Mycologia Helvetica
Swiss Mycological Society
4 (1990-1991)
1
Tetragoniomyces uliginosus (Tremellales) auf Waitea nuda
(Tulasnellales)
Clémençon, H.
https://doi.org/10.5169/seals-1036486

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. <u>Mehr erfahren</u>

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. <u>En savoir plus</u>

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. <u>Find out more</u>

Download PDF: 14.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Mycologia Helvetica 4: 53-73, 1990 © Swiss Mycological Society, ISSN: 0256-310X

Tetragoniomyces uliginosus (Tremellales) auf Waitea nuda (Tulasnellales)

H. Clémençon

Institut de Botanique Systématique Université de Lausanne CH-1015 Lausanne, Suisse

Manuskript erhalten am 21. 6. 1990

Zusammenfassung: Tetragoniomyces uliginosus Oberw. & Bandoni parasitiert einen Basidiomyceten aus dem Rhizoctonia-Komplex, für den die neue Art Waitea nuda vorgeschlagen wird. Beide Gattungen werden zum ersten Mal aus der Schweiz gemeldet. Anatomie und Kultur der beiden Pilze werden beschrieben.

Résumé: *Tetragoniomyces uliginosus* Oberw. & Bandoni est un parasite de *Waitea nuda,* une nouvelle espèce du complexe *Rhizoctonia*. Les deux genres sont nouveaux pour la Suisse. L'anatomie et la culture des deux espèces sont décrites.

Summary: *Tetragoniomyces uliginosus* Oberw. & Bandoni is a parasite of *Waitea nuda*, a new species of the *Rhizoctonia*-complex. Both genera are new for Switzerland. Anatomy and cultures of both species are described.

Für den im Jahre 1883 von Karsten als *Tremella uliginosa* beschriebenen Pilz haben Oberwinkler und Bandoni (1981) die Gattung *Tetragoniomyces* und die Familie Tetragoniomycetaceae vorgeschlagen. Dadurch wurde eine Art taxonomisch isoliert, die sich durch aussergewöhnliche Basidien mit Endosporen auszeichnet. *Tetragoniomyces uliginosus* (Karsten) Oberwinkler & Bandoni ist ein Mykoparasit auf einem Basidiomyceten und laut den genannten Autoren bisher nur dreimal gefunden worden. Der Wirtspilz bildet kleine Sklerotien, die unter dem Einfluss des Parasiten verschleimen. Seine taxonomische Identität wurde von Oberwinkler und Bandoni anhand der Struktur des Doliporus auf den *Rhizoctonia*-Komplex eingeengt, aber da keine Fruchtkörper gefunden wurden, war eine weitere Präzisierung nicht möglich.

Im Februar und März 1990 entwickelte sich *Tetragoniomyces uliginosus* im mykologischen Gewächshaus unseres Institutes auf einem zunächst ebenfalls nicht näher identifizierbaren Wirtspilz. Der Parasit konnte leicht erkannt werden, denn er entsprach in allen Einzelheiten den Angaben von Oberwinkler & Bandoni. Er wuchs auf 2-4 mm grossen, ocker-orangefarbenen, verschleimenden, und meist zu grösseren Verbänden zusammengeschlossenen Sklerotien. Diese traten auf feucht gehaltenem Roggenstroh auf und stimmten weitgehend mit der Beschreibung des Wirtes in der genannten Arbeit überein.

Gleichzeitig mit den verschleimenden, parasitierten Sklerotien traten auch zahlreiche harte, dunkelbraune, nicht parasitierte Sklerotien auf. Beide entwickelten sich aus strohblass-rosafarbenen, weichen, matten Jugendstadien, deren Aussehen nicht erkennen liess, ob es sich um parasitierte oder um nicht befallene Pilze handelte. Im März 1990 traten dann an einigen Stellen zahlreiche, zunächst bläulich-aschgraue, leicht ablösbare, wachsartige Krustenpilze auf, die erst steril blieben, später jedoch eine blass ockerliche Farbe annahmen und sporulierten. Die Hyphen dieser Fruchtkörper stimmten cytologisch mit denen der Sklerotien so auffallend überein, dass vermutet wurde, es könnte sich um den gleichen Pilz handeln. Dies wurde dann durch weitere Untersuchungen und durch Kulturversuche nachgewiesen. Dadurch war die Möglichkeit gegeben, einen Wirtspilz von Tetragoniomyces uliginosus zu identifizieren. Es handelt sich, wie schon Oberwinkler und Bandoni festgestellt hatten, um einen Vertreter der Rhizoctonia-Thanatephorus-Gruppe. Nach der Form der Basidien und der sekundären Septierung der Sporen handelt es sich allerdings um die Schwestergattung von Thanatephorus, um die von Warcup und Talbot (1962) vorgeschlagene Gattung Waitea. Die einzige bisher bekannt gewordene Art, Waitea circinata, weicht in einigen Merkmalen von unserem Pilz ab. Auch die Konfrontationsversuche mit 5 Stämmen von Waitea circinata legten nahe, dass unser Pilz nicht zu dieser Art gehört.

In der vorliegenden Arbeit werden Fruchtkörper, Sklerotien und Kulturverhalten des Wirtspilzes beschrieben, einige Angaben zur Anatomie der befallenen Sklerotien und Beobachtungen zu *Tetragoniomyces uliginosus* gemacht. Für den Wirtspilz wird eine neue Art, *Waitea nuda*, vorgeschlagen.

Material und Methoden

Das mykologische Gewächshaus wurde Ende 1989 eingerichtet. Alle Pflanzen wurden entfernt, der Boden mit Dampf sterilisiert und in acht Parzellen von je 6 m² eingeteilt. Drei wurden mit *Fagus*-Laubstreu, drei mit *Abies*-Nadelstreu und eine mit Stallmist bedeckt. Auf der letzten Parzelle wurden acht Strohballen aufgestellt, ohne deren Schnur zu entfernen. Die Temperatur schwankte zwischen 13 und 18 Grad, und direktes Sonnenlicht wurde durch einen hellen Anstrich und durch ein unter das Dach gespanntes Tuch abgehalten. Die Parzellen wurden jeden Abend mit entkalktem Wasser aus einer automatischen Anlage bewässert. Die Wassermenge entsprach einem täglichen Niederschlag von etwa 3 mm. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 95 und 100%. Die Strohballen blieben dauernd nass. Das Roggenstroh (*Secale cereale*) stammte aus der Umgebung von L'Isle VD (Schweiz) und wurde im Herbst 1989 eingebracht.

Von Waitea circinata Warcup & Talbot standen die Stämme 180.82, 314.84, 315.84, 316.84 und 447.63 von CBS zur Verfügung.

Zur Kultur der Pilze wurden folgende Nährböden verwendet:

Aktivkohlen-Agar: PDA (s. unten) mit 2% Aktivkohle.

- **BAF** (nach Moser 1960: 59): Maltose 20 g, Glucose 10 g, Pepton 2 g, Hefeextrakt 200 mg, Inosit 50 mg, KH₂PO₄ 500 mg, MgSO₄ 7H₂O 500 mg, ZnSO₄ 1 mg, FeCl₃ 10 mg, CaCl₂ 0,1 m 5 ml, MnSO₄ 5 mg, Aneurin 50 γ, Biotin 1 γ, Folsäure 100 γ, Agar 15 g, dest. Wasser 1 Liter.
- CFM (*Coprinus* fruiting medium nach Ballou & Holton, 1985): Glucose 10 g, L-Asparagin 650 mg, DL-Alanin 1 g, Ca(NO₃)₂ 500 mg, MgSO₄ 7H₂O 500 mg, K₂HPO₄ 250 mg, dest. Wasser 1 Liter.
- Erd-Agar: 500 g Ackererde werden fein gesiebt und in 1 Liter Wasser aufgeschwemmt, 15 g Agar beigegeben und autoklaviert.
- GYP: Glucose 20 g, Pepton 2 g, Hefeextrakt 2 g, MgSO₄ 7H₂O 500 mg, KH₂PO₄ 500 mg, K₂HPO₄ 1 g, dest. Wasser 1 Liter.
- Haferagar: 30 g Hafer mit 1 Liter Wasser aufkochen, nach Erkalten filtrieren. Mit 1% Agar im Autoklav sterilisieren.
- Hagem (nach Singer 1986): Malzextrakt 5 g, Glucose 5 g, MgSO₄ 7H₂O 500 mg, NH₄Cl 500 mg, KH₂PO₄ 500 mg, Agar 15 g, dest. Wasser 1 Liter.
- Karottenagar (nach Booth 1971: 62): 300 g zerriebene Karotten (*Daucus carota*) in 1 Liter dest. Wasser aufschwemmen und 30 g Agar zugeben.
- Lutz (nach Booth 1971: 78): Malzextrakt 10 g, NH₄NO₃ 1 g, (NH₄)₂HPO₄ 1 g, MgSO₄ 7H₂O 100 mg, Fe₂(SO₄)₃ 100 mg, MnSO₄ 25 mg, Agar 15 g, dest. Wasser 1 Liter.
- MA: Malzextrakt 20 g, Asparagin 500 mg, KH₂PO₄ 500 mg, MgSO₄ 7H₂O 200 mg, Agar 15 g, dest. Wasser 1 Liter.

MA/10 = MA 1 vol. + Agar 1,5% 9 vol.

- Mais-Agar: 30 g Maisgriess mit 1 Liter Wasser aufkochen, nach Erkalten filtrieren. Mit 1% Agar im Autoklav sterilisieren.
- MYP (Koske 1979): Malzextrakt 7 g, Hefeextrakt 500 mg, Pepton 1 g, Agar 15 g, dest. Wasser 1 Liter.
- **PDA** (nach Booth 1971: 84): 200 g geriebene Kartoffeln mit 1 Liter heissem Wasser extrahieren. Kartoffelextrakt 1 Liter, Glucose 15 g, Agar 20 g.
- TAG (in Anlehnung an Lamoure 1960): Glucose 10 g, Asparagin 350 mg, KH₂PO₄ 450 mg, MgSO₄ 7H₂O 500 mg, Ammoniumtartrat 500 mg, Spurenelemente und Vitamine, Agar 15 g, dest. Wasser 1 Liter.

Der Wirtspilz wurde durch Ubertragen eines kleinen Stückchens eines Sklerotiums oder einer Fruchtkörperkruste auf MYP-Agar in einer Petrischale in Kultur genommen. Bei 15, 20 und 25° C wuchsen innert 24 Stunden reichlich Hyphen aus, die nach einem weiterem Tag auf neue Nährböden überimpft wurden. Die meisten Primärkulturen waren stark mit Bakterien verunreinigt, aber diese blieben auf die zentrale Region der Kultur beschränkt, während der Pilz durch sein rasches Wachstum bald die Bakterien hinter sich liess, so dass aus den Randpartien des Myceliums Reinkulturen hergestellt werden konnten. Diese wurden in CBS deponiert.

Kernfärbung mit Karminessigsäure nach Clémençon (1986). Glutaraldehyd-Fixierung, Methacrylat-Einbettung und Schnitt-Färbung mit Amidoschwarz, Eisenchlorid-Hämatoxylin und Borsäure-Pyronin nach Clémençon (1990). Alizarinviridin-Färbung nach den Anleitungen in Schömmer (1949).

Beobachtungen und Ergebnisse

Waitea nuda spec. nov.

Fungus totus resupinatus, 70-150 μ m crassus, cereus haud gelatinosus, albidus vel cremeus, ex hyphis basalibus defibulatis multinucleatis ad 11 μ m latis hyalinis leviter crasse tunicatis, et ex hyphis superioribus hyalinis 3-6 μ m diam. \pm erectis, defibulatis multinucleatis. Rami subhymenii regulares, cymosis, haud circinati. Basidia 23-37 x 7-8 μ m, defibulata; sterigmata 4, curvata, 3-5 μ m longa. Sporae 6,8-11 x 4-6,3 μ m, hyalinae, leves, haud amyloideae, oblongae vel late ellipsoideae vel latere compressae, tenue tunicatae, interdum 1-septatae, apicibus rotundatis, basibus angustioribus truncato-apiculatis. Sclerotia ad 0,5-3 mm diam., pallide ochracea vel pallide rosea, demum brunnea. Habitatio: *Secale cereale*. Helvetia. Holotypus: *Waitea nuda*, leg. H. Clémençon HC 90/10, in LAU conservatus est.

Weiche, blasse, krustenförmige Basidiome und kleine, braune Sklerotien, auf nassem Roggenstroh (*Secale cereale*) in einem Gewächshaus bei 13-18° C. leg. H. Clémençon, März 1990.

Unterscheidet sich von *Waitea circinata* durch den regelmässigen Bau des Subhymeniums und durch die Abwesenheit einer äusseren, langzelligen Schicht auf der Rinde des Sklerotiums (deshalb: *nuda* = nackt).

Basidiome vollständig resupinat, wachsartig aber nicht gelatinös, leicht vom Substrat ablösbar, erst hyalin weisslich, über dem dunklen Substrat bläulich erscheinend, dann blass ockerlich (Tafel 1). Oberfläche glatt bis fein unregelmässig, aber nicht warzig. Etwa 70-150 µm dick. Basale Hyphen in der unteren Hälfte des Fruchtkörpers mehr oder weniger waagrecht laufend, 8-11 μm dick, zylindrisch, ohne Schnallen; Wand leicht verdickt (bis 0,8 μm), farblos, glatt, inamyloid; Septen mit einem etwa 1 µm breiten und 1 µm dicken, auffallenden Doliporus-Komplex mit einem oft bereits im Lichtmikroskop sichtbaren Porus (Fig. 4), Parenthesom domförmig mit einer grossen, mehr oder weniger apikalen Öffnung charakteristisch für die Hyphen des Rhizoctonia-Komplexes (Tu & Kimbrough, 1978); Cytoplasma dicht und fein körnig, mit 6 bis 40 oft in Paaren angeordneten Kernen (die Kernzahl ist stark mit der Länge der Hyphenzellen korreliert, Fig. 3); Verzweigungen stumpfwinklig, oft rechtwinklig. Tramale Hyphen gleichen den Basalhyphen, sind jedoch dünnwandig und besitzen nur 2-8 Kerne. Sie bilden ein lockeres Geflecht von aufsteigenden bis waagrechten Hyphen ohne Schnallen, die gegen die Oberfläche in ein kurzzelliges, aufsteigendes, lockeres und reguläres Geflecht übergehen; Wand glatt, inamyloid, farblos. Durchwachsene Hyphen selten: innerhalb einer leeren Hülle verläuft eine dünnere Hyphe (Fig. 8E). Subhymenium besteht aus aufrechten, kurzen, schnallenlosen Hyphen mit vorwiegend zweikernigen, oft etwas tonnenförmigen Zellen. Endzellen aufrecht, kugelig, eiförmig oder birnförmig, ohne Schnallen, zweikernig; diploide Zellen mit grossem Kern häufig. Hymenium (Fig. 2): Basidiolen oft sub-urniform; reife Basidien sehr selten (ich habe nur 3 sporentragende Basidien gesehen), sub-urniform oder clavat, 23-37 x 7-8 μ m, mit vier 3-5 μ m

langen, gekrümmten, nicht zylindrischen Sterigmen, ohne Schnalle; bald zusammenfallend und eine leere, stark deformierte Basidienwand zurücklassend. Durchwachsene Hymenialzellen häufig: innerhalb einer leeren Hülle befindet sich eine kleinere Zelle (Fig. 8A-C). Sporen (Fig. 1) auffallend polymorph, lang zylindrisch bis kurz birnförmig, bisweilen auch etwas asymmetrisch verbogen, mit einem grossen Apikulus; 6,8-11 x 4-6,3 μ m, Q = 1,6-2,8 (Mittelwerte: 9,6 x 4,8 μ m, Q = 2,0; die Populationsgrenzen nach Parmasto & Parmasto (1987) erscheinen durch den starken Polymorphismus etwas verschoben: 7,1-12,1 x 3,3-6,0 μ m, Q = 1,4-2,6). Erst einkernig, dann zweikernig und zuletzt durch eine sekundäre Querwand zweizellig, jede Zelle dann wiederum einkernig; Querwand ohne sichtbaren Doliporus-Komplex (nur mit dem Lichtmikroskop geprüft). Wand dünn, glatt, farblos, inamyloid, acyanophil. Der Form-Polymorphismus ist nicht auf eine heterogene Sporenpopulation zurückzuführen, denn der Test nach Möls (1987) zeigt klar eine signifikant homogene Verteilung der Sporenlänge ($\alpha = 2,26$) und der Sporendicke ($\alpha = 8,02$) an. Cystiden fehlen. Sporenkeimung und Konidien wurden nicht beobachtet.

Sklerotien 0,5-3 mm, kugelig bis unregelmässig, leicht vom Substrat ablösbar. Erst sehr blass rosa und weich, dann verhärtend und orangebraun bis dunkelbraun (Tafel 1). Rinde orangebraun bis dunkelbraun, glatt und matt; aus kurz blasigen bis fast kugeligen Zellen mit braunen, mässig verdickten Wänden bestehend (Fig. 6). Es fehlt die für *Waitea circinata* charakteristische, langzellige Aussenschicht. Inneres Geflecht strohblass bis blass ockerlich; aus mehrkernigen, dünnwandigen, blasigen bis unregelmässig geformten, seltener hyphenförmigen Zellen bestehend, Zellinhalt mit vielen Öltropfen (Fig. 5); Wand inamyloid. Durchwachsene Hyphen selten (Tafel 2). Sklerotioide Platten entstehen in Kultur auf der Agaroberfläche durch Zusammenfliessen zahlreicher junger Sklerotien mit nachfolgender Bräunung und Härtung (Fig. 7; Tafel 2).

Die systematische Stellung dieses Pilzes ist nach den Arbeiten von Talbot (1965), Tu & Kimbrough (1975, 1978) und Tu, Kimbrough & Aldrich (1977) leicht zu finden. Nach den kleinen, orange-ocker bis braun gefärbten Sklerotien, den grossen, schnallenlosen, oft rechtwinklig verzweigten Hyphen mit dem auffallenden Doliporus, dem charakteristischen Parenthesom und dem feinkörnigen, dichten Cytoplasma handelt es sich eindeutig um einen Pilz aus dem *Rhizoctonia*-Komplex, insbesondere um einen Vertreter der Familie Ceratobasidiaceae. Innerhalb dieser Familie besitzen nur *Thanatephorus* und *Waitea* vielkernige Hyphen (Flentje, Stretton & Hawn, 1963; Tu, Kimbrough & Aldrich, 1977), und diese beiden Gattungen unterscheiden sich hauptsächlich durch die Form ihrer Basidien. *Thanatephorus* besitzt kurze Basidien mit langen Sterigmen (etwa gleich lang wie die Basidie), *Waitea* hingegen lange, oft sub-urniforme Basidien mit kurzen Sterigmen (höchstens ein Viertel der

Länge der Metabasidie). Die Sporen von *Thanatephorus* sind kurz ellipsoidisch und bleiben unseptiert, die von *Waitea* sind polymorph lang ellipsoidisch und bilden meist 1 oder 2 Septen aus. Unser Wirtspilz gehört damit klar zu *Waitea*.

Ausser der hier neu beschriebenen *Waitea nuda* ist bisher nur die Typusart *Waitea circinata* Warcup und Talbot (1962) bekannt geworden. Diese zeichnet sich durch unregelmässig verbogene und oft knorrige Subhymenialzellen aus (eine Eigenschaft, die im Artnamen ausgedrückt ist), und hat Sklerotien, deren äussere Rindenschicht aus drei bis fünf Lagen dünnwandiger, langgestreckter, kaum gefärbter bis blass rotbrauner, parallel zur Oberfläche laufender Zellen besteht (Fig. 10; siehe auch Tu & Kimbrough, 1975). Da unser Pilz einfach geformte Zellen in einem regelmässigen Subhymenium (Fig. 2 a,b,f) und eine aus mehr oder weniger isodiametrischen Zellen mit dunklen Wänden aufgebaute Sklerotiumrinde ohne langzellige Aussenschicht besitzt (Fig. 6), kann er von *Waitea circinata* spezifisch unterschieden werden.

Innerhalb des *Rhizoctonia*-Komplexes (*Thanatephorus, Waitea* und *Athelia*) wird zur Unterscheidung der Arten auch die Fusionsfähigkeit der vegetativen Hyphen herbeigezogen (Kim & al., 1989, und die dort zitierte Literatur). In Konfrontationskulturen konnten mit dem Mikroskop keine Fusionen zwischen *Waitea nuda* und den 5 getesteten Stämme von *Waitea circinata* gefunden werden. Die Mycelien wuchsen aufeinander zu und bildeten dann ohne jegliche Reaktion gemischte Kulturen. Die Hyphen der beiden Arten wuchsen ungehindert durcheinander. Stiessen zwei Hyphen der beiden Pilze aufeinander, so konnte gelegentlich beobachtet werden, dass sie eng aneinander geschmiegt weiter wuchsen, wobei sie weder fusionierten, noch sich gegenseitig zu hemmen schienen (Fig. 9). Es trat keine sichtbare, taxonomisch interpretierbare Reaktion auf, doch darf vermutet werden, dass die beiden Pilze nicht zur gleichen Fusionsgruppe gehören. Genetische Teste zum Nachweis einer Fusion wurden nicht angestellt.

Die bei *Waitea nuda* gelegentlich beobachteten Durchwachsungen der Hyphen und der Hymenialzellen (Fig. 2a,f-i; Fig. 8A-E) wurden bei *Waitea circinata* nicht gesehen. Ihre taxonomische und systematische Bedeutung kann heute noch nicht beurteilt werden, doch scheint es eher unwahrscheinlich, dass ihnen das gleiche Gewicht wie den analogen Vorgängen bei *Repetobasidium* zukommt.

Nach Flentje & al. (1963) besitzt *Waitea circinata* 2-10 Kerne pro Hyphenzelle (Medianwert = 6, berechnet nach den Angaben von Flentje & al.). Unsere *Waitea nuda* hingegen zeigt 6-40 Kerne pro Zelle, mit einem Medianwert von 16 (Fig. 3). Ob dieser Unterschied taxonomisch signifikant ist, kann nicht beurteilt werden, da von beiden Arten nur je ein Stamm untersucht wurde. Noch weniger taxonomische Bedeutung kommt wohl den chemischen Unterschieden zu: nach Tu & Kimbrough (1978) zeigen die vegetativen Hyphen von Waitea circinata eine intensive Stärke-Reaktion in Jodlösung und eine starke Fett-Färbung mit Nilblau. Beide fehlen bei *Waitea nuda*, doch könnte dieses Verhalten stark von den Kulturbedingungen abhängig sein.

Kulturverhalten: Waitea nuda wächst auf den meisten Nährböden bei 25°C ausserordentlich rasch, ändert aber sein Aussehen sehr stark mit den verschiedenen Substraten. Auf manchen Nährböden werden Sklerotien oder sklerotioide Platten von erst blasser, dann rosa bis brauner Farbe gebildet. Die ursprünglich von Sklerotien und die von Basidiomen abgeimpften Stämme verhalten sich völlig gleich und können nach ihrer Wuchsform auf den verschiedenen Substraten nicht unterschieden werden. Basidiome wurden in keiner Kultur, auch nicht auf Erd-Agar oder Aktivkohlen-Agar beobachtet.

Das Wachstum zeigt zwei Phasen. In der ersten Phase werden einige wenige, sehr rasch wachsende "Kolonisator-Hyphen" auf der Agaroberfläche ausgesandt. Diese können bis 17 mm pro Tag zurücklegen, sind auffallend regelmässig verzweigt und bilden oft federartige oder kristallartige Muster. In einer zweiten Phase dringt das Mycelium in den Nähragar ein und bildet auch spärliche Lufthyphen, wodurch ein dünner Mycelfilz entsteht, der die ganze Agaroberfläche bedeckt. Je reicher das Milieu, desto dichter wächst der oberflächliche Filz. Nach etwa einer Woche beginnt die dritte Entwicklungsphase, deren Verlauf stark von der Zusammensetzung des Nährbodens abhängt. Nach dem Wachstum und der Ausbildung von Sklerotien können folgende Verhaltensweisen unterschieden werden:

- a) Spärliches Mycelwachstum mit Ausbildung einiger kleiner, submerser oder oberflächlicher, erst orange-brauner, dann brauner, unregelmässiger Sklerotien: Mais-Agar und MA/10.
- b) Reichlicheres Mycelwachstum, Sklerotien fehlen oder selten: Hagem, Lutz und CFM.
- c) Reichlicheres Mycelwachstum, zahlreiche blass orange-braune, unregelmässige, submerse oder oberflächliche Sklerotien: GYP.
- d) Reichlicheres Mycelwachstum mit spärlichem Luftmycel und zahlreichen bräunenden Sklerotien, oft auch mit einer bräunenden sklerotioiden Platte: BAF, Hefe-Agar, MYP.
- e) Starkes Mycelwachstum, oft mit Faltenbildung, zahlreiche, bräunende Sklerotien und meist auch mit ausgedehnten sklerotioiden Platten, häufig auch mit bräunenden Hyphensträngen: MA, TAG, Karotten-Agar.

Tetragoniomyces uliginosus (Karst.) Oberw. & Bandoni

Der hervorragenden Arbeit von Oberwinkler & Bandoni (1981) kann kaum mehr etwas Wesentliches zugefügt werden, und so beschränken sich die nachfolgenden Bemerkungen auf einige weniger wichtige Beobachtungen.

Die Entwicklung der Basidien von Tetragoniomyces uliginosus

Die junge Basidiole ist dikaryotisch, doch bald verschmelzen die beiden Kerne. Die diploide Basidiole beginnt nun ihr Volumen zu vergrössern und ihre Wand zu verdicken, die jedoch zunächst homogen erscheint. Erst gegen das Ende der diploiden Phase tritt die charakteristische, radiäre Struktur der Basidienwand auf. Nun teilt sich der Kern, wobei die Teilungsspindel in der Längsachse der Basidie liegt und die beiden Tochterkerne an die Pole der Basidie zu liegen kommen. Darauf tritt eine quer liegende Septe auf, die sich irisblendenartig von aussen nach innen schliesst. Die zweite Teilung erfolgt quer zur ersten, so dass innerhalb der verdickten und radiär strukturierten Basidienwand vier in einer Ebene liegende Zellen in einer quadratischen Anordnung entstehen. Diese bleibt jedoch nicht immer so erhalten. Oft nehmen die Zellen eine rhombische Anordnung an, seltener findet man sie in einer weniger regelmässigen Verteilung. Die Entwicklung der Basidie ist in den Figuren 11-16 festgehalten.

Oberwinkler & Bandoni (1981) fragten sich, ob die Konidien anderer Tremellalen mit den Basidien von *Tetragoniomyces uliginosus* homologisiert werden können: "Conidiophores of several Heterobasidiomycetes, e. g., *Tremella obscura* … proliferate and retain clamp vestiges in the same manner. The dikaryotic conidia of such species are probable homologues of basidia…". Angesichts der sehr ungewöhnlichen Verhältnisse kann man sich auch fragen, ob die *Tetragoniomyces*-Strukturen wirklich Basidien oder eher Konidien darstellen. Die beschriebenen Kernverhältnisse machen eine Karyogamie und Meiose sehr wahrscheinlich, so dass die Interpretation als "Basidie mit Endo-Statismosporen" sehr wohl am Platz ist.

Anatomie der befallenen Sklerotien

Junge, natürlich auf dem Stroh wachsende Sklerotien sind 0,5-2 mm grosse, hohle, weiche, matte, trockene, mehr oder weniger kugelige Köpfchen von blasser, rosa-ockerlicher Farbe. Meist sind mehrere Köpfchen zu einem kleineren Verband zusammengeschlossen, der 2-12 mm gross werden kann. Die Zellen des Sklerotiums sind gestreckt vieleckig, bilden aber kein lückenloses Geflecht. Gallerthüllen und Schnallen fehlen, aber der grosse Doliporus fällt bereits im Lichtmikroskop auf. In diesem Stadium unterscheiden sich die von *Tetragoniomyces* befallenen Köpfchen äusserlich nicht von den nicht befallenen, erst das Mikroskop zeigt den Parasiten, dessen Anwesenheit die weitere Entwicklung der Sklerotien bestimmt. Fehlt der Parasit, so entwickeln sich die Köpfchen zu dunkel rotbraunen und harten Sklerotien, ist er vorhanden, so verschleimen sie zu orangefarbenen, tremelloiden "Fruchtkörpern" (Tafel 2). Der Parasit bildet im Innern des Köpfchens ein spärliches Mycelium, das sehr leicht von den Zellen des Wirtspilzes unterschieden werden kann. Seine Hyphen sind nur 2 bis 4 µm dick, zweikernig und regelmässig beschnallt. Junge Basidien werden angelegt, bevor das Sklerotium verschleimt. Eine deutliche Gallertscheide hüllt die jungen Basidien und die Hyphen ein (Fig. 11A-D), die an vereinzelten Stellen bis zur Oberfläche des Köpfchens dringen. Dünne und meist kurze Appressorien legen sich dicht an die Wirtszelle an, ohne in diese einzudringen (Tafel 2), wie dies schon von Oberwinkler und Bandoni (1981) festgestellt wurde. Lediglich die Hyphenwand des Wirtes ist unter der Kontaktstelle etwas verdünnt.

Der Schleim der reifen "Fruchtkörper" stammt vom Parasiten. Dieser bildet durch das Auswachsen zahlreicher Hyphen eine zusammenhängende Schleimschicht auf dem zerfallenden Sklerotium des Wirtes. In diesem Schleim befinden sich viele losgelöste Basidien mit den vier Endo-Statismosporen. Die Basidien sind jedoch nicht ausschliesslich auf die Oberfläche des Wirtspilzes beschränkt, sondern können auch in etwas tieferen Lagen des Sklerotiums gefunden werden.

Die Kultur des Parasiten

Das Keimverhalten der Tetragoniomyces-Sporen wurde bereits von Koske (1972) und von Oberwinkler & Bandoni (1981) beschrieben. Auch die Sporen des Materials aus unserem Gewächshaus keimten in der von diesen Autoren angegebenen Weise, nachdem sie auf Nähragar ausgestreut wurden (Fig. 17-20). Dazu wurde ein reifes, verschleimtes Köpfchen in ein wenig Wasser zerrieben und ein Tröpfchen dieses Breies auf MA-Agar ausgestrichen. Die Zellen der Sporentetrade keimten innerhalb eines Tages mit je einer Hyphe. In den meisten Fällen fand kurz nach der Keimung die Somatogamie zwischen den Keimhyphen zweier benachbarter Zellen einer Sporentetrade statt, und es entwickelte sich eine kurze, beschnallte Hyphe. Diese stellte jedoch bald ihr Wachstum ein und bildete ein oder zwei "Sucher-Appressorien" aus, die auf der Suche nach einer Wirtszelle oft beträchtliche Längen erreichen konnten, und die oft einen stark verbogenen Verlauf aufwiesen. Nach 2 oder 3 Tagen erfolglosen Suchens stellten schliesslich auch die "Sucher-Appressorien" ihr Wachstum ein. Wurde der Sporenbrei jedoch auf eine einwöchige Reinkultur von Waitea nuda auf Hafer-Agar aufgetragen, so konnte beobachtet werden, wie die Appressorien mit den Wirtszellen in Kontakt traten (Fig. 21). In diesem Falle entwickelten sich auch die beschnallten Hyphen des Parasiten weiter (Fig. 22). Nach zwei Wochen Inkubation bei Raumtemperatur im natürlichen Licht-Dunkelwechsel befand sich an dieser Stelle ein charakteristischer Klumpen verschleimter, parasitierter Sklerotien von hell orangebrauner Farbe, der sich klar von der dunkelbraunen sklerotioiden Platte der nicht infizierten Umgebung abhob (Tafel 2). Diese parasitierte Stelle produzierte reichlich *Tetragoniomyces*-Sporen, und die Anatomie des Klumpens unterschied sich in keiner Weise von der auf Roggenstroh natürlich entstandenen Fruchtkörpern von *Tetragoniomyces*.

Bibliographie

- Ballou, L. R. & R. W. Holton, 1985: Synchronous initiation and sporulation of fruit bodies by *Coprinus cinereus* on a defined medium. Mycologia 77: 103-108.
- Booth, C., 1971: Fungal Culture Media. *In* Methods in Microbiology, vol. 4: 49-94. ed. C. Booth. Academic Press London, New York.
- Clémençon, H., 1986: Schwärzende *Lyophyllum*-Arten Europas. Z. Mykol. 52: 61-84.
- Clémençon, H., 1990: Fixierung, Einbettung und Schnittfärbungen für die plectologische Untersuchung von Hymenomyceten mit dem Lichtmikroskop. Mycol. Helv. 3: 451-466.
- Flentje, N. T., H. M. Stretton & E. J. Hawn, 1963: Nuclear distribution and behaviour throughout the life cycles of *Thanatephorus*, *Waitea*, and *Ceratobasidium* Species. Aust. J. Biol. Sci. 16: 450-467.
- Karsten, P. A., 1883: Symbolae ad Mycologiam Fennicam. XII. Meddel. Soc. Fauna Flora Fenn. 9: 110-112.
- Kim, W. G., T. Yamaguchi & R. Yoshino, 1989: Process of hyphal anastomosis and hyphal interactions among different isolates of *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA). Trans. Mycol. Soc. Japan 30: 265-275.
- Koske, R. E., 1972: Two unusual tremellas from British Columbia. Can. J. Bot. 50: 2565-2567.
- Lamoure, D., 1960: Recherches cytologiques et expérimentales sur l'amphithallie et la parthénogénèse chez les Agaricales. - Thèse de doctorat, Lyon.
- Möls, T., 1987: Testing of the Population Homogeneity. *In* E. Parmasto & I. Parmasto: Variation of basidiospores in the Hymenomycetes and its significance to their taxonomy. Biblioth. Mycol. Band 115: 141-147. J. Cramer, Berlin und Stuttgart.
- Moser, M., 1960: Die Gattung *Phlegmacium*. Verlag J. Klinkhardt, Bad Heilbronn Obb.
- Oberwinkler, F., & R. J. Bandoni, 1981: *Tetragoniomyces* gen. nov. and Tetragoniomycetaceae fam. nov. (Tremellales). Can. J. Bot. 59: 1034-1040.

- Parmasto, E. & I. Parmasto, 1987: Variation of basidiospores in the Hymenomycetes and its significance to their taxonomy. Biblioth. Mycol. Band 115, J. Cramer, Berlin und Stuttgart.
- Schömmer, F., 1949: Kryptogamen-Praktikum. Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart.
- Singer, R., 1986: Agaricales in Modern Taxonomy. Fourth ed. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Talbot, P. H. B., 1965: Studies of '*Pellicularia*' and associated genera of Hymenomycetes. Persoonia 3: 371-406.
- Tu, C. C., & J. W. Kimbrough, 1975: Morphology, development, and cytochemistry of the hyphae and sclerotia of species in the *Rhizoctonia* complex. Can. J. Bot. 53: 2282-2296.
- Tu, C. C., & J. W. Kimbrough, 1978: Systematics and phylogeny of fungi in the *Rhizoctonia*-complex. Bot. Gaz. 139: 454-466.
- Tu, C. C., J. W. Kimbrough & H. C. Aldrich, 1977: Cytology and ultrastructure of *Thanatephorus cucumeris* and related taxa of the *Rhizoctonia* complex. Can. J. Bot. 55: 2419-2436.
- Warcup, J. H. & P. H. B. Talbot, 1962: Ecology and identity of mycelia isolated from soil. Trans. Brit. Mycol. Soc. 45: 495-518.



Figuren 1 und 2: Sporen, Subhymenium und Basidien von *Waitea nuda*. **a**, **b**, **f**: Struktur des Subhymeniums, **a**: Pfeile zeigen leere Hüllen, zwei davon mit jungen, durchwachsenden Basidien; **c**, **d**: Basidiolen, zwei davon sub-urniform; **e**: Basidien mit jungen Sporen, eine Basidie suburniform; **f**-i: Durchwachsungen mit jungen Basidien; **k**: leere Hülle einer alten Basidie.

Figures 1 and 2: Spores, subhymenium and basidia of *Waitea nuda*. **a**, **b**, **f**: subhymenium, in **a**: arrows indicate empty walls, two of them with proliferations; **c**, **d**: sub-urniform basidioles; **e**: basidia, one of them sub-urniform; **f-i**: proliferations of young basidia; **k**: empty basidial wall.



Figur 3: Kernzahl pro Zelle der dickwandigen Hyphen von *Waitea nuda*. Figure 3: Number of nuclei per cell of the thick walled hyphae of *Waitea nuda*.



Figur 4: Doliporus und Parenthesom von *Waitea nuda* charakteristisch für den *Thanatephorus-Rhizoctonia*-Komplex, Hauptfigur 50'000:1. Obere Einsatzfigur: Doliporus-Komplex in einem Basidiom. Der Doliporus-Kanal ist in der unteren Hälfte des Komplexes knapp sichtbar. 2000:1 Untere Einsatzfigur: Doliporus-Komplex aus einem Sklerotium. Porus-Kanal gut sichtbar, in der unteren Hälfte aussergewöhnlich stark erweitert 3000:1.

Figure 4: Dolipore and parenthesome of *Waitea nuda*, characteristic of the *Thanatephorus-Rhizoctonia*-complex. Main figure 50'000:1. **Upper inset:** from the context of a fruit body, the channel of the porus just visible, 2000:1. **Lower inset:** from the sclerotium, the pore channel easily visible, probably extended in the lower half, 3000:1.



Figur 5-6: Nicht befallenes Sklerotium von *Waitea nuda*. 500:1. **5:** Zellen aus dem innern Geflecht; **6:** Oberflächliche Zellen der Rinde (vergleiche Fig.10: *Waitea circinata*). **Figur 7:** Zellen der sklerotioiden Platte aus einer Kultur von *Waitea nuda*. 500:1.

Figures 5-6: Sclerotium of *Waitea nuda*, not infected. 5: Cells from the inner trama; 6: Cells from the outer cortex (compare fig. 10: *W. circinata*). 500:1.

Figure 7: Cells from a sclerotioid plate in a culture of Waitea nuda. 500:1.



Figuren 8 A-E: Durchwachsungen bei *Waitea nuda*. Karminessigsäure, kontrastreich fotografiert, deshalb Zellinhalt ohne sichtbaren Einzelheiten. 2000:1. A, B: Basidien im optischen Querschnitt, C: Basidie im optischen Längsschnitt. D: Seitliche Durchwachsung in der Trama des Fruchtkörpers, Kernstruktur schwach sichtbar. E: Durchwachsene Hyphe aus der Fruchtkörpertrama im optischen Längsschnitt, innere Hyphe mit deutlichem Doliporuskomplex.

Figur 9: Konfrontation von *Waitea nuda* (dünnere, sich anschmiegende Hyphe links) mit *Waitea circinata* auf MA-Agar in einer Petrischale. Es kommt weder zu einer Verschmelzung, noch zu einer Abwehrreaktion der Hyphen. Der helle Hof ist eine Folge der ungünstigen Beleuchtungsverhältnisse durch die etwa 10 mm dicke Agarschicht, die dunklen Flecken sind Schatten kleiner Einschlüsse im Nähragar. 500:1.

Figur 10: Oberflächenhyphen des Sklerotiums von *Waitea circinata* aus einer Kultur, 500:1 (Vergleiche Figur 6: *Waitea nuda*).

Figures 8 A-E: Proliferations in *Waitea nuda*. Acetocarmine, 2000:1. A, B: Basidia in optical cross section, high contrast photograph; C: Basidium in longitudinal optical section; D, E: Hyphae from the fruit body.

Figure 9: Confrontation of *Waitea nuda* (thinner hypha) with *Waitea circinata*. No barrage, no fusion. Figure 10: Superficial hyphae from the cortex of a sclerotium of *Waitea circinata*. (Compare figure 6: *Waitea nuda*). 500:1.



Figuren 11 A-D: Hyphen mit praekaryogamen Basidien in bakteriologischer Tusche aufgeschwemmt um die Schleimhülle zu zeigen. 1000:1. 12: Diploide Basidie mit verdickter, aber noch homogener Wand. 13: Diploide Basidie mit bereits radiär strukturierter Wand. 14, 15: Zentripetales Wachstum der ersten Septe nach der ersten meiotischen Teilung. Die Kerne liegen distal, die strukturierte Basidienwand weniger gut sichtbar. 16 A-D: Reife Basidien mit den 4 Endo-Meiosporen in verschiedenen Anordnungen, (unsterile Objektträgerkultur, 1 Tag nachdem die Basidien ausgestrichen wurden). Die strukturierte Basidienwand gut sichtbar, die individuellen Sporenwände sind in den Figuren A und B besonders klar erkennbar. Der Schleim wird durch den Hof angezeigt, den die Bakterien um die Basidie bilden. 12-16: 2000:1.

11 A-D: Hyphae with young basidia in bacteriological indian ink to show the gelatinous matrix. 1000:1. 12: Diploid basidium with thickened but still homogeneous wall. 13: Diploid basidium with radially structured wall. 14, 15: Centripetal formation of the first septum after the first division. Nuclei in distal positions. The structure of the basidial wall less clearly visible. 16 A-D: Mature basidia with the four endo-meiospores in different geometric arrangements (unsterile slide culture, one day after inoculation). The structured basidial wall clearly visible, the individual spore walls clearly visible in figures A and B. The slime around the basidia is indicated by the bacteria not touching the basidial surface. 2000:1.



Figuren 17-20: Entwicklung von *Tetragoniomyces uliginosus* auf MA-Agar, Objektträgerkultur ohne Wirtspilz, Inkubation bei 25°C. 17: Erste Keimung. 18: Somatogamie zweier Keimhyphen. 19: Auswachsen eines Appressoriums nach der Somatogamie. 20: Zwei lange, gewundene Sucher-Appressorien, jedes aus einer rudimentären, dikaryotischen Hyphe auswachsend. Die dunklen Körper sind kontaminierende Bakterien.

Fig. 17-19 ein Tag nach der Aussaat, 2000:1; Fig. 20 drei Tage nach der Aussaat, 1000:1.

Figuren 21, 22: Eine Suspension von *Tetragoniomyces uliginosus* wurde auf eine einwöchige Kultur von *Waitea nuda* in einer Petrischale aufgetragen. 21: Ein Appressorium befällt eine Hyphe von *Waitea nuda*, ein Tag nach der Aussaat. 22: Erfolgreiche Entwicklung von *Tetragoniomyces uliginosus*, drei Tage nach der Aussaat. 1000:1.

Figures 17-20: Development of *Tetragoniomyces uliginosus*, slide cultures without the host fungus on malt agar at 25°C. **17:** Germination. **18:** Somatogamy between two hyphae just after germination. **19:** Growth of an appressorium after somatogamy. **20:** two long, winding, searching appressoria, each issued from a rudimentary, dicaryotic hypha. Dark bodies are contaminating bacteria.

17-19: one day after inoculation, 2000:1; 20: three days after inoculation, 1000:1.

Figures 21, 22: A suspension of *Tetragoniomyces uliginosus* has been applied to a one week old culture of *Waitea nuda* in a Petri dish. 21: An appressorium taps a hypha of *Waitea nuda*. One day after inoculation. 22: Successful development of a young mycelium of *Tetragoniomyces*. 1000:1.

Legenden zur Tafel 1

Waitea nuda und Tetragoniomyces uliginosus

- A: Basidiome von Waitea nuda auf Roggenstroh.
- B: Junge, blass rosa gefärbte und noch weiche, nicht befallene Sklerotien von *Waitea nuda* auf Roggenstroh.
- C: Ältere, blass braune und reife, und dunkler braune, nicht befallene, harte Sklerotien von *Waitea nuda* auf Roggenstroh.
- D: Grosse Traube reifer, von *Tetragoniomyces uliginosus* befallener, verschleimter Sklerotien von *Waitea nuda* auf Stroh.
- E: Kleinere Ansammlungen reifer, von *Tetragoniomyces uliginosus* befallener, verschleimter Sklerotien von *Waitea nuda* auf Stroh.
- F: Ansammlung rosafarbener, verschleimter, nach künstlicher Infektion mit *Tetragoniomyces uliginosus* befallener Sklerotien neben einer braunen, nicht befallenen sklerotioiden Platte von *Waitea nuda* in Kultur.

Legends to plate 1

Waitea nuda and Tetragoniomyces uliginosus

- A: Basidiomes of Waitea nuda on straw of Secale cereale.
- B: Young, pale pink, soft, not infected sclerotia of Waitea nuda on straw.
- C: Middle aged, pale brown, not infected sclerotia and mature, dark brown, not infected sclerotia of *Waitea nuda* on straw.
- D: Big cluster of slimy sclerotia of *Waitea nuda* infected with *Tetragoniomyces uliginosus* on straw.
- E: Small clusters of slimy sclerotia of *Waitea nuda* infected with *Tetragoniomyces uliginosus* on straw.
- F: Cluster of pinkish, slimy, infected sclerotia following artificial infection of *Waitea nuda* with *Tetragoniomyces uliginosus* in culture, and brown, not infected sclerotial plate of *Waitea nuda*.

A	В
С	D
E	F



Tafel 1: Waitea nuda und Tetragoniomyces uliginosusPlate 1: Waitea nuda and Tetragoniomyces uliginosus

Legenden zur Tafel 2

Anatomie eines befallenen Sklerotiums

- A: Schnitt durch eine durchwachsene Sklerotium-Zelle von *Waitea nuda*. Alizarinviridin - Pyronin B.
- B: Doliporus mit Porenkanal in einer Zelle des Sklerotiums von *Waitea nuda*, Amido blue black - Pyronin B.
- C: Appressorium von *Tetragoniomyces uliginosus* auf einer Zelle im Sklerotium von *Waitea nuda*. Das Appressorium dringt nicht in die Wirtszelle ein. Alizarinviridin Pyronin B.
- D: Schnitt durch ein parasitiertes Sklerotium. Der Schleim um die Hyphen und Basidien von *Tetragoniomyces uliginosus* ist rot dargestellt. Amido blue black - Pyronin B.
- E: Schnitt durch ein parasitiertes Sklerotium. Der Schleim um die Hyphen und Basidien von *Tetragoniomyces uliginosus* ist rot dargestellt. Die Basidien des Parasiten werden auch in den tieferen Lagen des Sklerotiums gebildet; die Zellen im Innern des Sklerotiums sind grösstenteils sehr plasma-arm. Amido blue black - Pyronin B.

Legends to plate 2

Anatomy of an infected sclerotium

- A: Section through a proliferation of a sclerotial cell of *Waitea nuda*. Alizarine viridine pyronine B.
- B: Dolipore complex with pore channel in a sclerotial cell of *Waite nuda*. Amido blue black pyronine B.
- C: Appressorium of *Tetragoniomyces uliginosus* on a sclerotial cell of *Waitea nuda*. The appressorium does not penetrate into the host cell. Alizarine viridine pyronine B.
- D: Section through a parsitized sclerotium. Mucilage surrounding the hyphae and basidia of *Tetragoniomyces uliginosus* appears red. Amido blue black pyronine B.
- E: Section through a parsitized sclerotium. Mucilage surrounding the hyphae and basidia of *Tetragoniomyces uliginosus* appears red. Basidia are not limited to the uppermost layer of the sclerotium; the cells near the centre of the sclerotium are almost devoid of cytoplasm. Amido blue black - pyronine B.



Strichmarke = $10 \ \mu m$ Bar = $10 \ \mu m$



Tafel 2: Anatomie eines befallenen Sklerotiums Plate 2: Anatomy of an infected sclerotium