen mit Doliporen, wenn pigmentiert: Carotinoide.

Aufgrund dieses Gattungskonzeptes sind als Synonyme von *Cryptococcus* zu betrachten: *Apiotrichum* STAUTZ (1931), *Atelosaccharomyces* DE BEURMANN & GOUGEROT (1909), *Dioszegia* ZSOLT (1957), *Naganishia* GOTO (1963), *Phaffia* MILLER & al. (1976), *Vanrija* R.T. MOORE (1980b) und *Melanocryptococcus* DELLA TORRE & CIFERRI (DELLA TORRE, 1964). Als Typus gilt die Art *C. mollis* KÜTZING.

Die von WEIJMAN & al. (1988) vorgenommene Eingliederung der Gattung *Phaffia* in die Gattung *Cryptococcus* scheint sinnvoll. Erstere läßt sich nur durch die Fähigkeit zur Fermentation von der Gattung *Cryptococcus* abgliedern (Tab. 2). Da sich das Merkmal der Fermentation vereinzelt in den verschiedensten Verwandtschaftsreichen vorfand (*Cystofilobasidium*, *Filobasidium*: Tab. 2; *Taphrina*: PRILLINGER & al., 1990a), teilen wir die Auffassung von VAN DIJKEN & al. (1986) und stellen den Fermentationstest als Gattungskriterium in Frage. Bisher vorliegende Sequenzdaten zur 18S und 25S rRNS sprechen allerdings gegen eine Eingliederung der Gattungen *Phaffia* und *Vanrija* in die Gattung *Cryptococcus* (GUÉHO & al., 1989; YAMADA, pers. Mitt.). Dies mag zeigen, daß die oben genannten Differenzierungsmerkmale derzeit noch nicht ausreichen, um eine gute Gattungsabgrenzung innerhalb der Gattung *Cryptococcus* zu gewährleisten. Bis zu einem Hinzukommen weiterer Merkmale wird deshalb zunächst auf eine Umbenennung der Gattung *Phaffia* verzichtet. Eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Phaffia* und *Cystofilobasidium* wurde bereits im Abschnitt über die Filobasidiales diskutiert (GUÉHO & al., 1989).

Nach dem vorliegenden Gattungskonzept finden sich in der Gattung *Cryptococcus* neben anamorphen Basidiomyceten-Hefen kokkale Einzellerstadien der Tremellales, Filobasidiales und Carinomycetaceae.

Bullera

Obwohl die Schleudersporen bildenden Hefen seit nahezu 100 Jahren bekannt sind (LASCHÉ, 1892 nach KLUYVER & VAN NIEL, 1925; vgl. FISCHER & BREBECK, 1894), und ihre Bedeutung für die Evolution

der Basidiomyceten von KLUYVER & VAN NIEL (1925) und BULLER (1933) hervorgehoben wurde, blieben sie in der Hefetaxonomie weitgehend unbeachtet. Im Standardwerk der Hefetaxonomie „The Yeasts“ (KREGER-VAN RIJ, 1984) finden sich in der 4. Auflage unter der Gattung *Bullera* 6 Arten. Inzwischen ist vor allem das Interesse japanischer Arbeitsgruppen an diesen Ballistosporen-Hefen groß. Innerhalb weniger Jahre wurden von NAKASE und Mitarbeitern (NAKASE, 1988, 1989) 16 neue *Sporobolomyces*- und *Bullera*-Arten beschrieben. Bei der Charakterisierung dieser Hefen wurden neben den klassischen Methoden auch eine Analyse des Neutralzuckerspektrums von Ganzzellhydrolysaten und des Ubichinon-Systems durchgeführt.

Über diesen Weg konnte sehr rasch gezeigt werden, daß die beiden Gattungen *Bullera* und *Sporobolomyces* heterogen sind (NAKASE, 1988, 1989).

Als unbrauchbar erwies sich vor allem das morphologische Merkmal, wonach die Gattung *Bullera* durch symmetrisch den Sterigmen aufsitzende, die Gattung *Sporobolomyces* hingegen durch asymmetrisch ansitzende Ballistosporen charakterisiert ist. NAKASE (1989) unterteilt gegenwärtig die Gattung *Bullera* in zwei Gruppen. Für die Typus-Gruppe sind farblose, gelbliche oder orange Hefekolonien mit symmetrischen Ballistosporen charakteristisch. Innerhalb der „Piricola“-Gruppe lassen sich hingegen alle Übergänge von symmetrisch bis zu typisch asymmetrisch (*B. punicea*) ansitzenden Schleudersporen finden.

In der vorliegenden Arbeit wurde das qualitative und quantitative Neutralzuckerspektrum von drei *Bullera*-Arten untersucht. In Einklang mit NAKASE (1988, 1989) findet sich bei *B. alba* und *B. dendrophila* der Zellwandzucker Xylose. Ebenso entspricht das quantitative Verhältnis von Glukose zu Mannose dem *Tremella*-Typ. Ein deutlich verschiedenes Hefezellwand-Neutralzuckerspektrum ist hingegen für *B. tsugae* charakteristisch. Das qualitative und quantitative Neutralzuckerspektrum dieser Art entspricht der Gattung *Sporobolomyces*. *B. tsugae* wurde deshalb dem *Microbotryum*-Typ zugeordnet (PRILLINGER & al., 1991).

Als Differenzierungsmerkmale für die Gattung *Bullera* gelten nach unserer Auffassung:

1. Positiver DBB-Test.
2. Der Besitz von Ballistosporen.
3. Die Bildung von extrazellulären amyloiden Substanzen.
4. Die Gegenwart von Xylose als Zellwandzucker.
5. Eine Dominanz von Glukose (50 – 97%) gegenüber Mannose (0 – 40%) in den quantitativen Zellwandzuckerspektren.

Nach NAKASE (1988, 1989) ist allen 14 bisher bekannten *Bullera*-Arten das Ubichinon Q-10 gemeinsam. Für mehrere noch nicht beschriebene Arten mit dem Ubichinon Q-9 werden Beziehungen zu

Itersonilia vermutet (NAKASE & SUZUKI, 1986). Ob sich in der Gattung *Bullera* auch Übergänge zwischen Arten mit dem Ubichinon Q-9 und 10 finden, wie dies in der vorliegenden Arbeit für *Tremella mesenterica* gezeigt wurde, ist nicht bekannt.

In den oben genannten Differenzierungsmerkmalen stimmt die Gattung *Bullera* weitgehend mit der Gattung *Cryptococcus* überein. Allein das Schleudersporenmerkmal erlaubt eine eindeutige Unterscheidung. Da dieses häufig in Kultur verloren geht (NAKASE, 1988; eigene Beobachtungen), kann kein Zweifel bestehen, daß zwischen beiden Gattungen Übergänge existieren.

Der rasche Verlust des Schleudersporenmerkmals in Kultur dürfte mit ein Grund sein, daß es bis heute nicht gelungen ist, *Bullera*-Arten einzelnen Vertretern der Sirobasidiaceae oder Tremellaceae, soweit diese zur Sekundärsporenbildung befähigt sind, zuzuordnen. BANDONI (1988) gelang es bisher einmal, durch Kreuzungsexperimente von *Bullera*-Arten ein dikaryotisches Myzel zu kultivieren. An dem Myzel ließen sich die für *Tremella*-Arten charakteristischen Haustorien nachweisen. Eine Weiterentwicklung zu Fruchtkörpern blieb aber aus.

Hefe-Isolate aus Rostpilzen (Uredinales)

Obwohl die Rostpilze im Verlauf ihrer Basidiosporenbildung cytologisch noch eindeutige Beziehungen zu den Basidiomyceten-Hefen erkennen lassen (BAUER, 1988), tritt eine Hefe-Phase in ihrer ontogenetischen Entwicklung nicht mehr auf. Als vegetative Einzeller-Stadien sind bisher nur aus Basidiosporen hervorgehende Schleudersporen (Sekundärsporen) bekannt (OBERWINKLER, 1978; BAUER, 1986, 1988).

Alle von DEML & al. (1982a,b) und in der Folge von BAUER (1988) und unserer Arbeitsgruppe isolierten Hefen aus Pyknidien von verschiedenen Rostpilzen (Tab. 3) erwiesen sich mit den Myzelien, von denen sie unter aseptischen Bedingungen isoliert wurden, als nicht identisch. Dies wurde von BAUER (1988) über einen Vergleich der Ultrastruktur der Spindelpolkörper sowie in der vorliegenden Arbeit durch eine Analyse des Ubichinon-Systems deutlich gemacht (Tab. 3). In Myzelkulturen von Rostpilzen wurden von SUGIYAMA & al. (1988) stets das Ubichinon Q-9 als Hauptkomponente gefunden (untersuchte Arten: *Pucciniastrum boehmeriae*, *Melampsora epitea*, *M. humilis*, *Gymnosporangium asiaticum*, *Puccinia coronata*).

Aus den in Tab. 3 zusammengestellten Daten fällt auf, daß sich die Hefe-Isolate aus Rostpilzpyknidien zwei Gruppen zuordnen lassen. Ascomyceten-Hefen (cf. *Metschnikowia*: bisher keine Ascosporen gefunden) mit dem Ubichinon Q-9 wurden spezifisch aus *Gym-*

nosporangium-Arten isoliert, in allen übrigen Rostpilzpyknidien finden sich Basidiomyceten-Hefen, die eindeutig dem *Tremella*-Typ zuzurechnen sind. Mit Ausnahme von *Gymnosporangium* stehen auch diese Daten in gutem Einklang mit den Nukleotidsequenzen der 5S rRNS von GOTTSCHALK & BLANZ (1985). Eine physiologische Charakterisierung einer größeren Zahl weiterer Isolate findet sich bei LAASER (1989).

Aus dem Haplonten-Wirtsspektrum der untersuchten Rostpilz-Hefe-Isolate (*Puccinia albescens*: Adoxaceae; *P. bupleuri-falcati*: Apiaceae; *P. coronata*: Rhamnaceae; *P. poarum* und *P. punctiformis*: Asteraceae; *Endophyllum sempervivi*: Crassulaceae; *Coleosporium tussilaginis*: Pinaceae) geht hervor, daß es sich bei diesen tremelloiden Hefen um keine unspezifischen Oberflächenkontaminanten handeln kann. Ähnlich wie bei den artspezifischen Hefe-Isolate aus *Asterophora lycoperdoides* und *A. parasitica* (PRILLINGER, 1988; LAASER & al., 1989) muß auch bei den Hefe-Isolaten aus Uredinales eine sehr spezifische Vergesellschaftung vorliegen.

Aus der Häufigkeit des Auftretens dieser Hefen in der Natur und der Spezifität ihres Vorkommens darf geschlossen werden, daß es auf der kokkalen Hefe-Stufe bisher keinen zwingenden Grund gibt, welcher eine ursprüngliche Stellung der Uredinales im System der Basidiomyceten rechtfertigt (vgl. TAYLOR & WELLS, 1979).

Inwieweit die Uredinales möglicherweise auf sehr ursprüngliche Vertreter des *Tremella*-Typs zurückzuführen sind, bleibt zukünftigen Untersuchungen vorbehalten. Die Anordnung der Hefe-Typen in Fig. 4 erlaubt eine direkte Ableitung des *Tremella*-Typs sowohl vom *Microbotryum*- als auch vom *Protomyces*-Typ (vgl. Tremellales oben). Auf die morphologische Ähnlichkeit von aberranten *Tremella indecorata*-Probasidien und Teleutosporen von Rostpilzen sowie eine Herleitung der Hakenbildung von der Schnallenbildung bei *Sirotrema* (BANDONI, 1986; PRILLINGER, 1984) wurde ebenfalls im oberen Teil hingewiesen (Fig. 3).

Abzuwarten bleibt auch, inwieweit sich die Beobachtungen von BARRETO & EVANS (1988) an tropischen *Entyloma*-Arten und *Kordyana cubensis* (Exobasidiales: GÄUMANN, 1922; vgl. PRILLINGER & al., 1990b) weiter erhärten lassen. Für beide Gattungen werden Pyknidien beschrieben und die Möglichkeit einer näheren Verwandtschaft in Erwägung gezogen. Die Autoren ziehen zudem einen Vergleich mit den Pyknidien von Rostpilzen und schreiben: „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“.

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

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

USTILAGO-TYP

M: PHRAGMO- und EINFACHE
HOLOBASTIDIEN
ZV: EM mehrschichtig
ZUCKER: GLC; MAN; GAL
DBB +
Ph: UREASE +; EAS -
SS rRNS: TYP B (3)

SCHIZOSACCHAROMYCETALES

M: HEFEN MIT ENDOSPOREN
ZV: EM zweischichtig
ZUCKER: GLC; MAN; GAL
DBB -
Ph: UREASE +; EAS -
SS rRNS: INTERMEDIÄR (ASCO/BASIDIOMYCETEN)

MICROBOTRYUM-TYP

M: PHRAGMO- und EINFACHE
HOLOBASTIDIEN
ZV: EM mehrschichtig
ZUCKER: MAN; GLC; GAL; FUC; (RHA)
DBB +
Ph: UREASE +; EAS -
SS rRNS: TYP A (1,2)

DACRYMYCES-TYP

M: EINFACHE HOLOBASTIDIEN
ZV. u. SS rRNS wie
TREMELLA-TYP
Ph: UREASE +; EAS -

DACRYMYCES
CALOCERA
SEBACINA
TRICHOSPORON

MRAKIA
CYSTOFILOBASIDIUM
FILOBASIDIUM
TREMELLA
STERIGMATOSPORIDIUM
TRIMORPHOMYCES
CHRISTIANSENIA
CARCINOMYCES

CRYPTOCOCCUS
PHAFFIA
BULLERA
ITERSONILIA

TREMELLA-TYP

M: PHRAGMO, EINFACHE und
KOMPLEXE HOLOBASTIDIEN
ZV: EM mehrschichtig
ZUCKER: GLC; MAN; XYL
DBB +
Ph: UREASE +; EAS +
SS rRNS: TYP B (5)

PROTOMYCES-TYP

M: SIPHONALER KEIMSCHLAUCH
MIT ENDOSPOREN (=Ascus)
ZV: EM zweischichtig
ZUCKER: GLC; MAN; GAL; RHA
DBB -
Ph: UREASE +; EAS +
SS rRNS: BASIDIOMYCETEN-TYP (A,B)

Fig. 4. – Hefe-Typen der Basidiomyceten. – Phylogenetische Interpretation mit einer Zusammenfassung wichtiger morphologischer, anatomischer, physiologischer und molekularer Merkmale.

Zusammenfassung

Basidiomyceten mit Hefe-Stadien, deren ribosomale 5S rRNS dem Sequenzcluster 5 angehört, lassen sich über den *Dacrymyces*- und *Tremella*-Typ in zwei phylogenetisch nahe verwandte Entwicklungslinien auftrennen. Die nahe Verwandtschaft wird durch ein sehr ähnliches qualitatives Zellwand-Neutralzucker-Spektrum dokumentiert. Als Differenzierungsmerkmal läßt sich die Bildung extrazellulärer amyloider Substanzen verwenden. Der *Dacrymyces*-Typ umfaßt bisher neben Vertretern der *Dacrymycetales* die Gattungen *Sebacina* und *Trichosporon*. Aufgrund der über das Neutralzuckerspektrum des Hefe-Stadiums nachgewiesenen nahen Verwandtschaft von *S. penetrans* mit den *Dacrymycetales* einerseits und eines Fehlens von *Dacrymyceten* mit partiell septierten Holobasidien andererseits, werden die Holobasidien der *Dacrymycetales* als einfache Holobasidien interpretiert.

Eine enorme Plastizität des Meiosporangiums ist besonders unter den Vertretern des *Tremella*-Typs augenfällig. Von pseudotrichalen, querseptierten Phragmobasidien wie sie sich heute noch teilweise bei den *Sirotrema*-Arten finden, lassen sich sowohl die „tremelloide Basidie“ (mit Längsseptierung) als auch einfache Holobasidien der *Mrakia*-Arten oder der Filobasidiaceae ableiten. Über einen als ursprünglich interpretierten Fucose-Gehalt der Hefezellwände der *Mrakia*- und *Cystofilobasidium*-Arten sowie eines für Basidiomyceten selten Ubichinons (Q-8) werden die einfachen Holobasidien der Filobasidiaceae auf siphonale Keimstadien von Chlamydosporen zurückgeführt. Die komplexen Holobasidien der Carcinomycetaceae werden im Sinne von OBERWINKLER & BANDONI (1982a) als Fusionsprodukte von tremelloiden Basidien, mit sich anschließender Reduktion der Längssepten als Höherentwicklung auf der *Tremella*-Typ-Stufe interpretiert. Bisher isoliert und vermutlich an eine Verbreitung in feuchten Gebieten angepaßt, stehen die als Tetrasporangien fungierenden Basidien von *Tetragonomycetes uliginosus*. Ob hier ein derbwandiger Basidentyp auf der kokkalen morphologischen Organisationsstufe vorliegt (vgl. Hefebasidien: *Ustilago*-Typ; PRILLINGER & al., 1990b) müssen zukünftige Untersuchungen zeigen. Die Basidien von *Sterigmatosporidium polymorphum* entsprechen dem kokkalen Organisations-Typ hingegen weitgehend (KRAEPELIN & SCHULZE, 1982; KRAEPELIN, pers. Mitt.).

Trotz dieser enormen morphologischen Variabilität auf der trichalen Hefestufe ist der *Tremella*-Typ auf der kokkalen Hefe-Stufe sehr einheitlich und vereint die *Mrakia*-Arten, die Filobasidiales, Tremellales, Carcinomycetaceae und verschiedene imperfekte Hefen (*Cryptococcus*, *Phaffia*) und Hyphenpilze (*Itersonilia*) sowie die Schleudersporen-Hefe-Gattung *Bullera* zu einer natürlichen Abstammungsgemeinschaft.

Danksagung

Für zahlreiche anregende Diskussionen und die Übergabe interessanter Hefe-Isolate ist der Erstautor Frau Dr. G. KRAEPELIN und Prof. F. OBERWINKLER großen Dank schuldig. Wichtige Hefe-Stämme bzw. Frischmaterial wurden auch von Prof. K. WELLS (Davis, USA), Prof. J. GINNS (Ottawa, Kanada), Dr. T. NAKASE (Saitama, Japan), Dr. G. DEML, Dr. H. BESL, Dr. P. HOFFMANN und N. LUSCHKA in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt. Für die Unterstützung bei den Ubichinon Analysen haben wir Prof. G. HAUSKA, Dr. W. LOCKAU und Frl. B. ECKERLEIN zu danken. Prof. A. BRESINSKY, Prof. W. TANNER und Dr. L. LEHLE sei für die großzügige Förderung und materielle Unterstützung sowie Th. BACKE und A. DIETRICH für die Einführung und Hilfe bei der Textverarbeitung und meiner Frau J. PRILLINGER für die Geduld und Hilfe bei der Herstellung der Abbildungen herzlich gedankt. Frau S. KORCZ hat sich bei der Anzucht und sorgfältige Betreuung der Hefe-Kulturen verdient gemacht. Gefördert durch Sachmittel der DFG (Pr 238/4).

Literatur

- BANDONI, R.J. (1979). *Fibulobasidium*: a new genus in the Sirobasidiaceae. – Can. J. Bot. 57: 264–268.
- (1984). The Tremellales and Auriculariales: An alternative classification. – Trans. mycol. Soc. Japan 25: 489–530.
- (1986). *Sirotrema*: a new genus in the Tremellaceae. – Can. J. Bot. 64: 668–676.
- (1988). Taxonomic overview of the Tremellales. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 87–110.
- BARNETT, J.A., R.W. PAYNE & D. YARROW (1983). Yeasts characteristics and identification. 1st Ed. – Cambridge University Press. Cambridge, 811 pp.
- BARRETO, R. & 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.
- BAUER, R. (1986). Basidiosporenentwicklung und -keimung bei Heterobasidiomyceten. Teil A: Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an keimenden Rostpilzbasidiosporen. – Ber. Dtsch. bot. Ges. 99: 67–81.
- (1988). Uredinales – germination of basidiospores and pycnospores. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 111–125.
- BEHREND, G. (1890). II. Ueber *Trichomyces nodosa* (JUELH-RÉNOY); Piedra (Osorio). – Berliner Klin. Wochenschr. 27: 464–467.
- BERTHIER, J. (1980). Une nouvelle tremellale clavarioïde: *Heterocephalacria solida* gen. et sp. nov. – Mycotaxon 12: 111–116.
- BEURMANN, L. DE & H. GOUGEROT (1909). Les exascoses. – Tribune Méd. 42: 501–505.
- BEZERRA, J.L. & J.W. KIMBROUGH (1978). A new species of *Tremella* parasitic on *Rhizidhysterium fulvum*. – Can. J. Bot. 56: 3021–3033.
- BHATTACHARJEE, A.K., K.J. KWON-CHUNG & C.P.J. GLAUDEMANS (1978). On the structure of the polysaccharide from *Cryptococcus neoformans* serotype C. – Imm. Chem. 15: 673–679.
- (1979). The structure of the capsular polysaccharide from *Cryptococcus neoformans* serotype D. – Carbohydr. Res. 73: 183–192.
- BILLON-GRAND, G. (1989). Influence on minor peaks of coenzymes Q of the glucose concentration in the culture medium, the stage of the growth cycles, and the duration of the coenzyme Q extraction: required conditions for determining the minor coenzymes Q. – J. Gen. Appl. Microbiol. 35: 261–268.
- BLANZ, P.A. (1977). Vergleichende Merkmalsanalysen an *Exobasidium*-Arten und verwandten Basidiomyceten. – Diss. Univ. Tübingen.
- (1978). Über die systematische Stellung der Exobasidiales. – Z. Mykol. 44: 91–107.
- Unseld (1988). Ribosomal RNA as a taxonomic tool in mycology. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 247–258.
- BOEKHOUT, T. (1988). Systematics of anamorphs of Ustilaginales (smut fungi) – a preliminary survey. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 137–149.
- BROUGH, S.G. (1974). *Tremella globospora*, in the field and in culture. – Can. J. Bot. 52: 1853–1859.
- BULLER, A.H.R. (1933). Researches on Fungi Vol. V. – Longmans, Green & Co, London New York Toronto: 171–206.
- BUTIN, H. (1989). Krankheiten der Wald- und Parkbäume. 2nd Ed. – G. Thieme Stuttgart New York, 216 pp.
- CRAWFORD, D.A. (1954). Studies on New Zealand Clavariaceae. I. – Trans. R. Soc. N.Z. 82: 617–631.

- DELLA TORRE, B. (1964). Posizione sistematica del *Cryptococcus ater* A. CASTELLANI e del *Cryptococcus nigricans* RICH. et STERN. — Atti Istituto Botanico della Università Laboratorio Cristatogamico Pavia, Serie 5. 21: 5–13.
- DEML, G. & F. OBERWINKLER (1981). Studies in Heterobasidiomycetes. Part 4. Investigations on *Entorrhiza casparyana* by light and electron microscopy. — Mycologia 73: 392–398.
- , R. BAUER & F. OBERWINKLER (1982a). Studies in Heterobasidiomycetes. Part 9. Axenic cultures of *Coleosporium tussilaginis* (Uredinales). I. Isolation, identification and characterization of the cultures. — Phytopath. Zeitschr. 104: 39–45.
- — — (1982b). Untersuchungen an Heterobasidiomyceten, Teil 16. Axenische Kultur von *Coleosporium tussilaginis* (PERS.) LÉV. (Uredinales) II. Kreuzungsversuche mit monokaryotischen Stämmen. — Phytopath. Zeitschr. 103: 149–155.
- DIJKEN, J.P. VAN, E. VAN DEN BOSCH, J.J. HERMANS, L. RODRIGUES DE MIRANDA & W.A. SCHEFFERS (1986). Alcoholic fermentation by „non-fermentative“ yeasts. — Yeast 2: 123–127.
- DÖRFLER, Ch. (1990). Vergleichende Untersuchungen zum biochemischen Aufbau der Zellwand an Hefestadien von niederen und höheren Basidiomyceten. — Bibl. Mycologica 129: 1–164.
- , L. Lehle & H. Prillinger (1986). Vergleichende Zellwandanalysen an Basidiomycetenhefen aus Homobasidiomyceten. — Z. Mykol. 52: 347–358.
- ELLIS, D.H. & T.J. PFEIFFER (1990). Natural habitat of *Cryptococcus neoformans* var. *gattii*. — J. Clin. Microbiol. 28: 1642–1644.
- FELL, J.W. (1974). Heterobasidiomycetous yeasts *Leucosporidium* and *Rhodosporeidium*. Their systematics and sexual incompatibility systems. — Trans. Mycol. Soc. Japan 15: 316–323.
- , I.L. HUNTER, & A. STATZELL TALLMAN (1973). Marine basidiomycetous yeasts (*Rhodosporeidium* spp. n.) with tetrapolar and multiple allelic bipolar mating systems. — Can. J. Microbiol. 19: 643–657.
- & A. STATZELL TALLMAN (1984). Genus *Rhodosporeidium* BANNO. In: KREGER-VAN RIJ, N.J.W. (ed.). The yeasts — a taxonomic study, 3rd Ed. — Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 491–531.
- FISCHER, B. & S. BREBECK (1894). Zur Morphologie, Biologie und Systematik der Kahmpilze, der *Monilia candida* HANSEN und des Soorerregers. — Jena.
- FLEGLER, S.L., G.R. HOOPER & W.G. FIELDS (1976). Ultrastructural and cytochemical changes in the basidiomycete dolipore septum associated with fruiting. — Can. J. Bot. 54: 2243–2253.
- FRASER, C.G., H.J. JENNINGS & P. MOYNA (1973). Structural analysis of an acid polysaccharide from *Tremella mesenterica*. — Can. J. Biochem. 51: 219–224.
- GÄUMANN, E. (1922). Über die Gattung *Kordyana* RAC. — Ann. Mycologici 20: 257–271.
- GINNS, J. (1982). *Cerinomyces ceraceus* sp. nov. and the similar *C. grandinoides* and *C. lagerheimii*. — Can. J. Bot. 60: 519–524.
- (1986). The genus *Syzygospora* (Heterobasidiomycetes: Syzygosporaceae). — Mycologia 78: 619–636.
- & S. Sunhede (1978). Three species of *Christiansenia* (Corticaceae) and the teratological galls on *Collybia dryophila*. — Bot. Notiser 131: 167–173.
- GOLUBEV, V.I. (1981). Novye kombinatsii drozhzheykh gribov roda *Cryptococcus*. — Mikol. Fitopatol. 15: 467–468.
- , O.N. Okunev & N.W. Vdavina (1974). Assimilation of inositol as criterion in yeast-identification (Russisch). — Mikrobiologiya 6: 1047–1050.
- & V.M. BLAGODATSKAYA (1978). The significance of the ability to assimilate D-glucuronic acid, D-glucono-1-lactone and 5-keto-D-gluconate in identification of species of *Candida* BERKHOUT. (Russisch mit englischer Zusammenfassung) — Mikrobiologiya 47: 841–848.
- GOTO, S. (1963). On a new yeast genus *Naganishia*. — J. Ferment. Technol. 41: 459–462.

- 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.
- GUÉHO, E., J. TREDICK & H.J. PHAFF (1984). DNA base composition and DNA relatedness among species of *Trichosporon* BEHREND. - Antonie van Leeuwenhoek 50: 17-32.
- , C.P. KURTZMAN & S.W. PETERSON (1989). Evolutionary affinities of Heterobasidiomycetous yeasts estimated from 18S and 25S ribosomal RNA sequence divergence. - Syst. Appl. Microbiol. 12: 230 - 236.
- , C.P. KURTZMAN & S.W. PETERSON (1990). Phylogenetic Relationships among Species of *Sterigmatomyces* and *Fellomyces* as Determined from Partial rRNA Sequences. - Int. J. Syst. Bacteriol. 40: 60-65.
- HAMAMOTO, M., J. SUGIYAMA, S. GOTO & K. KOMAGATA (1986). Numerical taxonomy based on the electrophoretic mobility of enzymes in the genera *Rhodospiridium*, *Cystofilobasidium*, and *Rhodotorula*. - J. Gen. Appl. Microbiol. 32: 89-99.
- , J. Sugiyama & K. Komagata (1987). DNA-DNA reassociation studies of strains in the genera *Rhodospiridium* and *Rhodotorula*. - J. Gen. Appl. Microbiol. 33: 57-73.
- , J. SUGIYAMA & K. KOMAGATA (1988). Transfer of *Rhodospiridium infirmominiatum* to the genus *Cystofilobasidium* as *Cystofilobasidium infirmominiatum* comb. nov.. - J. Gen. Appl. Microbiol. 34: 271-278.
- HARA, N., Y. TUBOTA, K. SAITO & T. SUTO (1989). Biochemical characteristics and ubiquinone of 44 strains of *Trichosporon beigeli* and related organisms. - J. Gen. Appl. Microbiol. 35: 1-10.
- HASKINS, R.H. (1975). Septal ultrastructure and hyphal branching in the pleomorphic imperfect fungus *Trichosporonoides oedocephalis*. - Can. J. Bot. 53: 1139-1140.
- HAUERSLEV, K. (1969). *Christiansenia pallida* gen. nov., sp. nov. a new parasitic Homobasidiomycete from Denmark. - Friesia 9: 43-45.
- (1979). New or rare resupinate fungi of Denmark. - Friesia 11: 272-280.
- INGOLD, C.T. (1983). Basidiospore germination and conidium development in Dacrymycetales. - Trans. Br. mycol. Soc. 81: 563-571.
- (1987). Germination of teliospores in certain smuts. - Trans. Br. mycol. Soc. 88: 355-363.
- (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. ex S.F. GRAY und seine Bedeutung für die Phylogense der Basidiomyceten. - Z. Mykol. 49: 195-235.
- JONES, T.M. & P. ALBERSHEIM (1972). A gas chromatographic method for the determination of aldose and uronic acid constituents of plant cell wall polysaccharides. - Plant Physiol. 49: 926-936.
- KENNEDY, L.L. (1958). The genera of the Dacrymycetaceae. - Mycologia 50: 874-895.
- KHAN, S.R. & J.W. KIMBROUGH (1980). Septal structure in some genera of the Tremellaceae. - Canad. J. Bot. 58: 55-60.
- & J.W. Kimbrough (1982). A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. - Mycotaxon 15: 103-120.
- KLUYVER, A.J. & C.B. VAN NIEL (1925). Über Spiegelbilder erzeugende Hefenarten und die neue Hefegattung *Sporobolomyces*. - Centralblatt Bakteriol. Parasitenkde. II. Abt. 63: 1-20.
- KOBAYASI Y. & K. TUBAKI (1965). Studies on cultural characters and asexual reproduction of Heterobasidiomycetes. I. - Trans. Mycol. Soc. Japan 6: 29-36.
- KRAEPELIN, G. & U. SCHULZE (1982). *Sterigmatosporidium* gen. n., a new heterothallic basidiomycetous yeast, the perfect state of a new species of *Sterigmatomyces* FELL. - Antonie van Leeuwenhoek 48: 471-483.

- KREGER-VAN RIJ, N.J.W. (1984). The Yeasts. A taxonomic study. 3rd Ed. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam, 1082 pp.
- KURAIISHI, H., Y. KATAYAMA-FUJIMURA, J. SUGIYAMA & 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.
- KWON-CHUNG, K.J. (1988). Filobasidiaceae – a taxonomic survey. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 75–85.
- & T.J. POPKIN (1976). Ultrastructure of septal complex in *Filobasidiella neoformans* (*Cryptococcus neoformans*). – J. Bacteriol. 126: 524–528.
- LAASER, G. (1989). Vergleichende systematische Studien an Basidiomycetenhefen unter besonderer Berücksichtigung der Hefestadien. – Bibl. Mycologica 130: 1–335.
- , K.-D. JAHNKE, H. PRILLINGER, R. BAUER, P. HOFFMANN, G. DEML & F. OBERWINKLER (1988). A new tremelloid yeast isolated from *Asterophora lycoperdoides* (BULL.: FR.) DITM. – Antonie van Leeuwenhoek 54: 57–74.
- , E. MÖLLER, K.-D. JAHNKE, H. PRILLINGER, & H.H. PRELL (1989). Ribosomal RNA genes: A systematic approach in Basidiomycetes. – Syst. Appl. Microbiol. 11: 170–175.
- LOWY, B. (1964). A new genus of the Tulasnellaceae. – Mycologia 56: 696–700.
- LUCK-ALLEN, E.R. (1963). The genus *Basidiodendron*. – Can. J. Bot. 41: 1025–1052.
- MARTINEZ, A.T. (1979). Ultrastructure of *Moniliella*, *Trichosporonoides* and *Hyalodendron*. – Stud. Mycology 19: 50–57.
- McLAUGHLIN, D.J. (1980). Ultrastructure of the metabasidium of *Auricularia fuscosuccinea*. – Amer. J. Bot. 67: 1196–1206.
- MENNA, M.E. DI (1966a). Three new yeasts from Antarctic soils: *Candida nivalis*, *Candida gelida*, and *Candida frigida* spp. n. – Antonie van Leeuwenhoek 32: 25–28.
- (1966b). Yeasts in Antarctic soils. – Antonie van Leeuwenhoek 32: 29–38.
- MILLER, M.W., M. YONEYAMA & M. SONEDA (1976). *Phaffia* a new yeast genus in the Deuteromycotina (Blastomycetes). – Int. J. Syst. Bacteriol. 26: 286–291.
- MIX, A.J. (1954). Differentiation of species of *Taphrina* in culture. Utilization of carbon compounds. – Mycologia 46: 721–727.
- MOCHIZUKI, T., S. TANAKA & S. WATANABE (1986). Ultrastructure of basidium and nucleus associated organelle in *Filobasidiella neoformans*: Its application as a taxonomic character. – Mycopathol. 94: 31–38.
- MOORE, R.T. (1978). Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi. – Mycologia 70: 1007–1024.
- (1980a). Taxonomic significance of septal ultrastructure in the genus *Omnia* KARSTEN (Polyporineae/Hymenochaetales). – Bot. Not. 133: 169–175.
- (1980b). Taxonomic proposals for the classification of marine yeasts and other yeast-like fungi including the smuts. – Bot. Mar. 23: 361–373.
- & N.J.W. KREGER-VAN RIJ (1972). Ultrastructure of *Filobasidium* OLIVE. – Can. J. Microbiol. 18: 1949–1951.
- NAGLER, A.M. (1987). *Urocystis* RABENHORST und *Ginanniella* CIFERRI zwei eigenständige Gattungen? *Urocystis galanthi* PAPE und *Ginanniella primulae* (ROSTRUP) CIFERRI. – Z. Mykol. 53: 331–354.
- NAKASE, T. DE HOOG, G.S. & al. (eds.) The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 375–387
- (1989). Classification of ballistosporeous yeasts. Proc. 7th. Int. Symp. Yeasts. Yeast Vol. 5. – Wiley & Sons, Chichester: S511–S516.

- & M. SUZUKI (1986). The ubiquinone system in strains of species in the ballistospore-forming yeast genera *Sporidiobolus*, *Sporobolomyces* and *Bullera*. – J. Gen. Appl. Microbiol. 32: 251–258.
- OBERWINKLER, F. (1972). The relationships between the Tremellales and the Aphyllophorales. – Persoonia 7: 1–16.
- (1977). Das neue System der Basidiomyceten. In FREY, W. & al. (eds.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. – Fischer, Stuttgart: 59–105.
- (1978). Was ist ein Basidiomycet? – Z. Mykol. 44: 13–29.
- (1985). Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. – Bot. Jahrb. Syst. 104: 541–580.
- (1988). Heterobasidiomycetes with ontogenetic yeast-stages – systematic and phylogenetic aspects. In DE HOOG, G.S. & al. (eds): The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 61–74.
- (1989). *Ditiola haasii* sp. nov., eine neue Art der Dacrymycetales. – Z. Mykol. 55: 197–208.
- & R.J. BANDONI (1981). Tetragonomycetaceae: a new family in the Tremellales. – Can. J. Bot. 59: 1034–1040.
- & R. BANDONI (1982a). Carcinomycetaceae: a new family in the Heterobasidiomycetes. – Nord. J. Bot. 2: 501–516.
- & R.J. BANDONI (1982b). A taxonomic survey of the gasteroid, auricularioid Heterobasidiomycetes. – Can. J. Bot. 60: 1726–1750.
- & R. BANDONI (1983). *Trimorphomyces*: a New Genus in the Tremellaceae. – System. Appl. Microbiol. 4: 105–113.
- , R.J. BANDONI, P.A. BLANZ & L. KISIMOVA-HOROWITZ (1983). *Cystofilobasidium*, a new genus in the Filobasidiaceae. – System. appl. Microbiol. 4: 114–122.
- , R.J. BANDONI, R. BAUER, G. DEML & L. KISIMOVA-HOROWITZ (1984). The life-history of *Christiansenia pallida*, a dimorphic, mycoparasitic Heterobasidiomycete. – Mycologia 76: 9–22.
- & R. BAUER (1989). The systematics of gasteroid, auricularioid Heterobasidiomycetes. – Sydowia 41: 224–256.
- OLIVE, L.S. (1947). Notes on the Tremellales of Georgia. – Mycologia 39: 90–108.
- (1957). Two new genera of the Ceratobasidiaceae and their phylogenetic significance. – Am. J. Bot. 44: 429–435.
- (1968). An unusual Heterobasidiomycete with *Tilletia*-like basidia. – J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 84: 261–266.
- PATTON, A.M. & R. MARCHANT (1978). A mathematical analysis of dolipore/parenthosome structure in Basidiomycetes. – J. Gen. Microbiol. 109: 335–349.
- PHAFF, H.J. & J.F.T. SPENCER (1969). Improved parameters in the separation of species in the genera *Rhodotorula* and *Cryptococcus*. – Proc. II. Int. Symp. Yeasts. Bratislava, 1966, pp. 59–67.
- POLACHECK, I. & G.A. LEBENS, (1989). Electrophoretic karyotype of the pathogenic yeast *Cryptococcus neoformans*. – J. Gen. Microbiol. 135: 65–71.
- PRILLINGER, H. (1982a). Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Das Vorkommen von haploider Apomixis und Amphithallie in der Natur. – Z. Mykol. 48: 275–296.
- (1982b). 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. – Cambridge University Press, Cambridge: 355–377.
- (1988). Are there yeasts in Homobasidiomycetes? In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi.- Elsevier Sci. Publ., Amsterdam: 33–59.
- & W. SIX (1983). Genetische Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Genetische Kontrolle der Fruchtkörperbildung bei *Polyporus ciliatus*. – Pl. Syst. Evol. 141: 341–371.
- , J. ALTENBUCHNER, B. SCHULZ, CH. DÖRFLER, TH. FORST, G. LAASER & U. STAHL (1989) *Ustilago maydis* isolated from Homobasidiomycetes. – Proceedings Applied Plant Molecular Biology (Braunschweig Symposium Nov. 1988). Technische Universität, Braunschweig: 408–425.
- , CH. DÖRFLER, G. LAASER, B. ECKERLEIN & 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.
- , CH. DÖRFLER, G. LAASER & G. HAUSKA (1990b). Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil III: *Ustilago*-Typ. – Z. Mykol. 56: 251 – 278.
- , CH. DÖRFLER, G. LAASER & W. LOCKAU (1991). Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil II: *Microbotryum*-Typ. – Acta Botanica 104: 5–17.
- RING, S.G. & R.R. SELVENDRAN (1978) Purification and methylation analysis of cell wall material from *Solanum tuberosum*. – Phytochemistry 17: 745–752.
- ROGERS, D.P. (1971) Patterns of evolution to the homobasidium. In R.H. PETERSEN (ed.) Evolution higher Basidiomycetes. – University of Tennessee Press, Knoxville: 241–257.
- ROSINSKI, M.A. & A.D. ROBINSON (1968). Hybridization of *Panus tigrinus* and *Lentodidium squamulosum*. – Am. J. Bot. 55: 242–246.
- SAVILLE, D.B.O. (1955). A phylogeny of the Basidiomycetes. – Can. J. Bot. 33: 60–104.
- SEBALD, F.R. (1977). Feinstrukturstudien zur Ontogenie von Arten der Uredinales und verwandter Basidiomyceten. – Dissertation, Univ. Tübingen.
- SEIFEK, K.A. (1983). Decay of wood by the Dacrymycetales. – Mycologia 75: 1011–1018.
- SELVENDRAN, R.R. (1975). Analysis of cell wall material from plant tissues: extraction and purification. – Phytochemistry 14: 1011–1017.
- SETLIF, E.C., W.L. McDONALD & R.F. PATTON (1977). Fine structure of the septal pore apparatus in *Polyporus tomentosus*, *Poria latemarginata*, and *Rhizoctonia solani*. – Can. J. Bot. 50: 2559–2563.
- SIEPMANN, R. (1982). Stammfäulen in Douglasien-, Kiefern-, Fichtenmischbeständen. – Eur. J. For. Path. 12: 137–143.
- SMITH, M.TH., & W.H. BATENBURG-VAN DER VEGTE (1985). Ultrastructure of septa in *Blastobotrys* and *Sporothrix*. – Antonie van Leeuwenhoek 51: 121–128.
- STAHL, U. (1976). Genetische Regulation der Fruchtkörperbildung bei Höheren Basidiomyceten: Monokaryotisches Fruchten bei *Polyporus ciliatus*. – Bibl. Mycologica 50: 1–105.
- & K. ESSER (1976). Genetics of fruit body production in Higher Basidiomycetes. I. Monokaryotic fruiting and its correlation with dikaryotic fruiting in *Polyporus ciliatus*. – Mol. Gen. Genet. 148: 183–197.
- STAUTZ, W. (1931). Beiträge zur Schleimflußfrage. – Phytopathol. Z. 3: 163–229.
- SUGIYAMA, J., M. FUKAGAWA, S.-W. CHIU & K. KOMAGATA (1985). Cellular carbohydrate composition, DNA base composition, ubiquinone systems, and diazotium blue B color test in the genera *Rhodosporidium*, *Leucosporidium*, *Rhodotorula* and related basidiomycetous yeasts. – J. Gen. Appl. Microbiol 31: 519–550.

- , M. ITOH, Y. KATAYAMA, Y. YAMAOKA, K. ANDO, M. KAKISHIMA & H. KURAIISHI (1988). Ubiquinone systems in fungi. II. Distribution of ubiquinones in smut and rust fungi. — *Mycologia* 80: 115–120.
- 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 the lower Hymenomyces. — *Bothalia* 6: 249–299.
- TAYLOR, J.W. & K. WELLS (1979). A light and electron microscopic study of mitosis in *Bullera alba* and the histochemistry of some cytoplasmic substances. — *Protoplasma* 98: 31–62.
- TRAQUAIR, J.A. & W.E. MCKEEN (1978). Ultrastructure of the dolipore-parenthesome septum in *Hirschioporus pergameus* (Polyporaceae). — *Can. J. Microbiol.* 24: 768–771.
- TU, C.C. (1974). Culture, development, and sexual states of *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, and related fungi. — Ph.D., Univ. of Florida, Gainesville, FLA.
- & J.W. KIMBROUGH (1978). Systematics and phylogeny of fungi in the *Rhizoctonia* complex. — *Bot. Gaz.* 139: 454–466.
- VARMA, A. & K.J. KWON-CHUNG (1989). Restriction Fragment Polymorphism in Mitochondrial DNA of *Cryptococcus neoformans*. — *J. Gen. Microbiol.* 135: 3353–3362.
- WALT, J.P. VAN DER & D. YARROW (1984). Methods for the isolation, maintenance, classification, and identification of yeasts. In: KREGER-VAN RIL, N.J.W. (ed.) *The yeasts, a taxonomic study* 3rd Ed. — Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 45–104.
- WALKER, W.F. & W.F. DOOLITTLE (1983). 5S rRNA sequences from eight Basidiomycetes and fungi imperfecti. — *Nucleic Acids Res.* 11: 7625–7630.
- WEIJMAN, A.C.M. (1979). Carbohydrate composition and taxonomy of *Geotrichum*, *Trichosporon* and allied genera. — *Antonie van Leeuwenhoek* 45: 119–127.
- , I.A. VLUG & G.W. VAN EIJK (1982). Carbohydrate patterns. — *Stud. Mycol.* 22: 50–55.
- & G.S. DE HOOG (1985). Carbohydrate patterns and taxonomy of *Sporothrix* and *Blastobotrys*. — *Antonie van Leeuwenhoek* 51: 111–120.
- & W.I. GOLUBEV (1988). Carbohydrate patterns and taxonomy of yeasts and yeast-like fungi. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.) *The expanding realm of yeast-like fungi*. — Elsevier Sci. Publ. Amsterdam: 361–371.
- , L. RODRIGUES DE MIRANDA & J.P. VAN DER WALT (1988). Redefinition of *Candida* BERKHOUT and the consequent emendation of *Cryptococcus* KÜTZING and *Rhodotorula* HARRISON. — *Antonie van Leeuwenhoek* 54: 545–553.
- YAMADA, Y. & K. KONDO (1972). Taxonomic significance of coenzyme Q system in yeasts and yeast-like fungi. Yeasts and yeast-like microorganisms in medical science. — *Proceedings 2nd Int. Spec. Symp. Yeasts (Tokyo)* pp. 63–69.
- & K. KONDO (1973). Coenzyme Q system in the classification of the yeast genera *Rhodotorula* and *Cryptococcus*, and the yeast-like genera *Sporobolomyces* and *Rhodosporeidium*. — *J. Gen. Appl. Microbiol.* 19: 59–77.
- & I. BANNO (1984). *Fellomyces*, a new anamorphic yeast genus for the Q-10-equipped organisms whose conidium is freed by an end-break in the sterigma. — *J. Gen. Appl. Microbiol.* 30: 523–525.
- & K. KOMAGATA (1987). *Mrakia* gen. nov., a heterobasidiomycetous yeast genus for the Q-8-equipped, selfsporulating organisms which produce a unicellular metabasidium formerly classified in the genus *Leucosporidium*. — *J. Gen. Appl. Microbiol.* 33: 455–457.
- & A. MATSUMOTO (1988). An electrophoretic comparison of enzymes in strains of species in the genus *Mrakia* YAMADA et KOMAGATA (Filobasidiaceae). — *J. Gen. Appl. Microbiol.* 34: 201–208.

- , I. BANNO, J.A. VON ARX & J.P. VAN DER WALT (1988a). Taxonomic significance of the coenzyme Q system in yeasts and yeast-like fungi. In: DE HOOG, G.S. & al. (eds.). The expanding realm of yeast-like fungi. – Elsevier Science Publishers Amsterdam: 299–308.
 - , M. ITOH, H. KAWASAKI, I. BANNO & T. NAKASE (1988b). *Kurtzmanomyces* gen. nov., an anamorphic yeast genus for the Q-10-equipped organism whose conidium is freed by an end-break in the sterigma which branches or elongates to produce additional conidia and whose cells contain no xylose. – J. Gen. Appl. Microbiol. 34: 503–506.
 - , H. KAWASAKI, M. ITOH, I. BANNO & T. NAKASE (1988c). *Tsuchiyaea* gen. nov., an anamorphic yeast genus for the Q-9-equipped organism whose reproduction is either by enteroblastic budding or by the formation of conidia which are disjointed at a septum in the mid-region of the sterigmata and whose cells contain xylose. – J. Gen. Appl. Microbiol. 34: 507–510.
- ZSOLT, J. (1957). A new yeast: *Dioszegia hungarica* nov. gen. et sp.. – Botanikai Közlemények 47: 63–66 (Ungarisch).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [43](#)

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

Artikel/Article: [Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil IV: Dacrymyces-Typ, Tremella-Typ. 170-218](#)