Zeitschrift: Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Graubünden
Band: 114 (2007)

Artikel: Biodiversität von Brand- und Rostpilzen auf der Alp Flix
Autor: Kemler, Martin / Begerow, Dominik / Lutz, Matthias
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-594944

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. Mehr erfahren

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. En savoir plus

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. Find out more

Download PDF: 20.08.2025

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

Jber. Natf. Ges. Graubünden 114 (2007), Seiten 65–72

Biodiversität von Brand- und Rostpilzen auf der Alp Flix

von Martin Kemler[1], Dominik Begerow[1] und Matthias Lutz[2]

Adressen:
[1] AG Geobotanik
Ruhr-Universität Bochum
Universitätsstrasse 150
Gebäude ND 03/171
D-44780 Bochum
martin.kemler@rub.de

[2] Botanisches Institut
Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 1
D-72076 Tübingen

Zusammenfassung

Ziel des vorliegenden Projektes ist eine Bestandesaufnahme der auf der Alp Flix vorkommenden Brand- und Rostpilze. Bislang konnten wir ca. 300 Belege für Brand- und Rostpilze sammeln und herbarisieren. Abschliessend bearbeitet sind davon 248 Belege, die 72 Rostpilz- und 33 Brandpilzarten zugeordnet werden können. Drei Arten konnten erstmals für die Schweiz nachgewiesen werden, zwei weitere erstmals für Graubünden. Eine neue Wirtspflanzenart konnte belegt werden. Anhand einiger Beispiele wird im Folgenden gezeigt, welche Erkenntnisse durch molekularphylogenetische Analysen der oft selten gesammelten Arten im Bezug auf Evolution und Biologie der untersuchten Pflanzenparasiten gewonnen werden können.

Schlagworte: Brandpilze, Rostpilze, Evolution, Erstnachweis, Alp Flix, Graubünden

Biodiversity of Ustilaginomycetes and Urediniomycetes on the Alp Flix

Summary

The goal of the present study is to document the occurrence of Ustilaginomycetesand and Urediniomycetes on the Alp Flix. Up till now about 300 Ustilaginomycetes and and Urediniomycetes have been collected and preserved in a herbarium. 248 records were handled, which could be assigned to 72 species of rust and 33 species of smutfungi. 3 species were detected for the first time in Switzerland, 2 additional species for the first time in Grisons. A new host plant was documented. Some examples show, what insights regarding the evolution and biology of the collected parasites can be gained by molecular phylogenetics.

1. Einleitung

Mitarbeiter der Universität Tübingen (bzw. Ruhr-Universität Bochum) sind seit Ende 2001 am Projekt «Alp Flix» beteiligt. Zielsetzung ist eine Bestandesaufnahme der im dortigen Gebiet vorkommenden

Pflanzenparasiten aus der Grossgruppe der Ständerpilze (Basidiomycota).

Mit Hilfe molekularer Methoden hat sich die Systematik dieser Gruppe der Chitinpilze in den letzen Jahren stark verändert. Dabei zeigte sich, dass sich innerhalb der Ständerpilze drei phylogenetische Linien unterscheiden lassen: Agaricomycotina, Pucciniomycotina und Ustilaginomycotina (Begerow et al. 1997, 2006; Hibbett et al. 2007; Mc Laughlin et al. 1995). Innerhalb der Pucciniomycotina und Ustilaginomycotina ist es dabei unabhängig voneinander zur Ausbildung eines pflanzenparasitischen Lebensstils gekommen, in den Pucciniomycotina sogar mehrfach. Grob gesehen handelt es sich bei den Vertretern der Ustilaginomycotina um Brandpilze (Begerow et al. 2006) und bei den meisten Vertretern der Pucciniomycotina um Rostpilze (Aime et al. 2006). Beide Gruppen sind durch einen charakteristischen Lebenszyklus gekennzeichnet (Abb. 1). Innerhalb der Pucciniomycotina hat sich neben den Rostpilzen eine Gruppe von Pilzen (Microbotryales) entwickelt, die in Konvergenz zu den Ustilaginomycotina den typischen Lebenszyklus eines Brandpilzes evolviert hat (Bauer et al. 1997; Begerow et al. 1997, 2006).

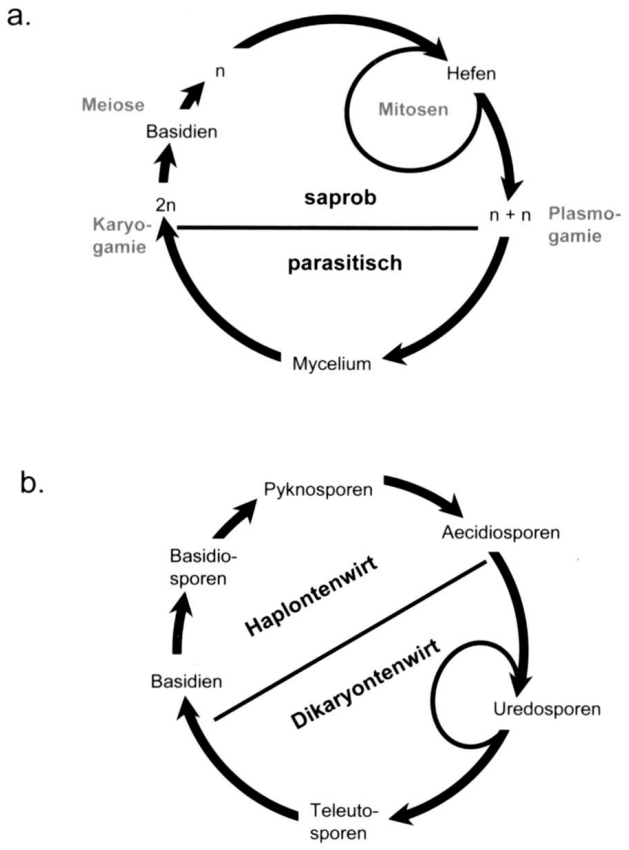

Abb. 1: Lebenszyklen von Brandpilzen (a) und Rostpilzen (b).

2. Methoden

Die in der Artenliste dokumentierten Brand- und Rostpilze wurden in einem Zeitraum von sechs Jahren und jährlichen Besuchen seit 2001 auf der Alp Flix gesammelt. Unsere Sammelaktivität beschränkte sich dabei auf im Gelände erkennbare Infektionen. Da unser Ziel eine weitestmögliche Aufnahme der Gesamtdiversität der Brand- und Rostpilze auf dem Gebiet der Alp Flix ist, wurde flächendeckend gearbeitet. Die Sammelexkursionen wurden so durchgeführt, dass auf allen Höhenstufen möglichst viele Vegetationstypen untersucht wurden. Dabei haben wir nach von Pilzen verursachten Krankheitssymptomen auf Pflanzen Ausschau gehalten, die noch im Gelände mit einer Handlupe untersucht wurden. Wenn es sich um eine von Brand- oder Rostpilzen verursachte Infektion handelte, wurde das infizierte Pflanzenmaterial an Ort und Stelle in eine Pflanzenpresse überführt. Die Wirtspflanzen wurden abends im Forschungshaus «Rhexoza flixella» abschliessend bestimmt. Die Parasiten selbst wurden mittels Lichtmikroskopie und verschiedener Bestimmungswerke nach der Rückkehr in Tübingen bestimmt. Das bearbeitete Material steht in herbarisierter Form zur Verfügung (KRAM, TUB, private Herbarien von D. Begerow, M. Hendrichs, M. Lutz & W. Maier).

3. Ergebnisse

Insgesamt wurden ca. 300 Aufsammlungen von Brand- und Rostpilzen gemacht. Abschliessend bearbeitet sind davon 248 Belege, die 72 Rostpilz- und 33 Brandpilzarten zugeordnet werden können (Abb. 2). Auch einige Neufunde wurden gemacht (Tab. 1).

Die Aufsammlungen, die wir auf der Alp Flix machen konnten, flossen massgeblich in unsere wissenschaftliche Arbeit ein, welche sich mit molekularer Phylogenetik, Systematik und Evolution von Brand- und Rostpilzen beschäftigt. Dies soll folgend an einigen Beispielen dargestellt werden.

4. Kryptische Arten

Die Arten der Gattung ***Microbotryum*** sind Pflanzenparasiten mit einem typischen Brandpilzlebenszyklus. Dies ist umso erstaunlicher, da sie mit der Gruppe der «echten» Brandpilze (Ustilaginomycotina) nicht näher verwandt sind (siehe oben). Klassischerweise wird die Artabgrenzung innerhalb der Gattung anhand des befallenen Wirtes, morphologi-

scher Merkmale der Brandsporen und der Farbe der, meist violetten, Sporenmassen vorgenommen (VÁNKY 1994, 1998). Die bekannteste Gruppe innerhalb von *Microbotryum* sind die Antherenbrände der Caryophyllaceae, welche ihre Sporenlager in den Antheren der von ihnen befallenen Wirte bilden. Antherenbrände wurden bislang auf über 200 verschiedenen Wirtsarten gefunden (THRALL et al. 1993) und die Diskussion über das Artkonzept innerhalb dieser Gruppe hat eine lange Tradition (z.B. LIRO 1924). Dabei vertreten einige Autoren den Standpunkt, dass es sich um eine Parasitenart, *Microbotryum violaceum*, handelt, welche ein breites Wirtsspektrum befallen kann. Andere wiederum betrachten die Parasiten vieler Wirtsarten als jeweils eine eigenständige Art und so sind innerhalb der Antherenbrände der Caryophyllaceae derzeit ca. 10 Arten beschrieben. Um die Frage der Artabgrenzung innerhalb dieser Gruppe befriedigend zu klären, war es daher ein erstes Ziel unserer Arbeit, Parasiten möglichst vieler unterschiedlicher Wirte molekularphylogenetisch zu untersuchen. Es zeigte sich deutlich, dass Parasiten eines Wirtes aus unterschiedlichen Regionen meistens monophyletische Gruppen und damit gut abgegrenzte Arten bildeten, zwischen welchen wahrscheinlich kein genetischer Austausch mehr stattfindet und die sich teilweise den schon bestehenden Arten gut zuordnen liessen (LUTZ et al. 2005). Im Rahmen unserer Arbeit konnten wir auch einige neue Arten beschreiben. So war es uns möglich, mit Hilfe einer Aufsammlung aus dem Gebiet der Alp Flix die neue Art *Microbotryum silenes-acaulis* als Parasit in den Staubbeuteln von *Silene acaulis* zu beschreiben (LUTZ et al. submitted).

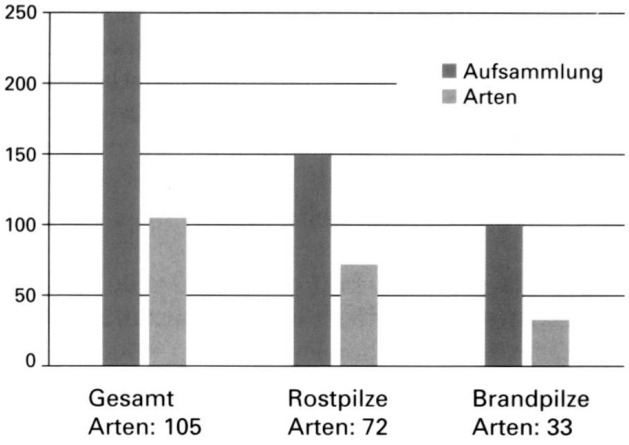

Abb. 2: Anzahl der Aufsammlungen von Rost- und Brandpilzen auf der Alp Flix im Zeitraum von 2001 bis 2006.

Ganz ähnliches gilt für die Brandpilzgattung ***Thecaphora*** (Ustilaginomycotina). *Thecaphora*-Arten befallen die Blüten ihrer Wirtspflanzen und bilden dort eine Masse brauner, staubig trockener Sporenballen. Neben Pflanzen aus 14 verschiedenen Familien der eudikotylen Pflanzen sind *Thecaphora*-Infektionen auch von verschiedenen Gattungen der Caryophyllaceae bekannt. Da man keine morphologischen Unterschiede zwischen den *Thecaphora*-Infektionen innerhalb der Caryophyllaceae erkennen konnte, nahm man an, dass es sich um eine Art (*T. saponariae*) handelt. Eine Aufsammlung von *Thecaphora* auf *Silene vulgaris* auf der Alp Flix gab den Anstoss zur molekularphylogenetischen Analyse von *Thecaphora*-Infektionen verschiedener Caryophyllaceen-Gattungen (VÁNKY & LUTZ, in press). Das Ergebnis sind momentan

	Parasit	**Wirt**
Neuer Wirt:	*Anthracoidea karii* (Liro) Nannf.	*Carex paniculata* L.
Neue Arten für die Schweiz:	*Anthracoidea atratae* (Savile) Kukkonen *Anthracoidea buxbaumii* Kukkonen *Urocystis phlei-alpini* Terrier	*Carex parviflora* Host *Carex buxbaumii* Wahl. *Phleum pratense* L.
Neue Arten für Graubünden:	*Anthracoidea hostianae* B. Lindeb. ex Nannf. *Microbotryum violaceo-irregulare* (Brandenb. & Schwinn) G. Deml & Oberw.	*Carex hostiana* DC. *Silene vulgaris* (Moench) Garcke

Tab. 1: Erstnachweis eines neuen Wirtes und Erstnachweise neuer geographischer Verbreitung für fünf pflanzenparasitische Basidiomycota in der Schweiz bzw. in Graubünden beruhend auf Funden von der Alp Flix. Basierend auf VÁNKY 2004 und ZOGG 1985.

fünf *Thecaphora*-Arten mit einem jeweils spezifischen Wirtsspektrum. Die auf der Alp Flix gesammelte Art *Thecaphora melandrii* auf *Silene vulgaris* scheint auf die Wirtsgattung *Silene* spezialisiert zu sein.

5. Ökologische Einnischung

Die Polygonaceae sind die Wirtsfamilie, welche am meisten beschriebene Parasitenarten der Gattung *Microbotryum* beherbergt (Vánky 1998). In einer ersten molekularphylogenetischen Analyse von *Microbotryum* (Kemler et al. 2006) konnten wir zeigen, dass es sich bei den ursprünglichen Vertretern der Gattung wahrscheinlich um Parasiten auf Polygonaceae handelte, da diese ein paraphyletisches Verteilungsmuster in den phylogenetischen Rekonstruktionen aufwiesen. Auch zwischen den Parasiten dieser Wirtsgruppe ist die Artabgrenzung nicht geklärt. So teilen sich die Wirte *Polygonum bistorta* und *P. viviparum* mehrere Vertreter der Gattung *Microbotryum*, die aufgrund des Ortes der Sporenbildung, und nicht

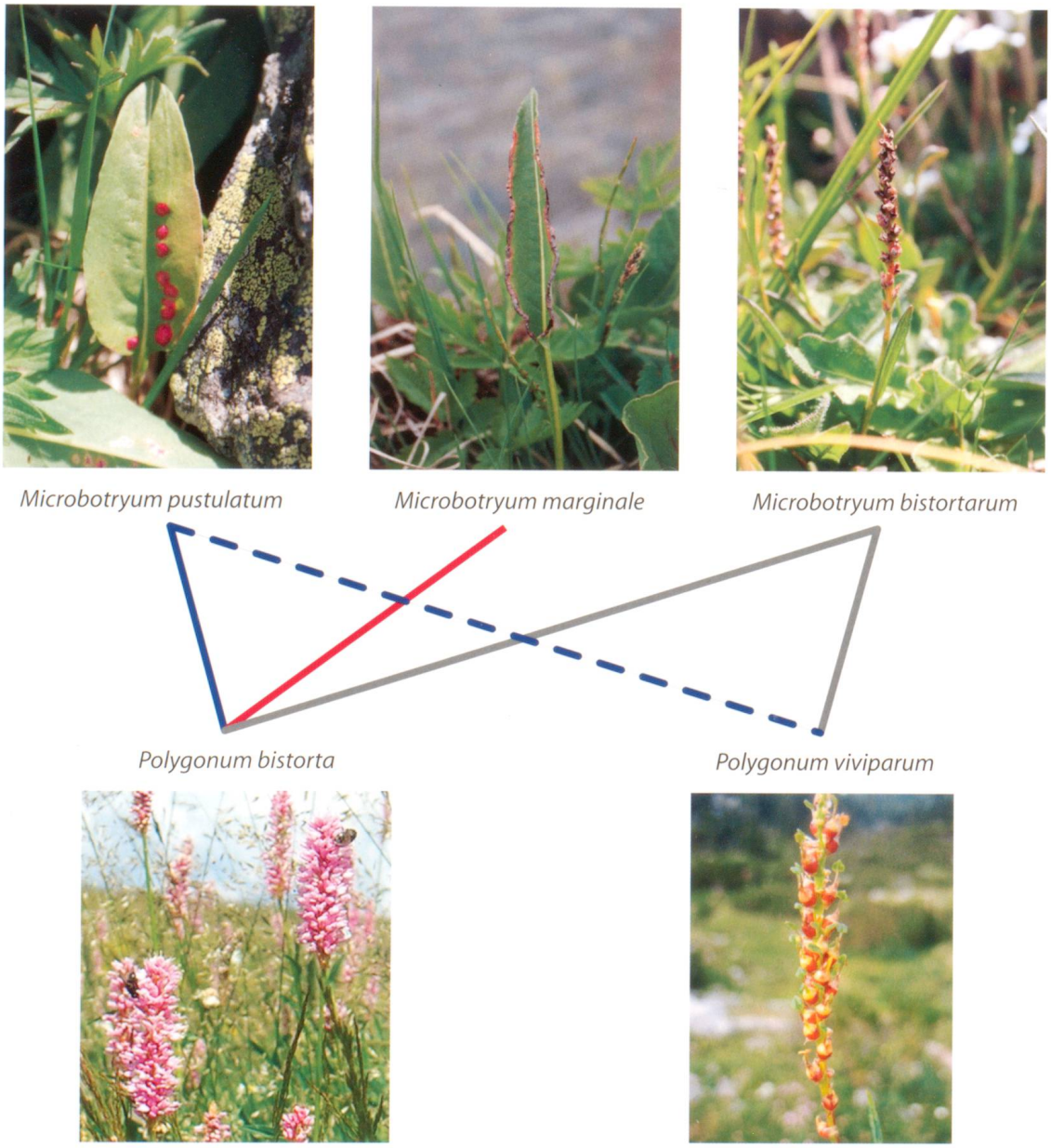

Abb. 3: Befallsbeziehung der Parasiten *Microbotryum bistortarum, M. marginale* und *M. pustulatum* zu ihren Wirten *Polygonum bistorta* und *P. viviparum*. Die Linien zeigen den Befall des jeweiligen Wirtes durch den dazugehörigen Parasiten. Durchgezogen Linie: molekulare Daten vorhanden; gestrichelte Linie: molekulare Daten nicht vorhanden.

auf Grund des Wirtes, in die Arten *M. bistorta* (Sori in den Blüten), *M. marginale* (Sori im Blattrand) und *M. pustulatum* (Sori als Pusteln auf den Blättern) unterschieden werden (Abb. 3).

Die Artabgrenzung von *Microbotryum marginale* und *M. pustulatum* gibt dabei besonderen Anlass zur Diskussion, da beide im selben Organ desselben Wirtes vorkommen können und zum Teil im selben Blatt vorhanden sind. Unter anderem mit Hilfe von Aufsammlungen auf der Alp Flix, auf der alle drei Parasitenarten vorkommen, war es möglich, die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen diesen Parasitenarten zum Teil zu klären (Kemler et al. submitted). So gehören *Microbotryum marginale* und *M. pustulatum* nicht zur selben Art, ja sie fallen sogar in unterschiedliche Untergruppen von *Microbotryum*. Schwieriger ist die Interpretation der phylogenetischen Verhältnisse zwischen *Microbotryum marginale* und *M. bistortarum* (Abb. 4). *Microbotryum bistortarum* in den Blütenständen von *Polygonum viviparum* scheint eine eigene Art zu bilden. Die Grenzen zwischen *Microbotryum bistortarum* und *M. marginale* auf *Polygonum viviparum* sind hingegen mit den bisherigen Aufsammlungen nicht zu klären. Die Daten deuten darauf hin, dass es zwischen diesen beiden Morphoarten eventuell zu genetischem Austausch kommt und sich eine phylogenetische Artabgrenzung zwischen beiden nicht rechtfertigen lässt. Es besteht zwar noch Klärungsbedarf in dieser Richtung, die Aufsammlungen von der Alp Flix konnten jedoch wesentlich dazu beitragen, ein bis dahin nicht erkanntes phylogenetisches Muster innerhalb der Gattung *Microbotryum* aufzuzeigen. Ein weiteres Beispiel für das Vorkommen zweier sehr ähnlicher Brandpilze auf ein und demselben Wirt ist der Befall von *Silene vulgaris* durch *Microbotryum silenes-inflatae* und *M. vio-laceo-irregulare* auf der Alp Flix.

6. Neue Interpretation der Evolution

Obwohl die Arten der Gattung ***Entyloma*** nicht das augenfällige Brandpilzmerkmal tiefschwarzer, russig staubender Brandsporenlager aufweisen, gehören sie zu den «echten» Brandpilzen (Ustilaginomycotina). *Entyloma*-Arten bilden massive Sporenlager in den Interzellularen des Mesophylls von Blättern – selten auch von Blattstielen und Stängeln – der Wirtspflanzen und verursachen so das Befallssymptom des «white smut»: helle, im Gegenlicht nicht transparente Blattflecken. In Europa sind etwa 100 *Entyloma*-Arten bekannt. Diese sind wirtsspezifisch, d.h. eine bestimmte *Entyloma*-Art kann nur eine Wirtspflanzenart oder wenige eng verwandte Wirtspflanzenarten befallen. Das Wirtsspektrum der Gattung *Entyloma* ist allerdings beschränkt: Der überwiegende Teil der *Entyloma*-Arten kommt auf Wirtspflanzen aus der Gruppe der Asteridae, zumeist auf Asteraceen vor. Wirte aus der Gruppe der Ranunculidae bilden einen zweiten Schwerpunkt.

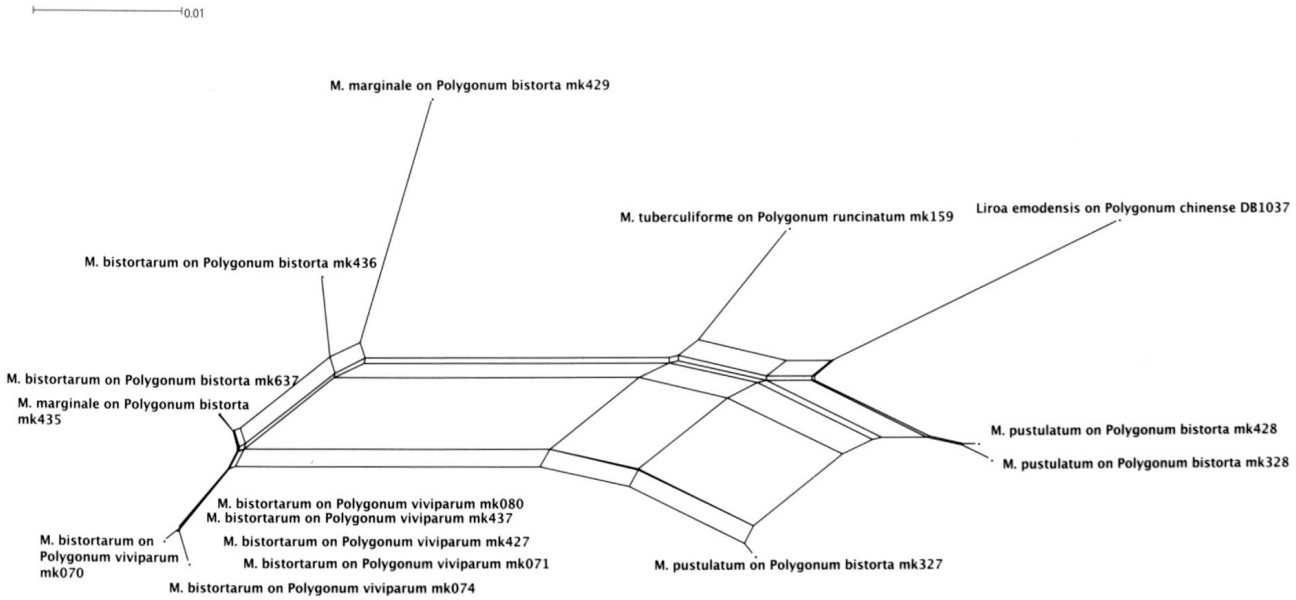

Abb. 4: Ein mit SplitsTree (Default-Einstellungen) aus ITS- und LSU-Sequenzen erstelltes Neighbour-Net (Huson & Bryant 2006) der phylogenetischen Verwandtschaft zwischen *Microbotryum bistortarum*, *M. marginale* und *M. pustulatum*.

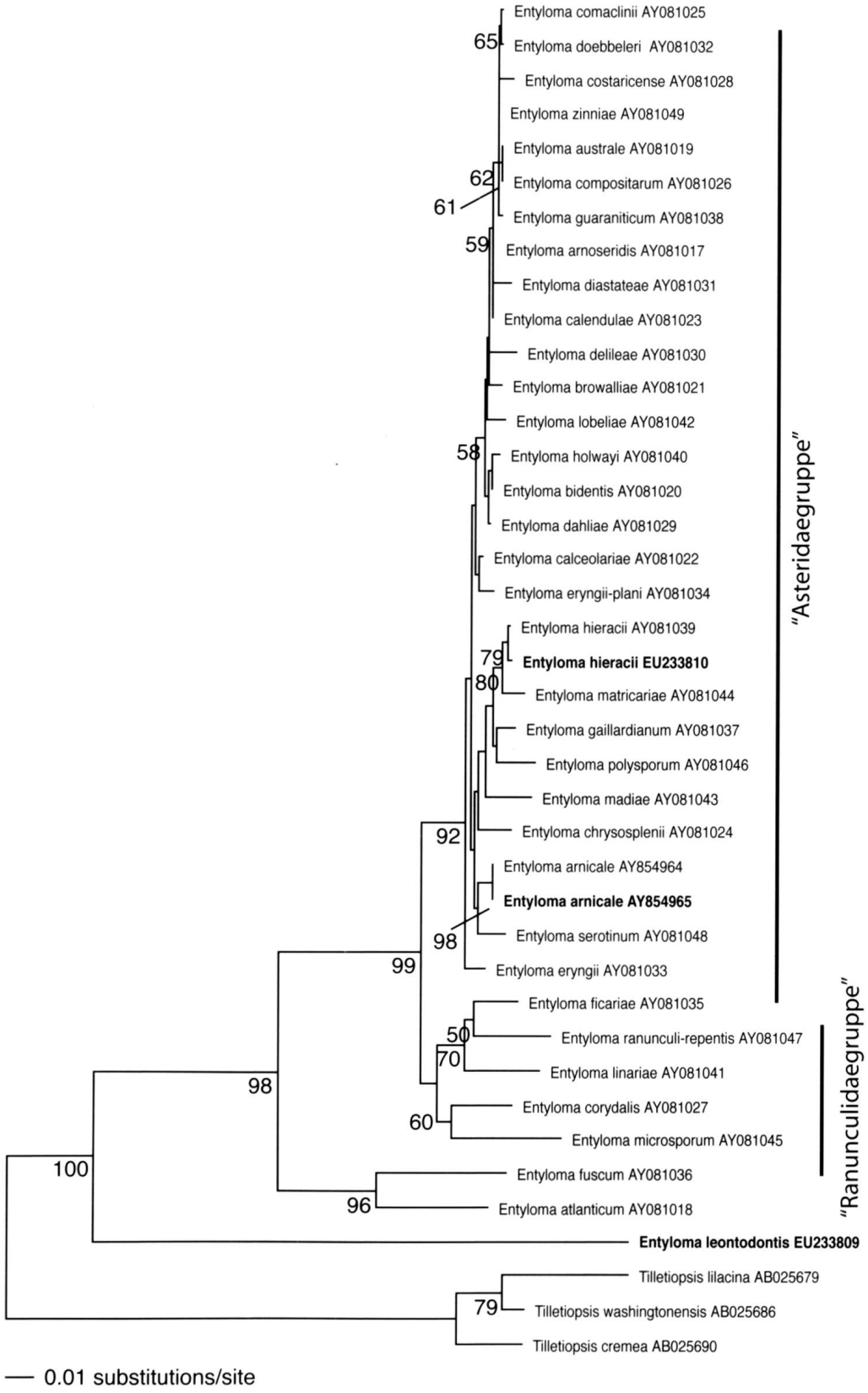

Abb. 5: NJ-Analyse der ITS1/2 Region der nuc-rDNA einschliesslich der 5.8S der ausgewählten *Entyloma*- und *Tilletiopsis*-Arten unter Verwendung des HKY+G-DNA-Substitutionsmodells. Die Zahlen oberhalb der Äste sind Bootstrap-Werte. Gewurzelt wurde mit den *Tilletiopsis*-Arten. Fett gedruckt = Belege die auf der Alp Flix gesammelt wurden. Benennung der Gruppen nach Begerow et al. (2002).

Daneben sind einige wenige *Entyloma*-Arten auf Wirtspflanzen aus den Gruppen der Rosidae, Saxifragaceae und Caryophyllidae bekannt. Die strenge Wirtsspezifität einzelner *Entyloma*-Arten auf der einen Seite und das begrenzte Wirtsspektrum der Gattung auf der anderen Seite wirft die Frage nach der Koevolution dieser Pflanzenparasitengruppe mit ihren Wirten auf. BEGEROW et al. (2002) stellen anhand von ITS rDNA Sequenzen eine Hypothese über die Phylogenie innerhalb der Gattung *Entyloma* auf und kommen zu dem Schluss, dass die Evolution der Pflanzenparasiten ganz wesentlich durch die Evolution der Wirtspflanzen beeinflusst wurde. So bilden alle damals in die Analyse einbezogenen *Entyloma*-Arten, die auf Wirten aus der Gruppe der Asteridae vorkommen, eine Verwandtschaftsgruppe («Asteridaegruppe»). Basal zu dieser Gruppe stehen einerseits *Entyloma*-Arten, die auf Ranunculiden vorkommen («Ranunculidaegruppe»), andererseits zwei *Entyloma*-Arten, die morphologisch deutlich unterschiedlich sind und so vielleicht ursprüngliche Vertreter der Gattung repräsentieren. Dies legte die Hypothese nahe, dass die Besiedelung der Asteriden durch *Entyloma*-Parasiten in der Evolution einmal erfolgte und es nach dem Besiedelungsereignis auf dieser Wirtsgruppe zur Radiation kam.

Auf der Alp Flix konnten wir drei Vertreter der Gattung *Entyloma* finden: *E. arnicale* Ellis & Everh. auf *Arnica montana* L. (TUB 012092), *E. hieracii* Syd. & P. Syd. ex Cif. auf *Hieracium murorum* L. (TUB 012557) und *E. leontodontis* Syd. & P. Syd. ex Cif. auf *Leontodon hispidus* L. (TUB 012559). Das Ergebnis der molekularphylogenetischen Analyse der drei Arten kombiniert mit dem Datensatz von BEGEROW et al. (2002) ist in Abb. 5 dargestellt (Methoden der DNA-Extraktion, der PCR und Sequenzierung siehe LUTZ et al. (2004), Methoden der phylogenetischen Analyse siehe VÁNKY & LUTZ (in press), GenBank accession numbers finden sich in Abb. 5). Die Aufsammlungen von *Entyloma arnicale* und *E. hieracii* von der Alp Flix clustern jeweils mit den schon vorhandenen Sequenzen der jeweiligen Art. Dies unterstreicht die Tauglichkeit der verwendeten DNA-Region als Marker zur Artidentifikation. Beide Arten finden sich erwartungsgemäss im grossen Cluster der Arten die auf Asteriden vorkommen. Ganz anders verhält sich *Entyloma leontodontis*. Die Art clustert als Schwestergruppe zu allen übrigen *Entyloma*-Arten. Damit wird die oben kurz dargestellte Hypothese über die Evolution in der Gattung *Entyloma* in Frage gestellt. Möglicherweise kann man Wirte aus der Gruppe der Asteriden als ursprüngliche Wirte der Gattung *Entyloma* annehmen, von denen ausgehend immer wieder andere Wirte (z.B. *Chrysosplenium*: *E. chrysosplenii*, clustert innerhalb «Asteridaegruppe») oder Wirtsgruppen (z.B. «Ranunculidaegruppe») besiedelt wurden.

7. Veröffentlichungen, die auf der Alp Flix gesammelte Arten enthalten

HENDRICHS, M.; OBERWINKLER, F.; BEGEROW, D.; BAUER R. (2004): *Carex*, subgenus *Carex* (Cyperaceae) - A phylogenetic approach using ITS sequences. Plant Systematics & Evolution 246: 89–107.

HENDRICHS, M.; BEGEROW, D.; BAUER, R.; OBERWINKLER, F. (2005): The genus *Anthracoidea* (Basidiomycota, Ustilaginales) – A molecular phylogenetic approach using LSU rDNA sequences. Mycological Research 109: 31–40.

HENDRICHS, M. (2004): Molekularphylogenetische Untersuchungen zur Gattung *Carex* (Cyperaceae) und ihren Parasiten der Gattung *Anthracoidea* (Ustilaginales). PhD-thesis. Eigenverlag, 119 S.

KEMLER, M.; GÖKER, M.; OBERWINKLER, F.; BEGEROW, D. (2006): Implications of molecular characters for the phylogeny of the *Microbotryaceae (Basidiomycota: Urediniomycetes)*. BMC Evolutionary Biology 6: 35.

KEMLER, M.; LUTZ, M.; GÖKER, M.; OBERWINKLER, F.; BEGEROW, D. (submitted): Hidden diversity in the non-caryophyllaceous plant-parasitic members of *Microbotryum* (Pucciniomycotina: Microbotryales). Systematics & Biodiversity.

LUTZ, M.; GÖKER, M.; PIATEK, M.; KEMLER, M.; BEGEROW, D.; OBERWINKLER, F. (2005): Anther smuts of *Caryophyllaceae*: molecular characters indicate host-dependent species delimitation. Mycological Progress 4: 225–238.

LUTZ, M.; PIATEK, M.; KEMLER, M.; CHLEBICKI, A.; OBERWINKLER, F. (submitted): Anther smuts of *Caryophyllaceae*: molecular analyses reveal further new species. *Mycological Research*.

Vánky, K.; Lutz, M. (in press): Revision of some *Thecaphora* species (Ustilaginomycotina) on *Caryophyllaceae*. Mycological Research.

8. Literatur

AIME, M. C.; MATHENY, P. B.; HENK, D. A.; FRIEDERS, E. M.; NILSSON, R. H.; et al. (2006): An overview of the higher level classification of Pucciniomycotina based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences. Mycologia 98: 896–905.

BAUER, R.; OBERWINKLER, F.; VÁNKY, K. (1997): Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa. Canadian Journal of Botany 75: 1273–1314.

BEGEROW, D.; BAUER, R.; OBERWINKLER, F. (1997): Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA

sequences of smut fungi and related taxa. Canadian Journal of Botany. 75(12): 2045–2056.

BEGEROW, D.; LUTZ, M.; OBERWINKLER, F. (2002): Implications of molecular characters for the phylogeny of the genus Entyloma. Mycological Research 106: 1392–1399.

BEGEROW, D.; STOLL, M.; BAUER, R. (2006): A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data. Mycologia 98: 906–916.

HIBBETT, D. S.; BINDER, M.; BISCHOFF, J. F.; BLACKWELL, M.; CANNON, P. F.; ET AL. (2007): A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research 111: 509–547.

HUSON, D. H.; BRYANT, D. (2006): Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. Molecular Biology and Evolution 23: 254–267.

KEMLER, M.; GÖKER, M.; OBERWINKLER, F.; BEGEROW, D. (2006): Implications of molecular characters for the phylogeny of the *Microbotryaceae (Basidiomycota: Urediniomycetes)*. BMC Evolutionary Biology 6: 35.

KEMLER, M.; LUTZ, M.; GÖKER, M.; OBERWINKLER, F.; BEGEROW, D. (submitted): Hidden diversity in the non-caryophyllaceous plant-parasitic members of *Microbotryum* (Pucciniomycotina: Microbotryales). Systematics & Biodiversity.

LIRO, J. I. (1924): Die Ustilagineen Finnlands I. – Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A 17: 1–636.

LUTZ, M.; BAUER, R.; BEGEROW, D.; OBERWINKLER, F.; TRIEBEL, D. (2004): *Tuberculina*: rust relatives attack rusts. Mycologia 96: 614–626.

LUTZ, M.; GÖKER, M.; PIATEK, M.; KEMLER, M.; BEGEROW, D.; OBERWINKLER, F. (2005): Anther smuts of *Caryophyllaceae*: molecular characters indicate host-dependent species delimitation. Mycological Progress 4: 225–238.

LUTZ, M.; PIATEK, M.; KEMLER, M.; CHLEBICKI, A.; OBERWINKLER, F. (submitted): Anther smuts of *Caryophyllaceae*: molecular analyses reveal further new species. Mycological Research.

MC LAUGHLIN, D. J.; FRIEDERS, E. M.; LÜ, H. S. (1995): A microscopist's view of heterobasidiomycete phylogeny. Studies in Mycology 38: 91–109.

VÁNKY, K. (1994): European Smut Fungi. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

VÁNKY, K. (1998): The genus *Microbotryum* (smut fungi). Mycotaxon 67: 33–60.

VÁNKY, K.; LUTZ, M. (in press): Revision of some *Thecaphora* species (Ustilaginomycotina) on *Caryophyllaceae*. Mycological Research.

ZOGG, H. (1985): Die Brandpilze Mitteleuropas. Rossolis, Bussigny.