©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Zur Naturgeschichte der Rostpilze

Von Dr. habil. H. Ziegenspeck

Eine Einleitung zur Rostpilzflora von Augsburg und Umgebung von J. A. Huber und H. Pöverlein.

Ueber die Fachkreise hinaus beanspruchen die Rostpilze von jeher Beachtung. Vier Tatsachengruppen sind es, die das bedingen: 1. Der auf oft bestimmte Wirte eingestellte Parasitismus und noch mehr der im Pflanzenreich einzigartige Wirtswechsel. 2. Der eigenartige Generationswechsel. 3. Die Phylogenie und die umstrittene Stellung im Pilzreiche. 4. Endlich die große praktische Bedeutung für Forst-, Garten- und Landwirtschaft.

1. Wirte, Wirtswechsel und die gestaltliche Mannigfaltigkeit der Sporen (Fortpflanzungszellen)

Orangene Flecken größerer bis kleiner Ausbreitung lassen erkennen, ob eine Ansteckung vorliegt. Nur ganz wenige Arten wie das Aecidium leucospermum DC auf Anemone nemorosa L machen eine Ausnahme von der rostigen Färbung zumal der Sporen, die der Gruppe den Namen Rostpilze (=Uredineen von uredo Rost) ein trugen. Meist bleiben diese Infektionsherde beschränkt, lokalisiert. In anderen Fällen, z. B. bei den Wolfsmilch(Euphorbia)arten, ist die Gestalt des Wirtes völlig gewandelt.

Ein spezialisierter Schmarotzer pflegt den Wirt nicht rasch und selten völlig zu vernichten; er würde gewissermaßen Selbstmord begehen. Es stellt sich ein Gleichgewicht zwischen Wirt und Befall ein. Einerseits muß der Pilz die Widerstände der Pflanze mit chemischen Mitteln, also Enzymen und Gifte (Toxinen), überwinden. Durch Gegengifte wehrt sich andererseits der Wirt, um die Enzyme und Toxine des Pilzes zu schwächen oder gar selbst in ihren Wirkung zum Verschwinden zu bringen. Das Letztere würde eine Heilung bedeuten können, wobei der Parasit allerdings meist schon durch Fortpflanzungszellen abgewandert wäre. Falls die Abwehr zu stark ist, so kommt es nicht zum Befall, oder dieser erlischt bald.

Für die Existenz der Uredineen ist nötig, daß nach geglückter Ansteckung die Zellen des Wirtes nicht absterben, sondern lokal allmählich kränkeln. Die Uredineen gehören nicht zu jenen Parasiten, die eigentlich von der abgestorbenen Pflanze leben. Diese Erscheinung hat bei manchen schmarotzenden Blütenpflanzen (Mistel) ein Gegenstück. Das geht manchesmal, z. B. Malvaceae, soweit, daß in weiten

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Bezirken beinahe alle Wirtspflanzen leicht angesteckt sind; es ist dies eine Art Symbiose geworden.

Wenn auch der Eingang durch die Spaltöffnungen der Pflanzen erfolgt, so mußte man die Meinung fallen lassen, daß die anatomische Beschaffenheit über die Möglichkeit einer Infektion entscheide. Die neuesten Untersuchungen von Strugger, Rouschal und Ziegenspeck haben allerdings eine besonders kräftige kutikuläre Verdunstung und Ausscheidung (Recretion) durch die Außenhörner der Schließzellen ergeben. Das macht uns die Auffindung und Anlockung durch die Spaltöffnungen voll verständlich.

Die Beengtheit der Spezialisation kann sehr wechseln. Wenn auch der Blasenrost der Kiefern im Wesentlichen auf der Kiefer (Pinus silvestris L) bleibt, so zeigen, soweit bekannt, die anderen Erscheinungsformen der Pilzart Cronartium asclepiadeum 4 Wirte, welche verwandtschaftlich nichts miteinander zu tun haben. Vincetoxicum (Asclepiadaceae) Paeonia (Ranunculaceae) Nemesia (Scrophulariaceae) und Verbena (Verbenaceae). Viele Rostpilze suchen sich ihre Wirte innerhalb einer Familie (Melampsorella Caryophyllacearum). Die Wolfsmilcharten haben im allgemeinen mehrere Aecidienbildner, doch ist Uromyces tuberculatus nur auf Euphorbia exigua L beschränkt. Das erleichtert dem Systematiker wesentlich das Bestimmen der Formen. Er sucht in einer Liste den leichter erkennbaren Wirt heraus und findet dann den oder die Krankheitserreger, die er nun mikroskopisch oder durch Ausmaße bestimmen kann. Je höher die Stufe der Spezialisation, desto größer ist die Beschränkung auf einen Wirt.

Die Spezialisation kann soweit gehen, daß sogar nur eine Rasse des Wirtes befallen wird. Zumal die Untersuchungen von Kleebahn und Eriksson haben uns physologische Rassen der Rostpilze erkennen lassen. Ohne daß man die geringsten Unterschiede feststellen könnte, verhalten sich Rassen derselben Art gegendweise verschieden. Diese Untersuchungen waren auch für andere Schmarotzer richtungsgebend. So dankbar es wäre, hier auf die lange nicht genügend erforschten Einzelheiten einzugehen, so muß doch, dem Rahmen dieser Abhandlung entsprechend, darauf verzichtet werden. In den Rostpilzfloren von Pöverlein steckt bereits eine Fülle von Beobachtungen dieser Art. Daneben ist hierdurch überhaupt erst die Möglichkeit gegeben, eine Flora solch weit und leicht verbreitbarer Formen zu schreiben. Jener Autor ist sich der Tragweite dieser für ihn nicht auswertbaren Ergebnisse voll bewußt.

Die Erkenntnis des Wirtswechsels der Uredineen ist uns heute so geläufig, daß man sie nicht von der Vorstellung derselben trennen kann. Trotzdem ist sie bei weitem

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

noch nicht sehr lange bekannt. Wir kennen einerseits Arten, welche auf einem Hause (oikos, autos, dasselbe) ihren ganzen Formwechsel vollenden. Diese nennt man autöcisch. Die, welche außer der einen noch eine zweite andere Pflanze (heteros = die andere) benötigen, tragen den Namen heteröcisch.

Obwohl der Zusammenhang von Birnengitterrost (Roestelia Pyri) mit dem Sadebaum sehr sinnfällig ist und auch lange geahnt wurde, hat es doch lange gedauert, bis man die Uebertragung durch das Gymnosporangium Sabinae bewiesen hatte. Genau dasselbe gilt für den Zusammenhang vom Berberitzenrost (Aecidium Berberidis) und dem Getreiderost (Puccinia graminis). Man hat beide Formen einer Pilzart mit verschiedenen Namen belegt, ja sogar verschiedenen Gattungen zugeteilt. Die Unterbindung oder Minderung der Bildung von Aehren auf dem Getreide wußte die praktische Landwirtschaft schon lange. Bereits 1720 versuchte ein englischer Bauer, die Berberitzen auch auf dem Gebiete seines Nachbarn auszurotten. Die Vernichtung der Berberitze als Schädling des Getreides gebot 1755 ein Gesetz in Massachusetts. Experimentell erwies vielleicht zuerst Marshalle 1784 die Schädlichkeit des Strauches. Es erfolgten ähnliche Gesetze: 1805 in Lippe, 1815 in Bremen. Der dänische Schulmeister Schöler bestrich markierte Roggenhalme nach Betauung mit rostkranken Berberitzenblättern und erzielte Rosterkrankung. Ein so kluger Forscher wie De Bary bestritt jedoch noch vor etwa 100 Jahren (1853) die Wirkung der Berberitze. Seine erst 1865 veröffentlichten, sorgfältigen Versuche brachten den exakten Nachweis der Heteröcie und des Wirtswechsels, eine damals unerhörte Entdeckung. In der beigegebenen Tafel (I) ist der von ihm aufgefundene ganze Entwicklungsgang festgehalten. Die Verfeinerung der Mikroskope durch seinen Lehrer Hugo von Mohl u. a. m. ermöglichten das allerdings. Gleichzeitig erkannte Oersted den gegenseitigen Zusammenhang einiger Formen.

Das feine Gewebe des Pilzes verläuft in den Interzellularen des Pflanzengewebes. Schnallen, welche im allgemeinen die Mycelien der Basidiomycetes (höhere Pilze) zeichnen, fehlen. In die Wirtszellen entsendet, vielleicht durch erweiterte Plasmodesmen (Plasmabrücken der Zellen untereinander), das Mycel knopfartig anschwellende Saughyphen (Haustorien). Da die Palisadenschicht höher als an der nicht infizierten Stelle ist, wird die Dicke des Wirtsblattes verdoppelt. Statt der Trichterzellen und des Schwammparemchymes findet sich darunter ein geschlossenes Mesophyllgewebe, dessen Interzellularen mit Pilzhyphen ausgefüllt sind. Der Zellinhalt aller dieser Gallenartigen führt kein Chlorophyll mehr, sondern neben farb-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

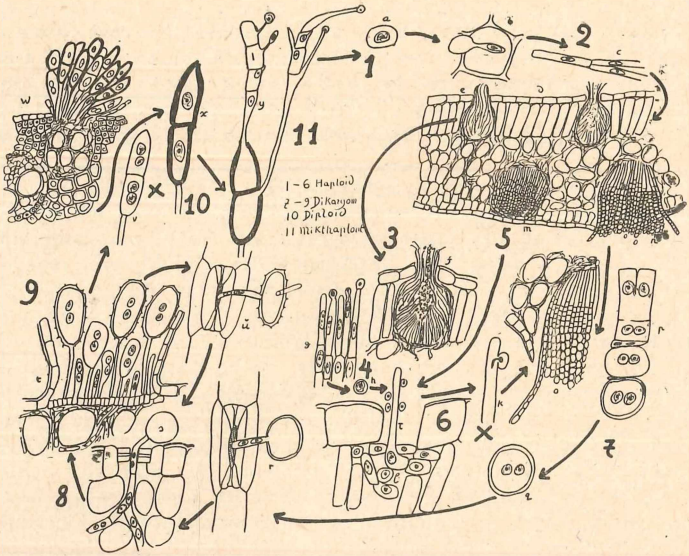

Abb. 1 — **Generations- und Wirtswechsel des Getreiderostpilzes Puccinia graminis.** (Die Zahlen entsprechen denen des Schemas Abb 2.) a) Basidiospore b) Keiminfektion der Berberitze c) einkerniges (haploides) Mycel d) infiziertes Berberitzenblatt e) Pykniden f) stärker vergr. g) Abschnürung der männlichen Pyknosporen h) eine Pyknospore i) Auffangen derselben durch die Suchhyphe, das weibliche Organ k) Vereinigung der Zellen (Cytogamie) l) weibliche Eizelle der Saughyphe, an deren Kern sich der männliche legt m) aus diesem zweikernigen Mycel (Dikaryom) bildet sich die Äcidie n) geöffnete Äcidie o) Detailbild die Äcidiosporenabgabe zeigend p) Entstehung der zweikernigen Äcudiospore, welche den Wirtswechsel auf das Getreide vollzieht r) Infektion durch die Spaltöffnung s) Bildung des Dikaryom auf der Getreidepflanze t) Bildung der zweikernigen Uredosporen (Rostsporen) u) Weitertragen des Dikaryoms auf andere Getreidepflanzen bei der Infektion durch die Spaltöffnung v) Erzeugung der Teleutospore, welche zunächst zweikernig ist w) es vollzieht sich die Verschmelzung der beiden Kerne (Karyogamie) des Dikaryoms zum Diploidkern in der Ruhespore (Teleutospora) x) y) Beim Keimen im Frühjahr erfolgt die Reduktionsteilung zu vier haploiden Kernen und Bildung der Basidie (Mikthaplont). Diese schnürt die haploiden Basidiosporen ab, welche die Berberitze im Frühjahr anstecken. — Unter Benützung des Schemas von Walter gezeichnet.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben; download unter www.zobodat.at

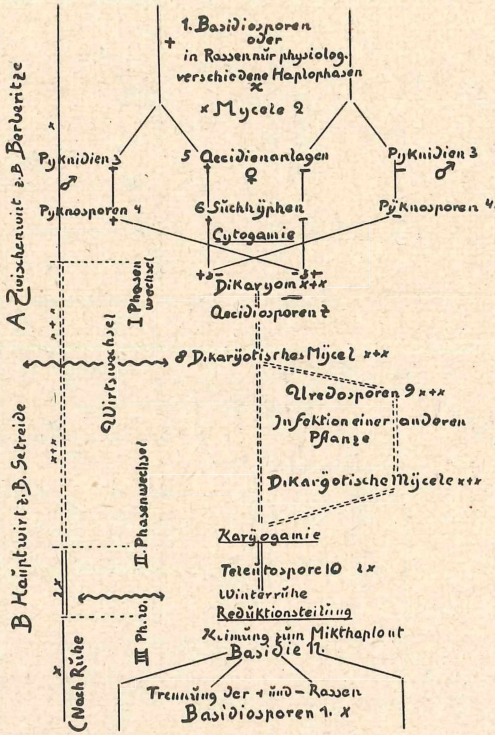

Abb. 2 — Schematische Darstellung der in Abb. 1 wiedergegebenen Prozesse.

losen Oeltropfen solche, die durch Karotin etc. grünlichgelb bis rotgelb gefärbt erscheinen (I, 2).

Auf der Blattoberseite werden krugartige Körper gebildet, die man als Spermagonien oder Pyknidien bezeichnet. Neben Paraphysen erzeugen sie kleine Zellen, die man als Spermatien, Pyknosporen oder auch Conidien bezeichnet. Es bestand immer das Bestreben, sie mit ähnlichen Bildungen bei Schlauchpilzen (Ascomyceten) auf eine gleiche Stufe zu stellen (II, 3). Es gelang jedoch zunächst nicht, eine Infektion zu erzeugen. Nicht einmal immer sind sie zum Keimen zu bringen. Sie entstehen immer v o r den Aecidien. Regelgemäß brechen auf der Unterseite kleine Becher-

*) Die römischen Ziffern beziehen sich auf die Textabbildungen 1—7.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

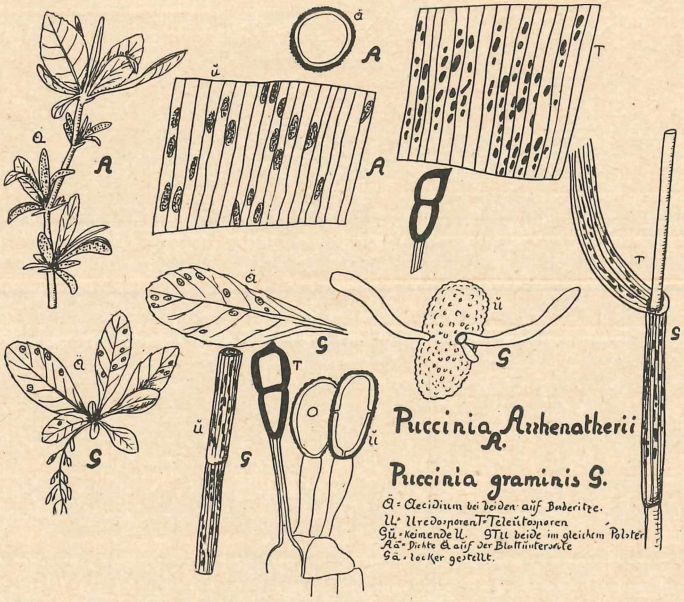

Abb. 3 — Die zwei auf der Berberitze als Aecidioform parasitierenden Puccinien (P. Arrhenatherii und graminis) nach Erikson und Lotsy entworfen.

chen (Aecidien) hervor (I und II, 5). Wo die Hülle fehlt, spricht man von Caeoma, wo ein Gitter sie bedeckt, von Roestelia. Vom Grunde aus gliedern sie in Reihen orangefarbenen Sporen (die Aecidiosporen) ab, welche durch kleine schmale Zwischenzellen getrennt sind (I, 3). Das abgegebene Pulver, welches ziemlich schwer benetzbar ist, kann man im Frühjahr fast bei jeder Berberitze beobachten.

Die wichtigste Entdeckung von De Bary bestand nun darin, daß diese Aecidiosporen unfähig sind, den alten Wirt, die Berberitze, anzustecken. Es wird der Wirt gewechselt und das Getreide, vor allem der Roggen, wird infiziert (II). Auf der Berberitze stirbt nun der Pilz ab und hinterläßt besten Falles Lücken in den Blättern.

Das Eindringen der Keimhyphen erfolgt durch die Spaltöffnung des Roggens (I und II). Die Rostflecken bleiben auf die Blattgrün führenden Streifen beschränkt und enthalten desorganisiertes Zellgewebe und jenes dicht umspinnendes Pilzmycel mit Haustorien in die Wirtszellen. Die Lager verdichten sich und sprengen die Epidermen. Das

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Abschnären der Uredosporen geschieht anders als bei den Aecidien. (Bei anderen Arten und Gattungen liegen die Dinge ähnlicher.) Die einzelligen Uredosporen sind gestielt (I u. II). Die äußere dunkler gefärbte Haut führt feine Stächelchen (III). Sie sind nicht leicht benetzbar, was ihr Verstäuben begünstigt. Die Innenhaut läßt meist 4 im Aequator liegende Keimtüpfel offen. Der Zellinhalt ist körnig und orangerot.

Die Uredosporen werden in größter Masse erzeugt und befallen denselben Wirt. Ein einmaliges Anstecken eines Roggenhalmes kann ein ganzes Feld infizieren. Der Wechsel von Tau und Austrocknen begünstigt die Ansteckung durch die Spaltöffnung (I u. II, 9). In der freien Natur sind die Gräser zu Gesellschaften vereinigt, doch wird eine solche Massenerkrankung durch die Monokultur begünstigt.

Anfang des Herbstes bilden sich in denselben Flecken, aber auch gesondert, andersartige Sporen, die Teleutosporen (Teleutan = beenden). Die Flecken färben sich dann braun, da die Sporen tiefbraun sind (I u. II, 10; III A u. G). Die Wandung selber ist derber; in diesem Falle sind die Teleutosporen zweizellig. Das hatte früher zur Benennung der Gattung Puccinia geführt. Wären sie gestielt und einzellig, so spräche man von Uromyces. Beide haben gestielte Sporen. Nach der Form der Hauptfruktifikation, die den Jahreskreislauf beendet, pflegt man die Gattung zu bezeichnen. Die früher geprägten Namen wie Aecidium, Coema, Roestelia etc. sind durch Erkennen des Wirtswechsels keine Gattungsbezeichnungen mehr, sondern nur Namen für Entwicklungsstadien geworden.

Es ist wichtig, daß diese Teleutosporen nicht im Herbste mehr keimen, sondern erst nach Frost im Frühjahr. Es gibt allerdings bei einigen Arten auch Uredosporen, welche überwintern. Aus jeder Zelle der Teleutosporen sproßt nun ein kurzes Promycel, das am Ende 4 Zellen trägt. Diese sprossen aus und bilden an der Spitze je eine Sporidie (II,1). Wegen ihrer geteilten Basidie nennt man die Uredineen auch Phragmobasidiomyctes (I, 1) (phragma = Scheidewand). Die anderen höheren Pilze, zu denen die Schwämme gehören, haben ungeteilte Basidien und werden als Holobasiomyctes (holos = ganz) bezeichnet. Es ist nun interessant, daß im Falle des Getreides die Sporidien (Basidiosporen; Basis = Grund) nicht das Getreide anstecken, sondern nach Befall ganz junger Berberitzenblätter durch die Interzellularen (II,2) einen Wirtswechsel, eine Rückkehr zum ersten Wirte bedingen.

Die Sporidien vermögen nicht weit zu fliegen, sie werden durch die aufsteigende Luft hochgenommen und durch Tröpfcheninfektion mit dem Tau nach unten gebracht. In taureichen Frühjahren findet man mehr Rostpilze als in trockenen, eine alte Regel, die erfahrene Uredologen wie

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Pöverlein kennen. Auch wenn man alle Berberitzen ausrottet, bleiben die Puccinien durch überwinternde Uredosporen erhalten (Kleebahn). Die Uredosporen können vielleicht durch die erschwerte Benetzbarkeit weite Strecken überbrücken. Das ist für die Pflanzengeographie der Rostpilze von besonderer Wichtigkeit, weil man oft den anderen Partner in sehr großer Entfernung antrifft.

Indem wir die Mykoplasmatheorie Erikssons als einen zwar geistreichen, aber doch kaum haltbaren Irrweg beiseite lassen, wollen wir dessen ausgezeichnete Ergebnisse über die physiologischen Rassen hervorheben. Durch nur geringfügige Unterschiede der Aecidien der Berberitze gestützt (siehe die Bilder III Puccinia Arrhenatheri und P Graminis) kann man 6 verschiedene physiologische Rassen in der Art Puccinia graminis an der Infektion unterscheiden: 1. Secalis, 2. Tritici, 3. Avenae, 4. Airae, 5. Agrostidis, 6. Poae. Wenn wir uns auch ein Eingehen auf die Einzelheiten versagen müssen, so möchten wir doch hervorheben, daß z. B. die Uredosporen von Puccinia graminis Agrostidis nicht Secale, Hordeum und Avena anstecken, umgekehrt vermag das aber P. graminis Secalis bei Agrostis. Derlei physiologische, nicht gestaltliche Spezialisation, finden wir auch bei den Aecidiosporen.

Eigenartige Beziehungen scheinen, wie besonders Boas hervorhebt, zwischen dem Befall von Rost- und Brandpilzen und der Polyploidie (d. h. des Vielfachen der Grundzahl der Kernschleifen) beim Weizen zu bestehen.

Das Urgetreide, Einkorn, Triticum monococcum, hat die diploide Grundzahl, also $2 \times 7 = 14$, die Emmerreihe Triticum dicoccum hat die tetraploide Grundzahl, also $4 \times 7 = 28$, die Saatweizenreihe Triticum Spelta und vulgare hat die hexaploide Grundzahl, also $6 \times 7 = 42$. Die Zunahme der Leistung und die Mehligkeit der Körner, sowie die Abnahme der Kontinentalität nehmen mit der Zahl der Kernschleifen zu bezw. ab. Aber damit steigt auch die Anfälligkeit gegen Rost. Während das Einkorn nahezu rostfest ist, zeigt der Emmer, noch mehr aber der Kulturweizen, hohen Befall. Es ist so, als ob zwischen der Urpflanze ein Gleichgewicht sich eingestellt hätte, das durch die Steigerung der Leistung gestört wäre. Eigenartigerweise bleibt jedoch der Befall mit Brandpilzen (Ustilago und Tilletia) ungefähr gleich.

Außerhalb des Rahmens dieser Betrachtung fällt die Aufzählung von anderen Puccinien der Getreide, wir finden einige Einzelheiten auf den Bildern von Tafel III.

Für die Systematik der Uredineen ist die Tatsache wichtig, daß wir die Einteilung nach der Endfruktifikation, also nach der Teleutospore, vornehmen können. Das hat zur Bildung folgender Familien der Uredinales geführt:

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

I. Teleutosporen (morphologisch) fehlen bei den Endophyllaceae
II. Teleutosporen sind ungestielt: Melampsoraceae
III. Teleutosporen sind gestielt: Pucciniaceae
während eine Unterteilung bei den Endophyllaceae unterbleibt, zerfallen die (II) Melampsoraceae in solche, deren Teleutosporen in Reihen stehen (II A) Chrysomyxeae mit den Gattungen Chrysomyxa und Cronartium.

II B hat Einzelstellung. Von diesen teilen sich die Teleutosporen bei den (II B a) Coleosporeae in vier Zellen ohne ein Promycel zu formen (Ochrospora und Coleosporium). Die Melampsoreae (II B b) lassen ein regelrechtes Promycel entstehen (Melampsora, Melampsorella und Calyptrospora.

Die Pucciniaceae (III) haben zum Teil kein richtiges Promycel, sondern nur eine Vierteilung (III A Chrysospora). Bei III B ist das oben geschilderte Promycel vorhanden.

III B a Dabei können die auf Crupessaceae stehenden Lager der Teleutosporen wie Fruchtkörner von anderen Pilzen aussehen: Gymnosporangium
III B b Die Teleutosporen sind einzellig: Uromyces und Hemileia
III B c Die Teleutosporen sind zweizellig: Puccinia (selten findet man einzellige eingestreut)
III B d Die Teleutosporen sind drei bis mehrzellig auf Rosaceae: Phragmidium
III B e Endlich sind sie auf Hyphenbündeln gestielten Köpfchen gehäuft (Ravenelia)

2. Generationswechsel der Rostpilze

Der Formenwechsel der Rostpilze läßt sich nach obigen Ergebnissen auf folgendes Schema bringen:

Sporidie-Spermagonium (Pyknidium) Aecidium — eventueller Wirtswechsel — Uredospore — meist anderes Individuum des 2. Wirtes — Teleutospore-Promycel-Sporidien-Infektion des 1. Wirtes

Was bedeutet das Fragezeichen hinder dem Pyknidium? (pyknos- dicht gedrängt). Wie erklärt sich dieser Formenwechsel, lautet die große Frage. Hierauf konnte die moderne Cytologie die Antwort geben. Die Deutung knüpft sich an die Namen: Sappin, Trouffy, Dangeard, Raciborsky, Blakman, Chistmann, Kniepp, Allen.

Zur Erklärung ihrer Ergebnisse geben wir vor allem die Schemata I und II. Die Schilderung stützt sich außer auf gelegentliche, eigene Untersuchungen vornehmlich auf die Zusammenfassungen von Harder, Walter, Lotsy und Kniepp.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Das erste Ergebnis ist die Kenntnis der Kernzahl: Ein Kern in den Zellen des Promyceles, den Sporidien, Aecidiomycel, Picnidien. (Im Schema II ist das durch eine einfache Linie angedeutet.) Zwei Kerne in jeder Zelle des Dikaryoms: Aecidiospore, Uredomycel, Uredospore. Diese Kerne haben nur eine einfache Zahl von Kernschleifen oder Chromosomen (Das Dikaryom ist durch gestrichelte Doppellinie gezeichnet). Kernverschmelzung, also Bildung des diploiden Kernes erfolgt erst in der Teleutospore (Doppelstriche des Schemas = Doppelzahl der Kernschleifen). Mit Karyon bezeichnet man den Kern von Nuß seiner griechischen Bedeutung.

Bei der Bildung des Promyceles erfolgt die Reduktionsteilung, also Bildung der Haploidgeneration, mit der einfachen Zahl von Kernschleifen. Während der folgenden Schilderung bleiben wir beim Beispiel der Berberitze. Der Formwechsel ist somit ein Generationswechsel von Haplophase zu Dikaryom zu Diplophase zu Haplophase. Die Erzeugung der anderen Phase bedingt jedesmal einen Wechsel der Ernährungsart, oder zum mindesten ist er bei unserem Beispiel davon begleitet.

Das Schema können wir somit weiter vorvollkommnen: Haplophase parasitiert auf der Berberitze, Determination der Sexualzellen der Cytogamie (kytos-Höhlung, Zelle, gamein-heiraten). Vermutliche Cytogamie. Dikaryom parasitiert auf der Haploidgeneration. Aecidiosspore, Wirtswechsel zur Getreidepflanze. Fortpflanzungszellen gleicher Stimmung-Uredosporen. Teleutospore-Karyogamie, Winterruhe. Reduktionsteilung erzeugt das Promycel, den Mikthaplonten. Aus seinen isolierten haploiden Basidiosporen wird das parasitische Haplomycel der Berberitzen. (Der Mikthaplont hat seinen Namen von der Mischung der vier Haplonten der Reduktionsteilung).

Damit ist die zweite Frage beantwortet, jedoch nicht die erste nach der Bedeutung der Pyknidien und Pyknosporen! Schon lange hat man in ihnen eine vernachlässigte oder reduzierte Sexualität vermutet, allein erst die neueste Zeit hat Klarheit geschaffen.

Wenn man eine einzige Badiospore, sagen wir mit dem Mikromanipulator, zur Einzelinfektion benützt, so bekommt man wohl eine Erzeugung von Pyknidien, dennoch unterbleibt die Bildung von Aecidien, solange man die Pflanzen von fremder Einwirkung fernhält. Auf der Blattunterseite, seltener auch oben oder gar in den Pyknidien selber, finden sich eigenartige Hyphen, die aus dem Wirtsblatte hervorwachsen. Sie können zwischen zwei Epidermiszellen durchdringen, wo in der Interzellularsubstanz und in der Kutikula ein Ort geringen Widerstandes vorliegt. Ihr Weg kann aber auch durch eine Spaltöffnung nach außen gehen. Sie sind ziemlich lang. Man nennt sie Empfängnis-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

hyphen oder Trichogyne (II 4; thrix-Haar gyne-Frau). An ihnen beobachtet man keine Querwände und ihr Kern liegt am Grunde.

Die Pyknidien sondern Honig aus und können einen feinen Honiggeruch aushauchen, der zumal an den Bildungen der Euphorbien (Wolfsmilcharten Aecidium Euphorbiae) und der Disteln (Aecidium suaveolens) deutlich ist. Insekten nehmen den Honig, durch den Duft angelockt, gierig auf und übertragen die klebrigen Pyknosporen auf die Unterseite. Entweder kommen sie unmittelbar auf die Empfängnishyphen, oder letztere wachsen als Suchhyphen sogar auf die Pyknosporen zu. In anderen Fällen jedoch können die Pyknosporen zu einem gesonderten, feinstwandigen Mycel auswachsen (Puccinia Sorghi, Melampsora Lini), das dann mit dem anderen Mycel verschmilzt.

Während zur Erzeugung des Dikaryoms bei der Berberitze die Gegenwart eines anders gestimmten Myceles, also sowohl ein + wie ein — Mycel nötig ist, gibt es gemischtgeschlechtige Formen, bei denen die Pyknosporen desselben Mycels die Suchhyphen befruchten können. Also auch bei Einzelinfektion ist Erzeugung des Dikaryom im letzteren Falle, möglich. Bei vielen derartigen Rostpilzen fehlen die Pyknidien oder sind nur schwach entwickelt.

Die Pyknosporen entleeren Ihren Zellinhalt in die Empfängnishyphe und ihr Kern wandert zu dem grundständigen Kern der letzteren und legt sich an ihn heran. Das sich somit bildende Dikaryom teilt die Kernpaare, konjugiert, und jede Zelle enthält je einen Plus- und Minuskern. Man spricht von Paarkernmycel, auch von X+X-Mycel. Wir heben hervor, daß die Schnallen bei den Uredineen fehlen, welche den Dikaryomen der Holobasidiomyceten, Ascomyceten (ascus = Schlauch) und selbst Ustilaginaceae eignen. Solche Vorgänge sind sonst im Pflanzenreich ungebräuchlich. Diese Art der Kernteilung bleibt sowohl bei der Bildung der Aecidiosporen, dem Mycel der Getreidepflanzen, als auch Uredosporen erhalten. Selbst die junge Teleutospore hat zunächst die beiden Kerne.

Theoretisch ungemein eigenartig ist das Zerlegen des Sexualaktes in zwei getrennte Teile, in die Zellenverschmelzung (Cytogamie) und in die Kernverschmelzung (Karyogamie). Der Sexualvorgang der Cytogamie ist etwas ganz Merkwürdiges. Man kann dabei nicht von Sexualzellen im landläufigen Sinne reden; denn dann müßten die Pyknosporen (sagen wir: die männlichen Gameten) mit den Empfängnishyphen (weibliche Gameten) derselben Art kopulieren. Das ist nicht der Fall, nur verschiedene Rassen kopulieren untereinander, ganz gleich, ob das +-Pyknosporen und —-Empfängnishyphen oder —Pykno-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

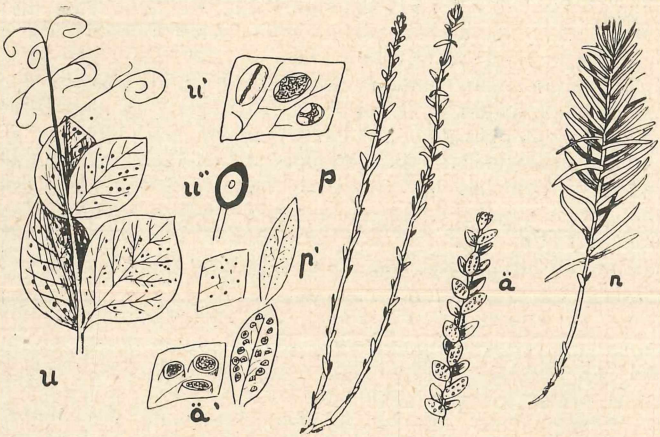

Abb. 4 — Generationswechsel und Gallenblüten von Uromyces Pisi (Erbsenrost). Unter Benützung von Lotsy und Dietel gezeichnet.

sporen und +-Empfängnishyphen sind (niemals aber + mit + oder — mit —). Diese Sexualsymbiose hat ein Analogon bei den Selbststerilen unter den Blütenpflanzen. Zumal sind uns diese Dinge bei dem Dimorphismus oder sogar Trimorphismus der Blüten geläufig, wie es bei den Primeln Lythrum etc. bereits von Darwin aufs eingehendste untersucht wurde. Er bezeichnete diese Schwierigkeit bis Unmöglichkeit verschiedener Rassen, sich selbst zu befruchten, als Illegitimität. Die Cytogamie wird durch die Legitimität also Kreuzbefruchtung, die Karyogamie durch die sexuelle Determination (Geschlechtsbestimmung) beeinflußt. Die doppelte Sexualität ist aber nichts Ursprüngliches, sondern etwas mit der Generation des Dikaryoms phylogemetisch neu Erworbenes.

Wie bei allen höheren Pilzen (also Ascomycetes und Basidiomycetes) erfolgt die Bildung der Diplophase durch die Karyogamie bei der Bildung der Hypobasidie (hypo = unter). Während diese aber bei den anderen Pilzen unter Reduktionsteilung sofort zum Sporenschlauch oder zur Basidie keimt, erfolgt das bei der Teleutospore (als einer Dauerhypobasidie) erst nach Winterruhe. Das Promycel ist somit die Basidie und dem Ascus homolog. Damit ist der Generationswechsel durch die Erzeugung eines Mikthaplonten (miktos = gemischt) des Promycels und der Aufteilung der einzelnen Haplonten in den Sporidien geschlossen. Mit Kniepp bezeichnet man als Mikthaplont

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben; download unter www.zobodat.at

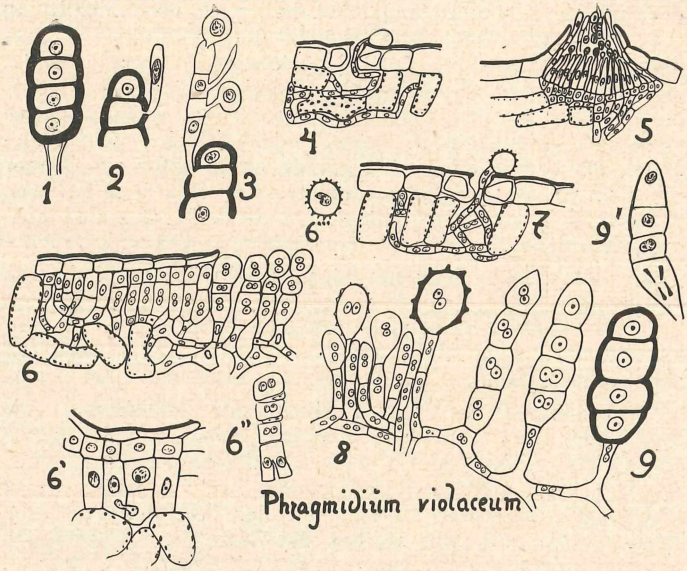

Abb. 5 — **Generationswechsel von Phragmidium violaceum.** 1. Teleutospore (diploide Ruheform) 2. Beginn der Keimung und Ansatz zur Reduktionsteilung 3. Basidie (Mikthaplont) mit Basidiosporen (Haplont) 4. Infektion des Wirtes durch das haploide Mycel 5. Pyknidien, welche bei dieser Art vielleicht rudimentär sind. 6. Coema Anlage und in ihr Befruchtung (Cytogamie) zum Dikaryom. (6') (6'') Anlage der Aecidiosporen innerhalb des Coemas von Phragmidium speciosum (eine andere Form der Cytogamie) 6''' Die dikaryotische Aecidiospore 7. Infektion aus der Aecidiospore durch ein dikaryotisches (zweikerniges) Mycel 8. Bildung der dikaryotischen Uredosporen 9. Innerhalb dikaryotischer Zellen erfolgt die Caryogamie zu diploiden Teleutosporen 9' Einzelheiten der konjugierten Kernteilung und Caryogamie. (6'' nach Christman, sonstige Bilder unter Benützung von Blackman) haploid = einfacher, diploid = doppelter Chromosomensatz, Dikaryom = 2 haploide Kerne in jeder Zelle, Mikthaplont = alle Produkte der Reduktionsteilung bilden gemeinsam ein Individuum.

eine Generation, die aus allen vier Haplonten der Reduktionsteilung zusammen entsteht.

2. Abweichungen von dem normalen Generations- und Formenwechsel

Nicht immer ist der Generations- und Formenwechsel nach obigem Schema geregelt; die Mannigfaltigkeit ist sehr groß. Wie in (V) abgebildet, kann die Ausbildung der Empfängnishyphe restlos unterbleiben und damit auch die Differenzierung der + u. — Rassen ausfallen. Es ist zu bemerken, daß solches Verhalten bei Phragmidium gerade zur Ent-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

deckung der Cytogamie geführt hat, und diese Abbildung die erste ihrer Art war. Obwohl die Pyknidien vorhanden sind, so sind sie doch funktionslos geworden, es ist also nicht etwas Ursprüngliches, sondern eine Reduktionsbildung bei diesen autözischen Rostpilzen. Man kann es verstehen, wenn ein so bedeutender Forscher wie Brefeld, der zudem zwar ein Schüler, aber später ein Gegner De Barys war, die Pyknidien nur für Konidien erklären wollte. Es seien ursprünglich, wie diese Bezeichnung aussagt, einfache Fortpflanzungszellen.

Handelt es sich hier um einen merkwürdigen Fall von Autogamie unter dem Verluste der Funktion der männlichen Fortpflanzungsorgane und Ersatz der Zellverschmelzung durch andere Pilzhyphen, so kann die Reduktion sonst noch weitergehen.

Wir möchten zur Vereinfachung der Schilderung Abkürzungen einführen: Pyknidien (P), Aecidien (A), Uredosporen (U), Teleutosporen (T). Die Formen, welche vollständig sind, nennt man Eu-Formen; ihre Formel ist somit PAUT. Oft fällt der Unterschied der Aecidiosporen und Uredosporen, und zwar so, daß die Gestalt der Uredospore erhalten bleibt, nennt man diese PUT-Formen: Brachy—. Fällt die Uredospore aus, so bezeichnet man das PAT mit —Opsis. Das ist bei dem Perennieren der Uredogeneration bei Gymnosporangium gewissermaßen verständlich, aber es findet sich das ohnedem auch bei ananderen, wie Uromyces Ervi.

Bereits weitergehende Wandlungen erfordern die Hemiformen UT. Hier bildet die Basidiospore unmittelbar ein Mycel mit Uredosporen. Das könnte man mit Lotsy als Apogamie erklären; das heißt, die Reduktionsteilung fällt bei der Bildung der Basidien aus. Ein solcher Fall ist Uromyces Ficariae. Es muß aber doch ein Sexualakt, etwa nach Art von Phragmidium vorliegen, da Blakman zeigte, daß der Hauptteil der Uredosporen uninukleär ist. Dieser Teil der Uredosporen, welcher mit Teleutosporen vergesellschaftet auftritt, ist jedoch binukleär, hat also zwei Kerne. Unbekannt sind uninukleäre Aecidiosporen.

Die Mikro- und Leptogruppe haben nur Teleutosporen. Es sollen auf einem haploiden Mycel später Teleutosporen entstehen, wobei vorher ein cytogamer Sexualakt vorhanden ist. Für Leptopuccinia Malvacearum hat dies Blakman zeigen können; es würde das also eine Abkürzung des Dikaryom bedeuten.

Die Mikro-Gruppe soll durch Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Bildung der Sporidien im Promycel sich auszeichnen. Die Teleutosporen bilden sich auf einem Dikaryom. — Wir sehen, daß eine große Mannigfaltigkeit

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

bekannt ist, aber auch welche Forschungsarbeit im Einzelnen noch zu leisten ist, bis überall Klarheit geschaffen wäre.

Einiger Worte bedarf die Gruppe der Endophyllaceae, die auf Sempervivum (Hauswurzel) parasitiert. Die „Aecidiosporen" keimen unter Bildung eine Promyceles; wir glauben, daß es nur eine andere Bezeichnung für Teleutosporen ist, die gestaltlich die Aecidiosporen annehmen (Warming), oder es ist morphologisch keine Unterscheidung vorhanden.

Auf die Schilderung besonders gerade in der Augsburger Flora häufiger Rostpilze möge kurz eingegangen sein! In dem Haunstetter Naturschutzgebiete finden wir im Frühjahr sehr häufig auf Juniperus (Wacholder) Gymnosporangien. Die Dikaryome sind hier ausdauernd geworden. Den ganzen Sommer über ist äußerlich nur der „Krebs" der Zweige zu sehen. Es gelingt aber, das ausdauernde zweikernige Mycel des Rostpilzes an Schnitten aufzufinden. Uebrigens habe ich ähnliche Bildungen auch in Unmassen zu meiner Studienzeit in Jena beobachtet und unter Anregung von Stahl untersucht. Das Teleutosporenlager keimt unter Promycelbildung im Frühjahr zu förmlichen Fruchtkörpern. Uredosporen fehlten völlig. Die Sporidien keimen auf dem Zwischenwirt unter Bilden von Pyknidien und Aecidien. Hier perenniert also die Dikaryom-Generation. Es handelt sich um Gymnosporangium clavariaeforme, das die Roestelia lacerata auf Crataegus oxyacantha und monogyna (Weißdorn) durch Kopulation entstehen läßt, deren Einzelheiten allerdings nicht von Blakman gefunden wurden. Die dikaryotischen Sporen der Roestelia keimen auf Juniperus. Beide Wirte wuchsen unmittelbar nebeneinander.

War in dem geschilderten Falle die Dikaryomphase die perennierende, so kennt man andere, bei denen die Haplophase das ausführt. Es gibt nur wenige Stämme von der Weymouthkiefer (Pinus Strobus), welche nicht krank sind, zumal im schwäbischen Jura sind erkrankte Stämme häufig anzutreffen. Das Mycel des Peridermium Pini (oder Kleebahni genannt) perenniert in der Zweigrinde junger Aeste. Unter Erzeugung von Aecidiosporen wächst es jedes Jahr weiter auf den Stamm zu. Die Pyknidien zeigen sich meistens an jungen Zweigen im Juli-August. Eine süßliche Flüssigkeit hüllt die Pyknosporen ein, die von Insekten verbreitet werden. Nachdem die Aecidiosporen entleert sind, stirbt die Rinde unter Hinterlassen einer zerfressenen Narbe ab. An deren Peripherie bilden sich nächstes Jahr neue. Der Name Peridermien ist für rindenständige Aecidien gewählt (peri-herum, derma = Haut, Rinde).

Die Uredo- und Teleutosporen entstehen auf Ribesarten, zumal Ribes nigrum (Johannisbeeren) und aureum

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

weniger auf Ribes Grossularia (Stachelbeere), Cronartium ribicola heißen die zottenartigen Teleutosporenlager, die, wie oben ausgeführt, unter Basidienbildung keimen und neue Pinus Strobuszweige anstecken. Sie besitzen keine feste Membran und Winterruhe.

Vielleicht das weiteste an Anpassung erzeugt das perennierende Haplomycel von Uromyces Pisi (IV). Nachdem die Wolfsmilch von den Sporidien angesteckt ist, verbleibt das Haplomycel perennierend auf dem Wurzelstock der Wirtspflanze, welche in den infizierten Trieben die Bildung der eigenen Blüten restlos verliert. Dafür werden diese nach Art von Gallen zu „Blüten" des Pilzes (IV, p). Sie bleiben unverzweigt. Die kurzen Blätter verbreitern sich und werden fleischig. Ihre Farbe ist im Frühjahr gelb und ungemein auffällig. Sobald die Pyknidien sprossen, duften sie nach Honig und locken die Insekten an, die mit dem Nektar die Pyknosporen auf die Empfängnishyphen verschleppen. Die Aedien tragenden Sprosse vergrößern sich und können sogar ergrünen (IV, ä und ä). Es ist förmlich eine „Fruchtpflanze" des Pilzes geworden.

So etwas ist eine hervorragende fremddienstliche Zweckmäßigkeit. Will man naturphilosophisch denken, so könnte man von einer Zeitsignatur im Sinne Dagués reden, die Boas in seinem Biologenbrevier so treffend schildert. Es sind mehrere Uromyces-Arten, die zu diesen Blüten der Rostpilze führen und auf Euphorbien solche Gallenblüten erzeugen. Besonders hervorheben möchten wir Uromyces scutellatus auf Euphorbia Cyparissias und Esula, der fast nur Teleutosporen bildet. Die Uredosporen sind nur verkümmert.

Ganz merkwürdig ist Melampsorella Caryophyllacearum. Die Aecidiogeneration erzeugt sehr schöne Hexenbesen auf Abies pectinata (Weißtanne). Die blaßgrünen Zweige tragen im August die Aecidien. Sie sterben ab, jedoch perenniert ein Teil des Haplomycels in einer Anschwellung des Tragastes. Jedes Jahr werden neue „Gallenblüten" erzeugt. Man kann bis 20jährige Beulen beobachten. Nach langem Suchen hat E. Fischer (ein bekannter Mykologe) die Dikaryomgeneration in Melampsorella Caryophyllacearum aufgefunden. Es ist ganz eigenartig, daß auch das Dikaryom perenniert und durch Uredosporen auch in Gegenden erhalten bleiben kann, wo die Tannen fehlen. Der Pilz ist im Bayerischen Walde öfters anzutreffen.

Umgekehrt ist die Aecidiengeneration auf Abies pectinata als Aecidium columnare hinfällig. Seine Aecidosporen infizieren Vaccinium Vitis Idaea (die Preißelbeere). Das Mycel ist im ersten Jahre äußerlich unsichtbar. Im zweiten Jahre vergrößern sich die Rinden-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

zellen, die Zweige schwellen an und haben eine schwammige, weiße bis hübsch rote Rinde. Der obere Teil ist zwar infiziert, aber noch nicht angeschwollen. Zwei bis drei Etagen von Gallen bilden sich auf diese Weise von Calyptrospora Goeppertiana. Einzelheiten der sehr merkwürdigen anatomischen Verhältnisse können wir leider aus Platzmangel nicht ausführen.

3. Die Phylogenie der Rostpilze und ihre Stellung im System

Da die Sporen an der Hauptfruktifikation bei den Rostpilzen zu viert stehen, so dürfte an der Einreihung unter die Eubasidii kaum eine Frage sein. Hingegen ist es von Anfang an strittig, ob man sie als primitive Formen auffassen will und unter die Gruppe der Protobasii (Protos = erst, ursprünglich) rechnen soll oder ob sie als durch den Parasitismus als vereinfacht (reduziert) aufzufassen sind. Diese Protobasidii (nach Engler 1909) zeichnen sich durch die Querteilung der Basidien aus im Gegensatz zu den Autobasidii, welche, wie die höheren Pilze, ihre Sporen an einer ungeteilten Basidie an Spitzchen (Sterigmen) tragen. Neuerdings hat man die Namen anders geprägt (Harder) und die quergeteilten als Phragmobasidiomycetes den ungeteilten als Holobasidiomycetes gegenüber gestellt.

Wenn man die verwickelten Frucht- und Wirtsfolgen ansieht, so könnte man als Unvoreingenommener von durch den Parasitismus gewandelten Formen sprechen. Doch die Entscheidung dieser Streitfrage hängt mit der ganzen Ableitung der Pilze zusammen.

Eine bestimmte Richtung, worunter sich auch Lotsy befindet, möchte die Pilze mit Querwänden an den Hyphen von den Rotalgen ableiten, weil bei ihnen noch ein Trichogyn vorhanden ist. Von einem solchen redet man, wenn das Empfangsorgan ein Faden ist, der passiv bewegte aber nicht selbstbewegliche Spermatien auffängt. Die Rotalgen fangen sich die männlichen Zellen im Wasser auf. Ihre Trichogyne haben oben einen Kern, aber der eigentliche Eikern liegt am Grunde. Sobald der männliche Kern nach unten gelangt ist, wird der durch Kernverschmelzung, also Karyogamie, erzeugte Zygotenkern entweder zu einem Mikthaplonten aufgeteilt, der also aus allen Kernen der Reduktionsteilung aufgebaut wird, oder in den meisten Fällen bildet sich ein parasitischer oder epiphytischer Diplont, der erst bei der Sporenbildung die Reduktionsteilung ausführt. Die Art dieses Parasitismus auf der Mutterpflanze durch Mixogallen, Auxilliarzellen etc. ist aber wesentlich von dem Saprophytismus der meisten Pilze verschieden. Bei den Rotalgen sind im Wasser passiv bewegte, echte Spermatien vorhanden; eine Dikaryomphase, die Askus-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

haken und Hakenmycele, fehlen, und von einer Schlauchfrucht (Askus) kann keine Rede sein. Da bei den Pilzen die Trichogyne in diesem Sinne fehlen, und die Pyknosporen doch andersartig und durch Insekten oder Wind oder Hinwachsen übertragen werden, so lehnen wir diese Theorie mit Gäumann, Harder u. a. ab. Zudem ergaben die ausgedehnten Untersuchungen serologischer Art keinerlei Reaktionen zu den Rotalgen (Wilke, Ziegenspeck, Neuhoff, Steinecke).

Die Empfängnishyphen finden wir durchaus nicht im ganzen Pilzreich. Bei den Schlauchpilzen sind mit richtigen Spermagonien oder Pyknidien und Trichogynen nur ziemlich abgeleitete Formenkreise ausgerüstet. Die Lichenen (Flechten) waren bekanntlich der Kreis, in dem Stahl als erster diese Dinge auffand. Offenbar sind diese durch bewegte männliche Zellen, von begrenzter Keimfähigkeit ohne Trichogyne nicht so ohne weiteres mit den Sexualorganen einfacher Art auf eine Stufe zu stellen, wie sie etwa bei den niederen Discomyceten wie Pyronema aufgefunden werden. Diese nähern sich noch den Verhältnissen bei Eremascus und auch Endogone an, bei welchen die Trennung von Cytogamie und Karyogamie noch nicht oder nur eine kurze Entwicklungsspanne auseinandergezogen ist.

Unsere serologischen Untersuchungen (l. c.) haben den Anschluß der niederen Ascomyceten an die Phycomyceten (Algenpilze) der Prägung der Mucorineen (Kopfschimmel) zweifelsohne ebenso erbracht, wie den Anschluß der Protascomycetes an die ganzen höheren Schlauchpilze.

Innerhalb der Kreise der Mucorineen ist bereits die Gegenwart der + und —-Rassen genauestens erforscht, ja sogar hier entdeckt worden. Es kann nicht die an sich lohnende Aufgabe sein, die grundlegenden Untersuchungen an dieser Stelle wiederzugeben. Es erfolgt bei ihnen (wenn auch kompliziert) die Cytogamie und die Karyogamie noch nicht getrennt. Die diploide Zygote (das Verschmelzungsprodukt) keimt zu einem Mikthaplonten, der also alle Haplophasen der Reduktionsteilung vereinigt, zu einem Sporangium, das erst in den Sporen (zumeist) die einzelnen Haplonten trennt (Burger, Ziegenspeck).

Dieses Sporangium als Mikthaplont eignet natürlich den ganzen niederen Schlauchpilzen, nur wird die große Zahl der Sporen bei Mucorineen auf meist 8 vermindert. Innerhalb der Schlauchpilze kommt es zur Ausbildung des Dikaryoms und der Trennung in Cytogamie und Karyogamie. Dazwischen ist eine zunächst mehr oder minder auf dem Haplonten parasitisches Dikaryom mit konjugierter Zellteilung oder Hakenmycelien geschaltet. Erst unter dem Ascus erfolgt die Karyogamie unter Bildung einer Hypobasidie, die sofort

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Hakenmycelien gestaltet. Erst unter dem Ascus erfolgt die Karyogamie unter Bildung einer Hypobasidie, die sofort zum Schlauch oder Ascus keimt. Selbst bei den höchsten Ascomyceten, wie etwa bei den Morcheln oder dem Mutterkorn, bleiben die Fruchtkörper eine Bildung des Haplonten und in ihm erfolgt die Cytogamie, Dikaryom — Hypobasidien — und Ascusbildung ein oder mehrmals.

Aus dieser spezifisch fortgebildeten Gestaltung kann man die Entstehung der Basidiomyceten nicht vornehmen. Das Gesetz des Unspezialisierten (siehe Boas) hat auch hier seine Gültigkeit. Nur eine kleine Gruppe von ziemlich unscheinbaren Schlauchpilzen kann hier in Anspruch genommen werden und hat auch serologisch diese Stellung bezeugt, und zwar die Exoascales. Am besten bekannt sind die Exoascaceae, welche als Parasiten Hexenbesen und die Narrentaschen der Pflaumen erzeugen. Die Askosporen sprossen oft schon im Schlauche hefeartig aus, bereits darinnen erfolgt die Kopulation. Jedenfalls ist das Dikaryom der Träger der Infektion.. Wir haben also ein Dikaryom, das nicht mehr auf dem Haplonten schmarotzt. Es kommen die Asci ohne Hymenium unmittelbar aus dem Mycel heraus. Diese Pilze sind nun Parasiten, und man könnte das als eine Sonderanpassung oder Reduktion auffassen.

Es gibt nun mit ihnen gestaltlich gleiche Saprophyten: die Ascocorticiaceae. Ihr dünnfädiges Lager erzeugt ein kleines Fruchtlager (Hymenium) und auf diesem die achtsporigen Schläuche, ohne daß Paraphysen vorhanden wären. Falls sich die Vermutung des Dikaryoms bewahrheiten sollte, könnte man aus diesen die Corticiaceae ableiten, welche, wie der Name sagt, gestaltlich ungemein ähnlich sind. Sie fanden Neuhoff und Ziegenspeck als am Grunde der Basidiomyceten stehend. Es würde mir eine Freude sein, die Einzelheiten der Ableitung zu bringen, jedoch verbietet das der Umfang der Arbeit. Ihre primitivsten Formen bestehen aus fleckigen Mycelien (Hypochnus Solani). Die Endzellen derselben bilden sich als Dikaryome zu Hypobasidien um. Die Ansicht von Lotsy, daß diese Gruppe nur reduzierte Formen beherberge, hat kaum Anhänger, fast alle Systematiker bezeichnen sie als primitiv. Die Schemata (Harder) werden gewöhnlich für die Basiomyceten an ihnen abgebildet (Corticium serum). Wir haben geschlechtlich verschiedene Basidionsporen, diese cytogamieren zu einem nomalen Schnallenmycel. Am Ende erfolgt durch Karyogamie die Bildung der Hypobasidie. Nach Reduktionsteilung keimen die vier Basidiosporen aus. Irgend ein Trichogyn oder Pyknidien etc. fehlen.

Dem Verfasser gut bekannt ist die Familie der

Vuilleminiaceae.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

Diese findet sich besonders häufig in Ostpreußen, während man sie in der Umgebung von Augsburg seltener (bei Fischach) antrifft. Die Eichenzweige, welche abgestorben und abgefallen sind, zeichnen sich durch weiße Farbe aus. Die in ihnen enthaltenen Mycelfäden sind dikaryotisch. Sie verdichten sich unter der vertrockneten Rinde zu einem wachsartigen Hymenium, welches die Rinde abhebt. In diesem bilden sich tief gelegen die Hypobasidien durch Kargyogamie (Maire, Neuhoff). Sie verlängern sich, bis sie die Oberfläche erreicht haben. Sie schwellen nun an und erinnern an die Basidie von Tremellaceae. Das mikthaplonte Promycel wird durch die Reduktionsteilung vollendet und nun sprossen die Sterigmen, welche ziemlich breit sind. Die großen Basidiosporen bilden sich nun ganz nach Art der Holobasiomycetes. Bei der nahen Familie der Tulasnellaceae verdicken sich die Sterigmen und machen ein Dauerstadium durch. Erst später keimen die Basidiosporen daraus. An diese Kreise reihen sich auch nach den Ansichten der anderen Autoren die

Tremellaceae (Tremo=zittern, von der Gallerte)

Wie überall, so auch in den Augsburger Laubwäldern, finden sich diese gallertartigen Pilze auf abgefallenen Aesten. Das Mycel ist binukleär. Hervorzuheben ist vor allem die Bildung von binukleären „Konidien". Nach dem Abfallen erzeugen sie unmittelbar ein neues Mycel. Sie sind somit ein völliges Homologon der Uredo- oder Aecidiosporen der Rostpilze. Man ist zumeist geneigt, diese als Konidien zu bezeichnen und mit den Bildungen gleicher Gestalt und Vermehrungsform der Schlauchpilze gleichzusetzen. Es ist das aber nicht voll berechtigt; denn letztere sind haploid, also nur mit einem Kerne versehen. Diese „Uredoide", wie man sie mit Recht bezeichnen kann, sind eine Neubildung der phylogenetisch die Entwicklung tragenden binukleären Generation des Dikaryoms. An demselben Mycel, ja sogar Fruchtkörper, schwellen Enden der Hymenialhyphen an, und in dieser Hypobasidie erfolgt die Karyogamie. Diese Hypobasidie ist ein Homologon der Teleutospore. Unter Einziehen gekreuzter Längswände vollziehen sie die Reduktionsteilung. Jede ihrer haploiden Zellen bildet eine Sterigme langer Natur, die über die Gallertschicht hinausgeht und eine Basidiospore abgliedert. Das Ganze ist somit ein Promycel. Wir erwähnen, daß diese gekreuzte Lagerung von Haplonten auch bei manchen Rostpilzen vorkommt.

Noch häufiger als die Tremellaceae sind in den Wäldern um Augsburg die

Dacryomcetaceae.

Man braucht nur im Winter auf die Baumstümpfe des Siebentischwaldes zu achten, um die kleinen, orangeroten, gallertigen „Tränen" dieser Pilze zu finden (Dacryon-Träne).

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

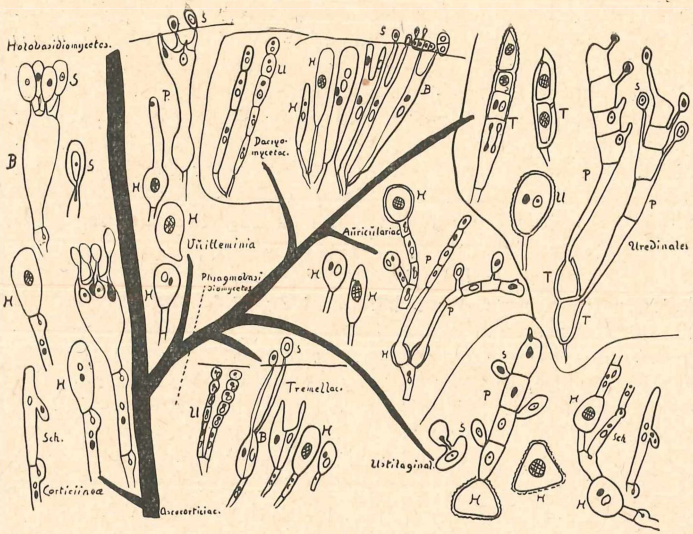

Abb. 6 — **Phyletische Erklärung der Uredo- und Teleutosporen der Phragmobasidiomycetes.** H = Hypobasidie der Ort der Kopulation des Dikaryoms (Karyogamie) T = Bei der Uredinales nennt man die Hypobasidie Teleutospore, bei den Ustilaginales Brandspore. Beim Keimen der Hypobasidie erfolgt Reduktionsteilung. Dann erfolgt die Wandlung zur Basidie (B) oder Bildung des Promycels (P) unter Zellteilung des Mikthaplonten zu Haploiden Zellen S = Haploide Sporidien (Basidiosporen) U = Uredosporen der Rostpilze oder Uredoide gleich dikaryotische Konidien bei Dacryomycetos und Tremellaceae Sch = Schnallenmycel Dikaryom. Schwarze und Ringe deuten haploide Kerne an, Kreuzschraffierung diploide. Wo schwarzer und weißer Kern nebeneinander liegt, ist ein Dikaryom.

Unter diesen Fruchtkörpern findet man zweierlei. Die einen haben orangefarbene Oidien (Oion=Ei), die binukleär sind und unmittelbar den Pilz verbreiten. Auch sie könnte man als Uredoide bezeichnen und mit den Uredosporen gleichsetzen. Die orangerote Farbe verdanken sie gelbrotem Oele, also auch eine Aehnlichkeit mit den Rostpilzen. Sie werden reihenweise abgegliedert, wie z. B. die Uredosporen von C o l e o s p o r i u m. An bernsteingelben Tränen formen sich gleichfalls Hyphen als Endanschwellungen mit zunächst zwei Kernen. Die Karyogamie führt zur Hypobasidie, die mit der Teleutospore homolog ist.

Bei der Reduktionsteilung und beim Keimen bilden sich Promycele mit vier Kernen. Diese werden auf zwei Zellen verteilt. Jede derselben treibt eine lange Sterigme und

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

entsendet nur einen Kern in das Ende und die abgegliederte Spore. Der andere Kern bleibt zunächst zurück, aber erzeugt neue Basidiosporen nach dem Abfalle der ersten. Wir haben hier eine große Aehnlichkeit mit den Brandpilzen (Ustilaginales — ustus = gebrannt). Die Basidiosporen keimen zu mononukleären, also haploiden Mycelien oder erzeugen ihrerseits einzellige Fortpflanzungszellen (Konidien). Durch Cytogamie bildet sich wieder ein Dikaryom.

Wir kommen nun zur vorletzten Gruppe, die von allen mit den beiden Endfamilien dieses Pilzstammbaumes zusammengebracht werden, zu den

Auriculariales.

Wieder kann man die Pilze in einer nicht ganz ursprünglichen Form an Hollunderstämmen im Siebentischwald finden. Sie bilden gallertige, wie ein Ohr aussehende Schwämmchen, die der Volksmund als Judasschwamm oder -Ohr bezeichnet. Die Pilze werden auf entzündete Augen gelegt und haben wirklich eine gewisse Heilkraft gegen Augenkatarrhe, was vielleicht als Antibiotica im Sinne von Penicillin etc. zu erklären ist. Der Volksgebrauch hätte da vielleicht das älteste Antibioticum im Gebrauch gehabt. Nur die Oberseite von Auricularia Auricula Judae trägt Sporen. Das Mycel selber dringt in die Rinde des Hollunders ein und parasitiert in den Zellen derselben. Von sterilen Fäden begleitet, entwickeln sich Hyphenanschwellungen mit zunächst zwei Kernen. Alsbald erfolgt Karyogamie, also Bildung einer Hypobasidie. Das bei der Keimung entstehende Promycel ist ein Mikthaplont, der fast völlig dem eines Rostpilzes, sagen wir eines Uromyces, gleicht. Am Ende desselben stehen die 4 Haplonten in einer Reihe angeordnet. Jeder derselben gibt einer Sterigme und daran Basidiospore den Ursprung. Man findet überall (Harder etc.) den Vergleich mit Ochrospora.

Moderne Untersucher (Boedjin, Steinmann, Gäumann) haben noch weitere Arten mit noch kennzeichnenderen Uebergängen aufgezeigt. Wir haben eine völlige Entwicklungsreihe von primitiven, spinnewebigen Formen nach Art mancher Hypochnusarten bis zu solchen mit differenzierten Fruchtkörpern. Septobasidium pilosum trägt ausgesprochene, runde Hypobasidien nach Art von Teleutosporen. Deutlich wachsen diese Ruheformen, zum Beispiel bei Saccoplasta ovispora zu den Promycelien nach Art der Rostpilze aus. Von Empfängnishyphen konnten wir keine Angabe finden. Das wären die unmittelbaren Vorfahren der Rostpilze, was man doch als einen Beweis für unsere serologisch gestützte Auffassung der Trichogyne halten muß.

Zum Schlusse wollen wir noch die Parallelbildung der Rostpilze, die allen bekannten und viel bekämpften Brandpilze, durchsprechen, die

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

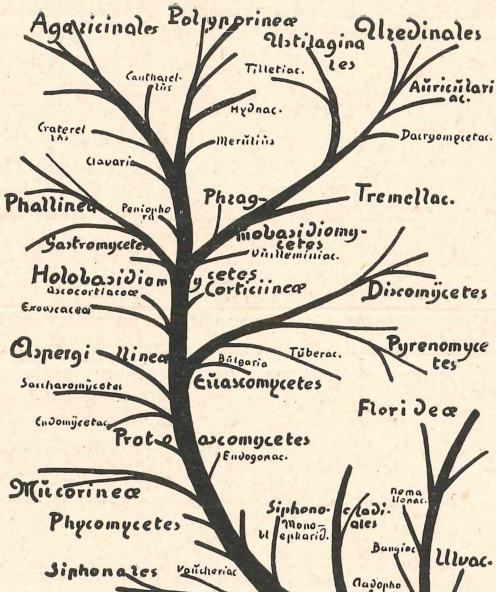

Abb. 7 — Serodiagnostischer Pilzstammbaum n. Mez-Ziegenspeck

Ustilaginales.

Als Schädlinge unserer Getreidefelder waren sie früher sehr oft anzutreffen. Heute sind sie infolge der planmäßigen Beizung des Getreides ziemlich selten geworden. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber gegen die Rostpilze: die Bildung der Hypobasidien im Inneren von Geweben. Wir möchten kurz bemerken, daß unseres Wissens Pöverlein das Vorkommen der Brandpilze in unserer Flora sehr viel untersucht hat. Unter den Wildformen sind zumal die der Früchte der Carices (Seggen) sehr häufig bei uns. Wir finden bei Brandpilzen zum Teil Schnallenmycelien, an denen die Hypobasidien sich nicht am Ende bilden.

Die Flugbrandarten

Ustilaginaceae

sind im Herbste an der Umwandlung der Samen der Getreidearten und Wildgräser (z. B. Arrhenatherium elatius) leicht zu erkennen. Die durch Flug verwehten,

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

durch Karyogamie diploid gewordenen Hypobasidien oder Brandsporen behalten mehrere Jahre ihre Keimkraft. Sie benötigen einen Frost als Anregung. Das der Teleutospore gleichende Gebilde keimt zu einem Promycel mikthaplonter Natur. Die einzelnen Haplonten stehen wieder reihenmäßig hintereinander. Jedoch teilen sich die Kerne in ihnen und entlassen nur einen Kern in die an einem Sterigma haftende Basidiospore. Der zurückgebliebene Kern kann von neuem eine Basidiospore abgliedern.

Das Haplomycel kann nun ein saprophytisches Mycel formen, das fädig oder hefeartig aussieht. Es besitzt keine oder geringe Infektionskraft. Am Haplomycel entstehen Sporen, welche cytogamieren und ein Dikaryom und Sporen erzeugen, welche den Wirt anstecken. Das kann man mit Recht mit den Aecidiosporen gleichsetzen.

Merkwürdigerweise sind die Dikaryome nicht von außen an der Pflanze zu erkennen. Es werden Keimlinge oder Blüten angesteckt. Erst wenn die Fruchtknoten (Gräser) erzeugt werden, dann bilden sich die Fruchtkörper des Pilzes. Besonders merkwürdig sind die Brandpilze der Silenen, die nur die Antheren befallen und sogar bei diözischen (zweihäusigen) Wirten (Melandrium rubrum) die sonst fehlenden Antheren entstehen lassen.

Tilletiaceae

Der Stinkbrand des Weizens und auch der Torfmooskapseln ist etwas anderes. Das Promycel läßt am Scheitel 4—8 Basidiosporen sicheliger Natur sprossen. Sie kopulieren zumeist bereits am Promycel. Daraus bildet sich nur ein kurzes Dikaryom, welches die Infektionsträger, die „Aecidiosporen", abgliedert. Gewissermaßen haben wir einen Wechsel der Ernährungsart von Saprophytismus und Parasitismus.

Eine ähnliche Ableitung hat bereits De Bary in großen Zügen gesehen. Es ist uns eine besondere Freude, daß wir als gewissermaßen geistiger Enkel die Gedanken serologisch bestätigen konnten; denn Stahl war unser Doktorvater und selber Schüler dieses Altmeisters der Mykologie.

Zum Schlusse sei ein Stammbaumbild der Ableitung der Basidiomyceten beigegeben.

Literatur

Aus der sehr ansehnlichen Literatur, in der weitere Angaben zu finden sind, kann nur ein Auszug wiedergegeben werden.

1. Allen: Zitiert nach Harder 17.
2. Bary De, A.: 1853. Untersuchungen über die Brandpilze, Berlin.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

1854. Vergleichende Morphologie und Physiologie der Pilze, Jena.
1865. Neue Untersuchungen über die Uredineae insbesonders die Entwicklung von Puccinia graminis und den Zusammenhang mit Aecidium Berberidis Monver d. kgl. Akad. d. Wiss., Berlin p. 25.
1884. Vergleichende Morphologie u. Physiologie der Pilze, Jena.

3. Blakmann, V.: 1904. On the fertilisation and alternation of generations and cytologen of the medineae. Ann of Bot. 18, 322.
4. Boas, Fr.: 1942. Die dynamische Botanik. 2. Aufl. München 43.
Boas u. Merckenschlager: 1952. Biologenbrevier.
5. Boedjin: Zitiert nach Harder 17.
6. Brefeld: 1888. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie, Heft 7. Protobasidiomycetes.
7. Burger-Ziegenspeck: 1937. Schemata zum Generationswechsel der Pilze. Bot. Arch. 38, 208, 212.
8. Christman, A.: 1905. Sexual reproduktion of the Rust. Bot. Gaz. 39, 267.
9. Dangear, P.: 1893. Une pseudofécondation chez les Urédinées C. R. 116.
10. Dacqué: Zitiert nach Boas-Merckenschlager 4.
11. Darwin Ch.: 1899. Gesammelte Werke. Uebers. J. v. Carus; 2. Aufl. IX, 3, 165. Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art.
12. Engler: 1909. Syllabus der natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin.
Diels 1936. 11. Aufl.
13. Eriksson, J.: 1904. Ueber das vegetative Leben der Getreiderostpilze. I—III Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 37, 6; 38, 3.
14. Fischer, E.: 1902. Aecidium elatinum. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 11, 321 u. 12, 193.
Fischer u. Gäumann: 1926. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena.
15. Gäumann, E.: 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena.
Gäumann, E.: 1949. Die Pilze, Basel, 382.
16. Greis: 1943. Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze in Engler-Prantl. Nat. Pflanzenfam. 2. Aufl., 5A2.
17. Harder: 1947. Pilze in Straßburger: Lehrbuch der Botanik; Jena.
18. Hartmann, M.: 1943. Die Sexualität, Jena.
19. Kern, H.: 1951. Systematik und Stammesgeschichte der Pilze. Sammelreferat in Fortschr. der Botanik, Berlin, Verlag Springer.
20. Kleebahn: 1901. Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

21. Kniepp, H.: 1928. Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.
22. Lehmann, E., Kummer, Dannemann: 1942. Der Schwarzrost. München.
23. Lotsy: 1911. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena.
24. Maire: 1901. Les variations de la baside et la phylogénie des autobasiomycées. Bull. de la soc. de Science Nancy.
Maire: 1912. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycées. Annexé au Bull. de la Soc. mycolog. de France, fasc. 4.
25. Marshalle: Zitiert nach Lotsy 23.
26. Mez-Ziegenspeck: 1929. Königsberger Stammbaum.
27. Neuhoff: 1941/43. Tremellineae in: Die Pilze Mitteleuropas, 2. Aufl. 11 u. 12.
28. Neuhoff-Ziegenspeck: 1927. Morphologische u. serologische Bearbeitung des Systemes der Basidiomyceten. Mez Archiv, 16.
29. Oersted: Zitiert nach Warming 41.
30. Poeverlin, H., Dietel u. Eichhorn: Rostpilze Kärntens. Oest. bot. Zeitschr. 92, 50.
31. Raciborski: Zitiert nach Lotsy 23.
32. Rouschal: Zitiert nach Ziegenspeck 44 und Strugger 38.
33. Sachs, J.: 1875. Geschichte der Botanik. München.
34. Sappin u. Trouffy: 1893. Recherches histologiques sur les Urédinées. CR Paris, 30 janv.
Sappin u. Trouffy: 1896. Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées C R Paris, le févr.
Sappin u. Trouffy: 1896. Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Le Botaniste.
35. Stahl: 1877. Beiträge zur Entwicklung der Flechten. Leipzig.
36. Steinecke: 1925. Der Stammbaum der Algen nach serodiagnostischen Untersuchungen. Bot. Ach. 10, 82.
37. Steinmann: Zitiert nach Harder 17.
38. Strugger, S.: 1939. Versuche an Helxine Soleirollii. R. Biel. 76, 158.
1943. Der aufsteigende Saftstrom in der Pflanze. Naturw. 31, 181—194. Daselbst weitere Literatur.
39. Vuillemin, P.: Sur la fécondation des Pucciniacées. CR 116.
1893. Remarques sur les affinités des Basidiomycets. Journ. d. Bet. 7.
40. Walter, H.: 1948. Grundlagen des Pflanzensystems. Stuttgart. Daselbst sehr schöne Schemata.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Schwaben, download unter www.zobodat.at

41. Warming, E. u. Möbius: 1902. Handb. der systematischen Botanik, Berlin.
Warming, E. u. Möbius: 1921. Dsgl. neue Aufl., Berlin.
42. Wettstein, R.: 1911. Handbuch der systematischen Botanik.
Wettstein, R. u. F.: 1929. 2. Auflage.
43. Wilke u. Ziegenspeck: 1929. Florideensystem Mez Archiv 24, 41o—42o.
44. Ziegenspeck: 1944. Die Spaltöffnungen der Heterotrophen. Biol. gen. 511, 56.
Ziegenspeck: 1945/48. Fluoroskopische Versuche. Biol. gen. 18, 251—322.

Die Uredineen (Rostpilze) Schwabens

Von Dr. J. A. Huber und Dr. H. Pöverlein

In dem folgenden Verzeichnis wurden folgende Abkürzungen von Forschernamen verwendet:

Bornm. = Bornmüller
Hu. = Huber
Pv. = Pöverlein
Ruttm. = Ruttmaun
Lauerm. = Lauermann

TEIL I

Die Wirtspflanzen und ihr Befall

Abies alba Mill.
Melampsorella Caryophyllacearum Schrott.
Füssen: Pfronten-Steinach 6. 1921 — M. Mayr
Sonthofen: Oberstdorf 7. 1906 — P. Sydow

Achillea Millefolium L.
Puccinia millefolii Fuck.
Augsburg: am rechten Ufer des Wertachkanals in Augsburg 1943 — Pv.

Achillea ptarmica L.
Puccinia vulpina Schroet.
Nördlingen: Möderholz 8. 1944 — Ruttm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Schwaben

Jahr/Year: 1953

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Ziegenspeck Hermann

Artikel/Article: Zur Naturgeschichte der Rostpilze 21-47