

Ueber die Stellung der Sporenlager der Uredineen, insbesond. ihr Verhältnis zu den Spaltöffnungen ihrer Nährpflanzen.

Von P. Dietel.

In einer im Zentralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde (2. Abt. Bd. 43 [1915] S. 645—662) veröffentlichten Arbeit hat Frl. F. Grebelsky „die Stellung der Sporenlager der Uredineen und deren Wert als systematisches Merkmal“ untersucht. Der hauptsächlichste Teil der Ergebnisse ist in folgenden Worten zusammengefaßt: „Für die Uredosporen ist fast durchweg, soweit meine Untersuchungen reichten, die Stellung der Sporenlager mit der Lage der Spaltöffnungen in engere Beziehung zu bringen. Bei den Teleutosporen trifft dies ebenfalls in vielen Fällen zu. Hier kann also die Stellung der Lager nicht direkt als systematisches Merkmal verwendet werden. Höchstens indirekt, insofern die Wahl der Wirte Speziescharakter ist und gewisse Uredineenarten Wirte wählen, die die Stomata oben oder unten haben. — Für andere Uredineenarten, speziell für die Teleutosporenlager, ist es dagegen charakteristisch, daß die Lager unabhängig von den Stomata entstehen.“

Da für die Uredo der Gattung *Coleosporium*, die in der genannten Arbeit nicht berücksichtigt ist, die hier angegebene Beziehung nicht besteht, schien es wünschenswert, diese zum Teil statistischen Untersuchungen auf eine breitere Basis zu stellen, um so den daraus zu ziehenden Schlüssen einen höheren Grad von Zuverlässigkeit zu sichern. Ich habe daher diese Verhältnisse neuerdings gleichfalls an einem umfangreicheren Material untersucht, das aber auch ausschließlich der Flora Deutschlands und der Alpenländer entnommen wurde. Dabei haben sich zugleich neue Gesichtspunkte ergeben, die bei der Beschränkung auf eine geringe Artenzahl nicht so deutlich hervortreten konnten.

In der unten folgenden Tabelle sind die untersuchten Arten*) zusammengestellt mit den Angaben über die Lage der Spaltöffnungen und die Stellung der Sporenlager. Es sind auch diejenigen Arten aus der Arbeit von Grebelsky aufgenommen, die ich nicht selbst geprüft habe; sie sind durch einen * vor den Artnamen kenntlich gemacht. Dasselbe gilt für die von mir nicht herangezogenen Nährpflanzen.

*) Die Autorenbezeichnungen wurden der Kürze halber weggelassen, da Verwechslungen kaum zu befürchten sind.

Zunächst ist noch auf eine Eigentümlichkeit hinzuweisen, die bisher wenig beachtet worden ist, die aber nach unserem Dafürhalten eine besondere Berücksichtigung erfordert, nämlich das Auftreten oberseitiger und unterseitiger Sporenlager an derselben Stelle des Blattes. Es ist eine sehr häufige Erscheinung, daß bei Arten, die vorzugsweise auf der Unterseite der Blätter auftreten, nicht selten, bei vielen Arten sogar regelmäßig, auch auf der Oberseite an derselben Stelle Sporenlager hervorbrechen, die also an dem gleichen Myzel entstanden sind. Es sind in dieser Hinsicht alle möglichen Fälle und Zwischenstufen zu beobachten, vom nur gelegentlichen und ausnahmsweisen Auftreten oberseitiger Lager neben den unterseitigen, z. B. bei *Puccinia Malvacearum* und anderen Arten bis zur regelmäßigen Ausbildung von Sporenlagern auf beiden Blattseiten in gleicher Menge, wie es sehr schön an *Puccinia asarina* zu sehen ist. Das gelegentliche Vorkommen oberseitiger Lager in solchen Fällen ist besonders, wie auch F. Grebelsky betont, vor allem dann zu beobachten, wenn die Infektion eine sehr starke ist. In manchen Fällen, z. B. bei der primären Uredo von *Puccinia suaveolens* bekommt man den Eindruck, als ob die Unterseite des Blattes nicht genügend Platz für die Menge der Sporenlager gehabt hätte. Von dieser Art der Verteilung der Sporenlager möchten wir scharf diejenigen Fälle unterscheiden, wo neben unterseitigen auch selbständige oberseitige Lager auftreten, d. h. solche, denen kein Lager auf der unteren Blattseite entspricht.

Um diese Verschiedenheiten in der Tabelle zum Ausdruck zu bringen, haben wir folgende Bezeichnungen gewählt: u = unterseitige, o = oberseitige, u + = unterseitige und mehr oder weniger zahlreich auch oberseitige Lager an der gleichen Blattstelle, b = unterseitige und oberseitige, von denen die letzteren, wenigstens zum Teil, selbständig auftreten.

Pilz	Wirt	Spalt- öffnun- gen	Art der Lager	Stellg. der Lager
Uredinopsis				
1. — filicina	Phegopteris polypodioides	u	II	u
Milesina				
2. — Dieteliana	Polypodium vulgare	u	II	u
3. — Kriegeriana	Aspidium spinulosum	u	II	u
Hyalopsora				
4. — Polypodii dryopteridis	Phegopteris dryopteris	u	II	b
5. — Polypodii	Cystopteris fragilis	u	II	u
Pucciniastrum				
6. — Epilobii	Epilobium roseum	u	II u. III	u
7. — Abieti-Chamaenerii	„ angustifolium	u	II u. III	u
8. — Circaeae	Circaea alpina	}	II u. III	u
	„ intermedia			

Pilz	Wirt	Spalt- öffnun- gen	Art der Lager	Stellg. der Lager
Thecopsora				
9. — *sparsa	Arctostaphylus alpina	u	II	u
10. — Vacciniorum	Vaccinium myrtillus	u	II	u
11. — areolata	Prunus Padus	u	II	u
12. — Galii	Galium silvaticum	u	II	u
Melampsorella				
13. — Caryophyllacearum	Stellaria Holostea	b (u)	II	b (u)
	„ *media	b	II	b
	Cerastium arvense	b	II	b
	„ caespitosum	b	II	b
14. — Symphyti	Symphytum officinale	b	II	u
Melampsoridium				
15. — betulinum	Betula verrucosa	u	II u. III	u
	„ *nana	u	II	u
Mesopsora				
16. — Hypericorum	Hypericum maculatum	u	II	u+
	„ pulchrum	u	II	u+
	„ montanum	u	II	u
Coleosporium				
17. — Cacaliae	Adenostyles glabra	u	II u. III	u
18. — Campanulae	Campanula latifolia	b	II u. III	u
	„ rapunculoides	u	II u. III	u
	„ Rapunculus	b	II u. III	u
	„ rotundifolia	b	II u. III	u
	„ Trachelium	u	II u. III	u
	Phyteuma spicatum	b	II u. III	u
	Specularia speculum	b	II u. III	u
19. — Euphrasiae	Alectorolophus major	b	II u. III	u
	„ minor	b	II u. III	u
20. — Melampyri	Melampyrum pratense	u	II u. III	u
21. — Petasitis	Petasites albus	u	II u. III	u
	„ niveus	b ¹⁾	II u. III	u
	„ officinalis	u	II u. III	u
22. — Senecionis	Senecio alpinus	b	II u. III	u
	„ fluviatilis	u	II u. III	u
	„ Fuchsii	u	II u. III	u
	„ sarracenicus	b	II u. III	u
	„ silvaticus	b	II u. III	u
	„ suaveolens	b	II u. III	u
	„ umbrosus	b	II u. III	u
	„ vernalis	b	II u. III	u
23. — Sonchi	Sonchus oleraceus	u	II u. III	u
24. — Tussilaginis	Tussilago Farfara	b	II u. III	u

1) oben sehr spärlich.

Pilz	Wirt	Spalt- öffnun- gen	Art der Lager	Stellg. der Lager
Cronartium				
25. — flaccidum	Vincetoxicum officinale	u	II u. III	u
	Paeonia albiflora	u	II u. III	u
26. — ribicolum	Ribes aureum	u	II u. III	u
	„ nigrum	u	II u. III	u
	„ *petraeum	u	II u. III	u
	„ rubrum	u	II u. III	u
Melampsora				
27. — Euphorbiae	Euphorbia Cyparissias	u	II u. III	u+
	„ Esula	u	II u. III	u+
	„ exigua	b	II u. III	b, oben spärlich desgl.
	„ virgata	b	II u. III	u
	„ palustris	u	II u. III	u
	„ Peplus	u	II u. III	u
28. — Euphorbiae dulcis	Euphorbia dulcis	u	II u. III	u
	„ platyphylla	u	II u. III	u
29. — Lini	Linum catharticum	b	II	b
30. — vernalis	Saxifraga granulata	b	III	b
31. — Larici-Caprearum	Salix caprea	u	II	u
32. — Larici-Pentandrae	„ fragilis	b	II	b
33. — Larici-epitea	„ viminalis	u	II	u
34. — Larici-retusae	„ retusa	b	II	b
	„ herbacea	b	II	b
	„ reticulata	u	II	u
35. — repentis	„ repens	u	II	u
36. — Laricis	Populus tremula	u	II u. III	u
37. — Allii-populina	„ nigra	b	II	b
38. — Larici-populina	„ nigra	b	II	u
	„ italica	b	III	o
	„ canadensis	b	II u. III	b
	„ balsamifera	b	II	b
	„ candicans	b	III	o
Uromyces				
39. — Gageae	Gagea lutea	b	III	u+
40. — Scillarum	Scilla bifolia	b	III	u+
41. — Ficariae	Ranunculus Ficaria	b	III	u+
42. — excavatus	Euphorbia verrucosa	u	III	u
43. — scutellatus	„ Cyparissias	b	III	u
44. — flectens	Trifolium repens	b	III	u+
45. — apiosporus	Primula minima	o	III	o
46. — Phyteumatum	Phyteuma spicatum	b	III	u
47. — minor	Trifolium montanum	b	III	u
48. — Hedysari obscuri	Hedysarum obscurum	b	III	b, meist o

Pilz	Wirt	Spalt- öffnun- gen	Art der Lager	Stellg. der Lager
49. — Lili	<i>Lilium candidum</i>	b	III	u+
50. — Behenis	<i>Silene inflata</i>	b	III	b
51. — Scrophulariae	<i>Scrophularia nodosa</i>	u	III	u
52. — *Veratri	<i>Veratrum album</i>	u	II	u
53. — *caryophyllinus	<i>Tunica prolifera</i>	b	II	b
	<i>Saponaria ocymoides</i>	b	II	b
54. — inaequialtus	<i>Silene nutans</i>	b	II u. III	b
55. — cristatus	<i>Viscaria vulgaris</i>	b	II u. III	b, o über- wiegend
56. — Geranii	<i>Geranium palustre</i>	u	II u. III	u
	„ <i>silvaticum</i>	u	II u. III	u
57. — Kabatianus	„ <i>pyrenaicum</i>	u (b)	II u. III	u (b)
58. — Anthyllidis	<i>Anthyllis vulneraria</i>	b	II	b
59. — Pisi	* <i>Pisum sativum</i>	b	II	b
	<i>Lathyrus silvester</i>	b	II u. I, II	b
	„ <i>pratensis</i>	b	II u. III	b
60. — Fischeri-Eduardi	<i>Vicia Cracca</i>	b	II u. III	b
61. — Genistae tinctoriae	<i>Genista tinctoria</i>	b	II u. III	b
	<i>Cytisus nigricans</i>	b	II u. III	b
62. — Fabae	<i>Vicia Faba</i>	b	II u. III	b
	„ <i>Cracca</i>	b	II u. III	b
	„ <i>sepium</i>	b	II u. III	b
	„ <i>dumetorum</i>	u	II u. III	b
	<i>Lathyrus vernus</i>	u	II u. III	b
63. — Trifolii hybridi	<i>Trifolium hybridum</i>	b	II u. III	b
64. — Auriculae	<i>Primula Auricula</i>	o	II u. III	o
65. — Aconiti Lycoctoni	<i>Aconitum Lycoctonum</i>	u	II u. III	b, meist o
Pileolaria				
66. — Terebinthi	<i>Pistacia Terebinthus</i>	u	II u. III	b
Puccinia				
67. — Asteris	<i>Aster amellus</i>	b	III	u
	„ <i>Chamissonis</i>	b	III	u
	„ <i>Tripolium</i>	b	III	u+
68. — Arenariae	<i>Moehringia trinervia</i>	b	III	u
	<i>Melandryum rubrum</i>	b	III	u
	<i>Malachium aquaticum</i>	b	III	u
	<i>Dianthus barbatus</i>	b	III	u
	<i>Stellaria Holostea</i>	u	III	u
	„ <i>nemorum</i>	b	III	u
69. — Circaeae	<i>Circaea Lutetiana</i>	u	III	u
70. — Glechomatis	<i>Glechoma hederaceum</i>	u	III	u
71. — grisea	<i>Globularia vulgaris</i>	b	III	u
72. — Malvacearum	<i>Malva neglecta</i>	b	III	u
	„ <i>silvestris</i>	b	III	u
	<i>Althaea rosea</i>	b	III	u
73. — Thlaspeos	<i>Thlaspi alpestre</i>	b	III	u
	<i>Arabis hirsuta</i>	b	III	u

Pilz	Wirt	Spalt- öffnun- gen	Art der Lager	Stellg. der Lager
74. — Valantiae	Galium cruciata	u	III	u
75. — Adoxae	„ Schultesii	u	III	u
76. — Aegopodii	Adoxa moschatellina	u	III	b
77. — asarina	Aegopodium Podagraria	u	III	u+
78. — Atragenes	Asarum europaeum	b	III	u+
79. — atragenicola	Atragene alpina	u	III	o
80. — Betonicae	„ „	u	III	b
81. — Buxi	Betonica officinalis	b	III	u+
82. — conglomerata	Buxus sempervirens	u	III	u+
83. — de Baryana ¹⁾	Homogyne alpina	u	III	u
	Anemone silvestris	u	III	o, sehr vereinz. u
84. — Doronici	Doronicum austriacum	u	III	u
85. — expansa	Senecio Doronicum	u	III	u+
	„ alpinus	u	III	u+
	„ cordatus	u	III	u+
86. — Geranii silvatici	Geranium silvaticum	u	III	u
87. — *gigantea	Epilobium angustifolium	u	III	u+
88. — Morthieri	Geranium silvaticum	u	III	u
89. — Pazschkei	Saxifraga elatior	b	III	o+
90. — Ribis	Ribes rubrum	u	III	o
91. — Sweertiae	Sweertia perennis	u	III	o+
92. — Virgaureae	Solidago virgaurea	b	III	u+
93. — commutata	Valeriana officinalis	u	III	u+
94. — Senecionis	Senecio Fuchsii	u	III	b
95. — argentata	Impatiens nolitangere	u	II u. III	u
96. — Bistortae	Polygonum Bistorta	u (b)	II u. III	u (b)
97. — Chaerophylli	Anthriscus silvester	u	II u. III	u
	Chaerophyllum aureum	u	II u. III	u
	Myrrhis odorata	u	II u. III	u
98. — Chondrillae	Lactuca muralis	u	II u. III	u
99. — Cirsii	Cirsium oleraceum	b	II u. III	b
	„ *spinosissimum	b	II u. III	b
	„ *Erisithales	u	II	u
	„ *heterophyllum	} u mehr als o	II	} b, u. m. als o
	„ *serratuloides			
	*Acroptilus Picris	b	II	b
100. — *Cirsii eriophori	Cirsium eriophorum	b	II u. III	b
101. — Cirsii lanceolati	„ lanceolatum	b	II u. III	b
102. — Galii silvatici	Galium silvaticum	u	II u. III	u
103. — Gentianae	Gentiana Pneumonanthe	u	II u. III	} b, meist o
	„ cruciata	meist u	II u. III	
104. — glumarum	Triticum vulgare	b	II	b, o. m. als u
105. — Hieracii	Hieracium umbellatum	b	II u. III	b
106. — Jaceae	Centaurea Jacea	b	II u. III	b
107. — Lactucarum	Lactuca quercina	b	II u. III	b
108. — Leontodontis	Leontodon autumnalis	b	II u. III	b

¹⁾ Die von F. Grebelský noch aufgeführte Puccinia Pulsatillae Kalchbr. auf Anemone alpina, montana, pratensis, vernalis wurde nicht aufgenommen, da es mir nicht möglich war nachzuprüfen, ob die Verteilung der Lager mit b oder mit u+ zu bezeichnen ist.

Pilz	Wirt	Spalt- öffnun- gen	Art der Lager	Stellg. der Lager
109. — Menthae	Mentha arvensis	u	II u III	u
110. — Mulgedii	Mulgedium alpinum	u	II u. III	u
111. — nigrescens	Salvia verticillata	b	II u. III	b, meist u
112. — Piloselloidearum	Hieracium pilosella	b	II u. III	b
113. — Pimpinellae	Pimpinella Saxifraga	u (b)	II u. III	u (b)
114. — Polygoni amphibii	Polygonum amphibium	b, meist u	II u. III	b, meist u
115. — Prenanthis purpureae	Prenanthes purpurea	u	II u. III	u
116. — *Rumicis scutati	Rumex scutatus	b	II	b
117. — Soldanellae	Soldanella alpina	u	II u. III	o
118. — Sonchi	Sonchus arvensis	u	III	u+
119. — Stachydis	Stachys recta	b	II u. III	b
120. — suaveolens	Cirsium arvense	b	prim. II sec. II	u+ b
121. — Violae	Viola odorata	u	II u. III	u
	„ silvatica	u		u
Tranzschelia				
122. — fusca	Anemone nemorosa	u	III	u+
	„ *montana	b	III	u
Trachyspora				
123. — Alchimillae	Alchimilla vulgaris	b	prim. II III	u u
Kuehneola				
124. — albida	Rubus caesius	u	prim II sec. II und III	o u
Triphragmium				
125. — Ulmariae	Ulmaria palustris	u	II u. III	u
Phragmidium				
126. — tuberculatum	Rosa-Arten	u	II u. III	u
127. — Rubi Idaei	Rubus-Idaeus	u	II u. III	u
128. — violaceum	„ -Arten	u	II u. III	u
129. — Sanguisorbae	Sanguisorba minor	u	II u. III	u
Xenodochus				
130. — carbonarius	Sanguisorba officinalis	u	III	b
Uredo				
131. — alpestris	Viola biflora	u, nur einzeln o	II	u

Bei der Besprechung dieser Verhältnisse erscheint es zweckmäßig, die Melampsoraceen und die Pucciniaceen gesondert zu betrachten, weil die Beziehung der Uredo zu den Teleutosporen in beiden Familien verschieden ist. Bei den Melampsoraceen treten diese beiden Sporenformen fast durchweg in getrennten Lagern auf. Oft zwar befinden

sich beide in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander und entstehen an demselben Myzel, z. B. bei *Melampsorium*, *Pucciniastrum* u. a., aber die beiden Sporenarten sind nicht miteinander vermischt. In anderen Fällen ist die Trennung beider eine viel schärfere und vollständigere. Bei *Melampsora Larici-Capreatum* treten die Uredolager auf der Unterseite der Blätter auf, die Teleutosporen werden in subcuticularen Krusten ausschließlich auf der Oberseite gebildet. Ebenso scharf ist die Trennung beider Generationen in den Gattungen, die ihre Teleutosporen innerhalb der Epidermiszellen ausbilden, also bei *Milesina*, *Hyalopsora*, *Melampsorella* und *Thecopsora*. Nur bei *Cronartium* kommen Teleutosporen innerhalb der Uredolager vor, sind aber auch hier nicht mit der Uredo vermischt, sondern stellen durch Verwachsung zu einem säulenförmigen Fruchtkörper ein in sich geschlossenes, selbständiges Gebilde dar. Im Gegensatz hierzu treten in den Sporenlagern der uredobildenden Pucciniaceen Uredo- und Teleutosporen untermischt miteinander auf. Infolgedessen gilt bei diesen Arten das über die Uredo Gesagte ohne weiteres auch für die Teleutosporengeneration.

Eine getrennte Betrachtung beider Familien empfiehlt sich auch deshalb, weil es unter den Pucciniaceen zahlreiche Arten ohne Uredo gibt, unter den Melampsoraceen aber nur sehr wenige. —

Von den Melampsoraceen lassen viele die von F. Grebelsky festgestellte enge Beziehung der Uredolager zu den Spaltöffnungen deutlich erkennen. Schon Ed. Fischer hat (Uredineen der Schweiz S. 475) darauf hingewiesen, daß die Uredolager von *Uredinopsis flicina* stets unter einer Spaltöffnung angelegt werden und macht zu *Melampsorella Caryophyllacearum* die Angabe: „Uredolager . . . oft (ob immer?) unter einer Spaltöffnung entstehend“. Diese letztere Vermutung hat durch die Untersuchungen von F. Grebelsky ihre Bestätigung gefunden. Sie schreibt darüber: „Die Stomata befinden sich bei *Stellaria media*, auf der ich den genannten Pilz untersuchte, in einem verhältnismäßig beträchtlichen Abstand von einander. Da konnte man besonders deutlich sehen, wie das Myzel mit seinen Hyphen auch die spaltöffnungsfreien Blattpartien durchzieht. Aber nur an den Stellen, wo es auf eine Spaltöffnung stößt, scheidet es sich an, ein Sporenlager zu bilden“. Dasselbe gilt nun auch für die anderen Nährpflanzen dieses Pilzes. Unter diesen bietet nun *Stellaria Holostea* besonders interessante Verhältnisse. Soweit meine Beobachtungen reichen, ist an gesunden Blättern dieser Pflanze die Oberseite in der Regel frei von Spaltöffnungen, nur vereinzelt findet man manchmal einige wenige auch auf dieser Seite. An den erkrankten Trieben herrscht in dieser Beziehung eine größere Unbestimmtheit: von solchen, denen oberseitige Stomata fehlen, bis zu solchen mit gleich reichlicher Ausbildung derselben auf beiden Blattseiten sind alle möglichen Zwischenstufen zu beobachten. Dementsprechend ist auch die Verteilung der Sporenlager verschieden, sie können oberseits ganz

fehlen und auch in großer Zahl über die ganze obere Blattfläche zerstreut auftreten. Aus der Verteilung der Sporenlager kann man sogar in diesem Falle einen zuverlässigen Rückschluß auf die Menge der oberseitigen Spaltöffnungen machen.

Ebenso klar wie bei der Uredo von *Melampsorella Caryophyllacearum* ist die Beziehung der Teleutosporenlager von *Melampsora vernalis* auf *Saxifraga granulata* zu den Spaltöffnungen. Das Verhalten dieses Pilzes entspricht genau der oben gegebenen Darstellung.

Eine stets substomatäre Stellung der Uredolager wurde noch für folgende Arten festgestellt und bildet wohl die Regel für die betreffenden Gattungen: *Milesina Kriegeriana* und *Dieteliana*, *Pucciniastrum Circaeae*, *Epilobii* und *Abieti-Chamaenerii*, *Melampsoridium betulinum*, *Coleosporium Senecionis*, *Cronartium ribicolum*, *Melampsora Lini* und *Mel. Larici-populina*. Hier kann schließlich auch *Uredo alpestris* auf *Viola biflora* genannt werden, deren Ähnlichkeit mit der Uredo von *Uredinopsis* die Zugehörigkeit dieses Pilzes zu den Melampsoraceen vermuten läßt.

Es ist nun aber zu erwähnen, daß in der Gattung *Coleosporium* die Verteilung der Uredo-(und Teleutosporen-)lager mit derjenigen der Spaltöffnungen meist nicht übereinstimmt. Bei der Mehrzahl ihrer Nährpflanzen sind nämlich die letzteren auf beide Blattseiten verteilt, die Sporenlager dagegen sind fast durchweg auf die Unterseite der Blätter beschränkt. Nur bei sehr starkem Befall sind bei *Coleosporium Senecionis* Uredolager in mäßiger Anzahl öfters auch auf der Oberseite vorhanden. Dieses oberseitige Vorkommen wurde aber nie an Arten von *Senecio* beobachtet, die wie z. B. *Senecio Fuchsii* nur unterseitige Spaltöffnungen besitzen. —

Weniger zahlreich, aber für die Beurteilung der hier zu untersuchenden Verhältnisse besonders wichtig sind die Fälle, in denen die Stellung der Uredolager in keiner deutlichen Beziehung zu der Lage der Spaltöffnungen steht. Hier sei zunächst *Hyalopsora Polypodii* auf *Cystopteris fragilis* genannt. Zwar sind in diesem Falle die Uredolager ebenso wie die Spaltöffnungen auf die Unterseite der Wedel beschränkt, aber eine engere Beziehung zwischen beiden besteht nicht. Bei *Hyalopsora Polypodii Dryopteridis* auf *Phegopteris Dryopteris* kommen außerdem auch, wenn auch meist weniger zahlreich, Uredolager auf der Oberseite vor, die keine Spaltöffnungen trägt. An einem Wedel, den ich bei Ilmenau in Thüringen sammelte, ist sogar die Oberseite mit Hunderten von Uredolagern besetzt, während unterseits nur wenige vorhanden sind. Hier tritt also die Unabhängigkeit von den Spaltöffnungen besonders deutlich hervor. Die übrigen an derselben Stelle zur gleichen Zeit gesammelten Exemplare zeigen dieses abnorme Verhalten nicht. — Endlich entstehen auch bei *Mesopsora Hypericorum* die Uredolager nicht unter den Spaltöffnungen, in mäßiger Zahl treten sie auch auf der stomatosen Oberseite hervor.

Wir kommen also zu dem Schluß, daß die Verteilung der Uredolager bei den Melampsoraceen nicht in allen Fällen ausschließlich durch die Spaltöffnungen bestimmt wird und daß ihre Ausbildung unabhängig von den letzteren vor sich gehen kann.

Es sei noch eine Bemerkung hinzugefügt, die sich auf die Uredo von *Melampsora Larici-populina* bezieht. Besonders kräftig und groß sind ihre Lager auf der Unterseite der Blätter von *Populus balsamifera* ausgebildet. Sie werden hier bis 3 mm lang und breit und sind am Rande von der blasig emporgewölbten derben Epidermis umgeben und teilweise überwölbt. Auf anderen Pappelarten sind sie meist kleiner, aber von derselben Beschaffenheit. Auf der Blattoberseite kommen solche Lager mit aufgeworfenem Rand viel seltener vor und sind dann klein, meist fehlen sie hier ganz. Aber auch in diesem letzteren Fall findet oft eine oberseitige Uredobildung statt in Lagern, über denen die Epidermis kaum eine Veränderung ihrer Lage erfährt und die sich daher der Beobachtung meist entziehen. Ihre Anwesenheit wird nur an dem feinen Sporenstaub wahrgenommen, der als ein mehmartiger Überzug oder in Form winziger Flöckchen auf den Blättern zu finden ist. Diese Sporenlager befinden sich stets unter einer Spaltöffnung. Festgestellt wurde diese Art der Sporenbildung besonders reichlich auf *Populus candicans*, sie fehlt aber auch nicht auf den anderen Pappelarten, auf denen *Mel. Larici-populina* lebt. —

Die Teleutosporen der Melampsoraceen werden bei mehreren Gattungen bekanntlich innerhalb der Epidermiszellen, bei einigen Arten von *Melampsora* zwischen der Epidermis und der Kutikula, bei *Uredinopsis* im Mesophyll der Blätter gebildet. Für diese Pilze kommt also eine Beziehung der Teleutolager zu den Spaltöffnungen gar nicht in Betracht. Bei den übrigen Gattungen findet man kleine, isoliert auftretende Teleutolager zumeist unter einer Spaltöffnung. Dieses Verhalten wurde für folgende Arten festgestellt: *Melampsorium betulinum*, *Coleosporium Campanulae*, *Col. Petasitis*, *Col. Senecionis*, *Cronartium ribicolum*, *Melampsora vernalis*, *Mel. Larici-retusae*, *Mel. Larici-epitea*. Keine Beziehung zu den Spaltöffnungen ist vorhanden bei *Pucciniastrum Circaeae* und *Pucciniastrum Abieti-Chamaenerii*. Ferner gelang es mir auch nicht, für *Melampsora Lini*, *Mel. Euphorbiae* und *Mel. Euphorbiae dulcis* die Anlegung der Teleutolager unter einer Spaltöffnung festzustellen. Wir werden auf diesen Punkt weiter unten nach Besprechung der Pucciniaceen noch zurückkommen.

Bei den Pucciniaceen, zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen, sind in der obigen Tabelle in den Gattungen *Uromyces* und *Puccinia* diejenigen Arten vorangestellt, die nur Teleutosporen bilden. Bei dieser Anordnung tritt ein Unterschied zwischen diesen und den uredoführenden Arten hervor, der sonst nicht so deutlich bemerkbar sein würde. Es entspricht nämlich nur bei den Arten mit Uredo — von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen — die Verteilung der

Sporenlager derjenigen der Spaltöffnungen, bei den anderen dagegen nicht. Bei diesen tritt meist eine Bevorzugung der Blattunterseite hervor; es gibt darunter aber auch Arten mit ausschließlich oberseitigen Lagern. Wir möchten hier besonders auf das verschiedene Verhalten der beiden auf *Adoxa moschatellina*, dem Moschusblümchen, lebenden Arten von *Puccinia*, nämlich *Puccinia Adoxae* und *P. albescens* aufmerksam machen, weil es erkennen läßt, daß nicht etwa irgendwelche Besonderheiten im Bau der Nährpflanze die Ursache dieser Verschiedenheit bei den beiden Artengruppen sein können.

Die genannten beiden Arten sind miteinander nahe verwandt und wurden bis in die neueste Zeit hinein vielfach miteinander identifiziert. Es hat sich aber herausgestellt, daß sie wegen ihres verschiedenen biologischen Verhaltens, wie es auch in der Verschiedenheit ihres Auftretens zum Ausdruck kommt, als zwei verschiedene Arten anzusprechen sind. *Puccinia Adoxae* ist eine Mikropuccinia. Ihre Sporidien infizieren die Triebknospen der Nährpflanze, während sie im Boden austreiben. An dem erwachsenen Trieb finden sich die staubartigen braunen Sporenlager meist auf dem etwas verdickten Stengel bis in die Blütenregion hinein und auf den Blättern sind sie zu großen Gruppen vereinigt, die auf der Blattoberseite eine größere Ausdehnung haben als auf der Unterseite. *Puccinia albescens* dagegen ist eine Auteupuccinia, deren Uredo- und Teleutolager nur auf den Blättern vorkommen. Sie sind nicht zu größeren Gruppen vereinigt und treten ausschließlich auf der Unterseite auf, auf der allein auch die Spaltöffnungen sich befinden.

Es mag noch erwähnt werden, daß unter den oben in unserer Tabelle als „unterseitig“ bezeichneten Arten mit Uredo sich auch einige befinden, die neben reichlich entwickelten unterseitigen Lagern doch auch vereinzelte Lager auf der Oberseite entwickeln. Als solche Arten seien nur genannt *Uromyces Kabatianus* auf *Geranium pyrenaicum*, *Puccinia Pimpinellae* auf *Pimpinella Saxifraga* und *Puccinia Bistortae* auf *Polygonum Bistorta*. Es sind aber in diesen Fällen auf den betreffenden Nährpflanzen neben den reichlich entwickelten Spaltöffnungen der Blattunterseite auch ganz vereinzelte Stomata auf der Oberseite vorhanden, sodaß gerade hier der Parallelismus zwischen der Verteilung der Sporenlager und der Stomata deutlich in die Erscheinung tritt. —

Um einen genaueren Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen, wurde für eine größere Anzahl von Arten die Beziehung der Sporenlager zu den Spaltöffnungen festgestellt. Unmittelbar unter einer Spaltöffnung erfolgt die Anlegung der Sporenlager bei folgenden Arten: *Uromyces Armeriae* auf *Armeria vulgaris*, *Puccinia silvatica* auf *Carex brizoides*, *Pucc. Porri* auf *Allium Schoenoprasum*, *Pucc. Polygoni-amphibii* auf *Polygonum amphibium*, *Pucc. Chondrillae* auf *Lactuca muralis*, *Pucc. Prenanthis-purpureae* auf *Prenanthes purpurea*, bei der sekundären Uredo von *Pucc. suaveolens* auf *Cirsium arvense*

und von *Pucc. Cirsii* auf *Cirsium oleraceum*. Keine bestimmte Beziehung zu den Spaltöffnungen wurde bemerkt bei *Uromyces Ficariae* auf *Ficaria verna*, *Urom. Scrophulariae* auf *Scrophularia nodosa*, *Puccinia Thlaspeos* auf *Thlaspi alpestre*, *Pucc. Arenariae* auf *Moehringia trinervia* und *Stellaria*-Arten, *Pucc. Virgaureae* auf *Solidago Virgaurea*, *Tranzschelia fusca* auf *Anemone nemorosa*, *Tranzschelia Thalictri* auf *Thalictrum minus*, sowie bei der primären Uredo von *Puccinia suaveolens*, *Pucc. Cirsii* und *Trachyspora Alchimillae* auf *Alchimilla vulgaris*.

Hierzu ist zunächst noch Folgendes zu bemerken. In der Arbeit von Grebelsky sind *Puccinia Arenariae*, *Pucc. gigantea* und *Tranzschelia (Puccinia) Pulsatillae* als Arten aufgeführt, die ihre Sporenlager stets unter einer Spaltöffnung anlegen. Von den beiden zuletzt genannten Arten stand mir kein hinreichend junges Untersuchungsmaterial zu Gebote. Ich mußte mich daher bezüglich *Tranzschelia* darauf beschränken, zwei andere Arten dieser Gattung zu untersuchen, nämlich die beiden oben genannten. Bei diesen entstehen die Sporenlager aber in der Regel nicht unter einer Spaltöffnung, ebensowenig wie bei den gleichfalls an einem perennierenden Myzel gebildeten Sporenlagern anderer Gattungen. Auch hinsichtlich der *Puccinia Arenariae* kam ich zu einem abweichenden Ergebnis. Vielleicht ist dieser Widerspruch durch die angewendete Untersuchungsmethode zu erklären. Fr. Grebelsky hat anscheinend immer Schnittpräparate untersucht, die senkrecht zur Blattfläche genommen waren; ein derartiges Bild ist auch in ihrer Fig. 3 auf Seite 652 dargestellt. Hierbei ist man aber nicht immer sicher, daß der Schnitt auch genau den zentralen Teil und damit denjenigen Punkt des Lagers getroffen hat, von dem aus die Bildung des Lagers ihren Anfang genommen hat. Aus diesem Grunde habe ich Blattstücke in der Flächenansicht untersucht, nachdem sie vorher durch Erwärmen in Milchsäure aufgehellt oder durch Eau de Javelle gebleicht worden waren. In den meisten Fällen bekommt man auf diese Weise sehr übersichtliche Bilder, die einen genauen Einblick in die gegenseitige Lage von Sporenlager und Spaltöffnung gewähren. — Die Untersuchung von *Puccinia Arenariae* hat nun Folgendes ergeben: Auf *Moehringia trinervia* erstrecken sich die jugendlichen Sporensammlungen oft über eine größere Fläche, ohne eine bestimmte Beziehung zu den Spaltöffnungen erkennen zu lassen. Am Rande sind die jungen Sporen entweder locker gruppiert oder auch dicht zusammengeschlossen mit scharfer Umgrenzung der einzelnen Ausbuchtungen des Lagers. Bisweilen findet man mitten über diesen Stellen eine Spaltöffnung, oft aber auch nicht. Dasselbe gilt auch für die jungen, noch ganz kleinen Sporenlager. Ebenso ist das Verhalten auf *Stellaria nemorum* und *Malachium aquaticum*. Auf der derberen *Stellaria Holostea* sind die Lager mehr in sich geschlossen, aber auch hier ohne deutliche Beziehung zu den Spaltöffnungen.

Aus den oben mitgeteilten Befunden ziehen wir nun den Schluß, daß die substomatäre Lage der Sporenlager nur dadurch bedingt ist, daß an dieser Stelle der Keimschlauch eingedrungen ist, dem das Lager seinen Ursprung verdankt. Sporenlager, die an Myzelien von größerer Ausdehnung gruppenweise entstanden, sowie solche, die einer Sporidieninfektion entsprungen sind, weisen in der Regel keine Beziehung zu den Spaltöffnungen auf.

Unter den oben genannten Arten ist dies außer den Arten, die nur Teleutosporen besitzen, der Fall bei *Uromyces Scrophulariae*. Das gleiche Verhalten wurde auch für *Puccinia Senecionis* auf *Senecio Fuchsii* und *Uromyces Valerianae* auf *Valeriana dioica* festgestellt. Bei letzterem Pilze entstehen die Teleutosporen ohne irgendwelche Beziehung zu den Spaltöffnungen teils lose zerstreut, teils in kleinen Gruppen, die durch fortgesetzte Bildung immer neuer Sporen sich immer mehr verdichten und vergrößern und mit anderen Gruppen verschmelzen. Dadurch kommt die nicht selten dendritische Beschaffenheit der Teleutolager bei diesem Pilze zustande. Bei *Pucc. Senecionis* erstreckt sich das Myzel häufig über eine größere Fläche, wie auch bei *Urom. Scrophulariae*, und bringt gruppenweise, mitunter in ringförmiger Anordnung zahlreiche Sporenlager hervor, die oft auch an der spaltöffnungsfreien Oberseite der Blätter hervorbrechen. Ganz besonders möchten wir aber auf die Brachyformen *Pucc. Cirsii* und *Pucc. suaveolens* hinweisen, bei denen ein und dieselbe Sporenform in zwei biologisch verschiedenen Generationen auftritt, einer primären an einem mehr oder weniger ausgebreiteten, durch Sporidieninfektion entstandenen Myzel ohne Beziehung der Sporenlager zu den Spaltöffnungen, und einer sekundären Uredo mit substomatär auftretenden Lagern an kleinen, durch Uredoinfektion entstandenen Myzelien. — Bei *Kuehneola albida* tritt die primäre Uredogeneration auf der Oberseite der Brombeerblätter auf, die überhaupt keine Spaltöffnungen trägt, die sekundäre ist wegen der unterseitigen Lage der Stomata ganz auf die Unterseite beschränkt. Ebenso liegen die Verhältnisse für *Phragmidium Rubi-Idaei* auf dem Himbeerstrauch, nur ist hier die primäre Uredo zu einer peridienlosen Aecidiumform weiterentwickelt. — Nach der hier dargelegten Auffassung entstehen die durch eine Uredo- oder eventl. Aecidiosporeneninfektion gebildeten Sporenlager an den Punkten, wo der Keimschlauch eingedrungen ist. Bestätigt wurde dies durch einen Versuch mit *Puccinia suaveolens*. Auf die Blätter zweier im Freiland stehender Stöcke von *Cirsium arvense* wurden Blätter festgebunden, die die primäre Uredo dieses Pilzes trugen. Es mußten infolgedessen die Sporen des Pilzes ganz überwiegend auf die Blattoberseite der Versuchspflanzen fallen. Die eine der beiden Disteln wurde mit einem hohen Glaszylinder während der ganzen Versuchsdauer bedeckt, die andere blieb unbedeckt. Nach zwölf Tagen war der Erfolg der, daß an beiden Pflanzen die Blätter Hunderte von Sporenlagern auf der Oberseite aufwiesen,

aber nur wenige auf der Unterseite. Das Ergebnis dieses Versuches legt die Frage nahe, ob vielleicht allgemein, also auch bei den Arten ohne Uredo, die Sporenlager an denjenigen Stellen auftreten, wo bei der Infektion die Keimschläuche eingedrungen sind. Diese Frage hat schon F. Grebelsky in verneinendem Sinne beantwortet u. a. auf Grund von Versuchen mit *Puccinia gigantea* auf *Epilobium angustifolium*. In diesen Versuchen traten auch dann, wenn die Sporidien auf die Oberseite der Blätter ausgefät worden waren, die Sporenlager auf der Unterseite auf. Den gleichen Versuch habe ich mehrmals mit *Puccinia Malvacearum* angestellt, die Sporidien immer auf die Oberseite von Malvenblättern aufgetragen, aber stets nur unterseitige Sporenlager erhalten.

Auf einige Einzelheiten möchten wir noch hinweisen, die ihre Erklärung durch die Art der erfolgten Infektion finden. Bei Pflanzen, deren Blätter auf beiden Seiten reichlich Spaltöffnungen aufweisen, ist oft die Blattoberseite in viel stärkerem Maße als die Unterseite mit Sporenlagern geradezu überfät. Es ist dies lediglich die Folge davon, daß auf diese Seite die infizierenden Sporen besonders reichlich aufgefallen sind. Als Beispiele seien genannt *Puccinia Cirsii-lanceolati* auf *Cirsium lanceolatum*, *Pucc. Lampsanae* auf *Lampsana communis*, *Pucc. Cichorii* auf *Cichorium Intybus*, *Uromyces cristatus* auf *Viscaria vulgaris* und viele auf Gramineen lebende Arten von *Puccinia*, besonders die Getreideroste. Den Gräsern sind hinsichtlich der Infektionsbedingungen die *Carex*-Arten vollkommen gleichzustellen, aber weitaus die Mehrzahl der *Carex*puccineen ist streng an die Unterseite der Blätter gebunden, offenbar nur deshalb, weil ihren Nährpflanzen oberseitige Spaltöffnungen fehlen.

Es ist weiter zu erwähnen, daß bei manchen Arten sich die Bildung von Sporenlagern nach einer Infektion durch Uredo- oder Aecidiosporen nicht auf die Seite beschränkt, durch welche der Keim Schlauch eingedrungen ist. Oft bildet ein Myzel auf beiden Seiten des Blattes ein Sporenlager in der Weise, daß ein unterseitiges und ein oberseitiges einander genau gegenüberstehen. Dies wurde auch bei Arten beobachtet, die nur auf der Unterseite Spaltöffnungen haben, z. B. bei *Uromyces Fabae* auf *Vicia dumetorum* und *Lathyrus vernus*, bei *Urom. Valerianae* auf *Valeriana dioica*. Außerdem wurden aber bei diesen Arten auch isoliert stehende selbständige Sporenlager auf der Oberseite gefunden, die nur einer Infektion durch eine unterseitige Spaltöffnung entsprungen sein konnten. Das gleiche wurde auch für *Puccinia Senecionis* auf *Senecio Fuchsii* festgestellt, eine Art, die außer den Teleutosporen nur Aecidien besitzt. Es konnte auch wiederholt bei den genannten Arten mitten unter einem oberseitigen Sporenlager eine Spaltöffnung auf der anderen Seite des Blattes nachgewiesen werden.

Endlich ist noch auf vereinzelte Arten hinzuweisen, die als Ausnahmen von der Regel zu betrachten sind, bei denen nämlich Teleutosporenlager stets unter den Spaltöffnungen ausgebildet werden, obwohl

der infizierende Keim[schlauch durch diese nicht eingedrungen ist. Aus der Flora Europas sind mir zwei Fälle dieser Art bekannt. Der eine ist *Puccinia Gladioli* auf Gladiolus-Arten, eine Mikropuccinia, bei der also die Infektion nicht durch die Spaltöffnungen hindurch erfolgt. Die Sporenlager dieses Pilzes befinden sich in den weiten Atemhöhlen der Nährpflanze. Sie sind von gegenseitig verwachsenen braunen Paraphysen dicht umschlossen, und zahlreiche solche Einzellager sind zu einem krustenförmigen Gesamtlager von beträchtlicher Ausdehnung vereinigt. Es ist also der ganze Komplex durch die Paraphysen in eine große Anzahl kleiner Fächer geteilt, in denen die Sporen gebildet werden und deren jedes mit seiner Scheitelöffnung unter einer Spaltöffnung liegt. Ebenso ist die Art des Auftretens bei *Puccinia Sonchi* auf Sonchus-Arten. Diese besitzt zwar eine Uredo, aber es ist nicht jedes Einzellager auf eine besondere Uredoinfektion zurückzuführen. Es scheint, daß das substomatäre Auftreten dieser Arten mit der eigentümlichen Bildung von Paraphysengehäusen in ursächlichem Zusammenhang steht. Eine ebensolche Art des Auftretens ohne Paraphysen ist mir von europäischen Arten nicht bekannt, sie kommt aber vor bei der in Südafrika heimischen *Puccinia Satyrii* Syd. auf *Satyrium carneum*.

Es erübrigt sich noch, die Arten, die nur Teleutosporen besitzen, einer kurzen Betrachtung zu unterziehen. Diese werden nach dem Vorgange J. Schroeters in zwei biologische Gruppen verteilt, in Leptoformen mit sofort keimenden Sporen und Mikroformen, deren Sporen erst nach einer längeren Ruhepause keimen. Daß die Trennung der beiden Gruppen keine scharfe ist, daß es Mikroformen gibt (wie z. B. *Uromyces Scillarum* auf *Scilla* und *Muscari*, *Urom. flectens* auf *Trifolium repens*, *Puccinia Saxifragae* auf *Saxifraga granulata*), bei denen ein Teil der Sporen sofort nach ihrer Entstehung zu keimen vermag, ist für unsere Betrachtung ohne Belang, wenn wir uns auf die typischen Formen beschränken.

Da ist nun vor allem festzustellen, daß dieser biologischen Verschiedenheit auch eine Verschiedenheit in der Verteilung der Sporenlager entspricht. Die Sporenlager der Leptoformen brechen ausschließlich auf der Unterseite der Blätter hervor, natürlich ganz unabhängig von der Verteilung der Spaltöffnungen. (Man vergleiche in unserer Tabelle Nr. 67—74.) Der einzige Fall, in dem wir daneben eine nicht ganz spärliche Entwicklung oberseitiger Lager beobachteten (bei *Puccinia Asteris* auf *Aster Tripolium*) betrifft Exemplare, die in später Jahreszeit in einer überaus üppigen Entwicklung angetroffen worden waren. Es ist aber eine bekannte Tatsache und von Grebelsky ausdrücklich hervorgehoben worden, daß bei sehr starker Infektion und in einem vorgerückten Stadium der Entwicklung mitunter Sporenlager auch auf der Oberseite hervorbrechen bei Arten, die sonst streng unterseitig sind. Diese oberseitigen Lager befinden sich stets an Myzelien, die an derselben Stelle des Blattes bereits unterseitige Lager hervorgebracht haben.

Bei den Mikroformen (vergl. Nr. 39—46 und 75—92 unserer Tabelle) ist meist eine Bevorzugung der Unterseite unverkennbar. Aber nur ein geringer Teil der Arten ist ganz auf diese Seite beschränkt, die meisten bilden daneben an denselben Myzelien auch oberseitige Lager in mehr oder minder reichlicher Menge aus. Es wurde schon erwähnt, daß bei *Puccinia asarina* oberseitige und unterseitige Lager in gleicher Menge vorhanden sind, und bei *Pucc. Adoxae* der Pilzbefall auf der Oberseite reichlicher zum Ausbruch kommt als auf der Unterseite der Blätter. Endlich sei auch auf solche Arten wie *Puccinia Ribis* und *Pucc. Atragenes* verwiesen, die nur auf der Blattoberseite ihre Sporenlager entwickeln.

Aus diesen Betrachtungen ziehen wir den Schluß, daß bei der Herausbildung der Arten sich biologische Einflüsse in der Verteilung des Sporenlagers ausgewirkt haben. Zu dieser Auffassung gelangt man auch, wenn man diejenigen Arten zusammenstellt, die ihre Sporenlager ausschließlich oder vorwiegend auf der Oberseite der Blätter bilden. Im Bereich der europäischen Flora sind dies die folgenden: *Puccinia Ribis* auf verschiedenen Ribes-Arten, *Pucc. Atragenes* auf Atragene alpina, *Pucc. de Baryana* auf Anemone silvestris, alpina u. a., *Pucc. Soldanellae* auf Soldanella-Arten, *Pucc. Pazschkei* auf Saxifraga elatior, *Pucc. Sweetiae* auf Sweetia perennis, obtusa und cognata, *Pucc. Gentianae* auf Gentiana-Arten, *Pucc. Oederi* auf Pedicularis Oederi, *Pucc. alpestris* auf Crepis alpestris, *Pucc. Crepidis pygmaeae* auf Crepis pygmaea, *Uromyces Aconiti-Lycoctoni* auf Aconitum Lycoctonum, *Urom. apiosporus* auf Primula minima, *U. Primulae-integrifoliae* auf Primula integrifolia, *U. Primulae* auf Primula hirsuta und viscosa, *U. Auriculae* auf Primula Auricula, *U. ovirensis* auf Primula Wulfeniana, *U. Hedyssari obscuri* auf Hedyssarum obscurum. Es sind das also Pilze auf sehr verschiedenartigen Nährpflanzen und auch mit ganz verschiedener Entwicklung. Manche von ihnen besitzen nur Teleutosporen, andere auch Aecidien, noch andere außerdem eine Uredogeneration. Die einzige gemeinsame Besonderheit dieser Arten ist die, daß sie sämtlich, die meisten von ihnen sogar ausschließlich der nordisch-alpinen Region angehören. Daraus möchten wir den Schluß ziehen, daß es einer der klimatischen Faktoren, die das alpine Klima bedingen, oder ein Zusammenwirken mehrerer solcher Faktoren gewesen ist, was bei diesen Arten dazu geführt hat, die Ausbildung der Sporenlager mehr oder weniger vollständig auf die Oberseite der Blätter zu beschränken. Wir schließen hier noch *Xenodochus carbonarius* auf Sanguisorba officinalis an, die einzige Phragmidiee, bei der oberseitige Teleutosporenlager eben so reichlich vorkommen wie unterseitige, obwohl die Blattoberseite der Nährpflanze von Spaltöffnungen frei ist. Ich habe diesen Pilz immer nur an mehr oder weniger moorigen Standorten gefunden, nie auf anderen feuchten Wiesen, auf denen der Wiesenknopf häufig und meist massenhaft auftritt. Mir scheint auch hier ein Einfluß des

Standortes vorzuliegen, ebenso bei zwei anderen, zu den Melampsoraceen gehörigen Moorbewohnern mit ausschließlich oberseitigen Uredolagern. Es sind dies *Chrysomyxa Empetri* auf *Empetrum nigrum* und die in Alaska, Canada und Grönland lebende *Chrysomyxa ledicola* auf *Ledum latifolium*. Auf diese beiden Arten hat schon Ed. Fischer in seinen Mykol. Beiträgen Nr. 4 aufmerksam gemacht und darauf hingewiesen, daß in diesen beiden Fällen die Blattoberseite der Nährpflanze keine Spaltöffnungen trägt, und hervorgehoben, daß die mit *Chr. ledicola* nahe verwandte *Chr. Ledi*, die auf *Ledum palustre* in Europa weit verbreitet ist, ihre Sporenlager auf der Unterseite der Blätter ausbildet.

Wenn wir nun vom biologischen bzw. ökologischen Standpunkt aus den oben dargelegten Unterschied des Auftretens zwischen Leptoformen und Mikroformen ins Auge fassen, so leuchtet sofort ein, daß für die Arten, deren Sporen ohne Ruhepause keimen, die unterseitige Stellung der Sporenlager entschieden von Vorteil ist. Bekanntlich werden die Sporidien der Uredineen, sobald ihre Bildung vollendet ist, durch einen Spritzmechanismus von ihrem Sterigma gewaltig fortgeschleudert. Die Höhe, zu der sie sich dabei von einer horizontalen Unterlage erheben würden, beträgt aber nur einen Bruchteil eines Millimeters, für kleinere Sporidien, wie sie die meisten Arten von *Puccinia* haben, etwa 0,3 mm, für größere, wie sie bei *Puccinia Buxi* und *Coleosporium* vorkommen, wenig über 0,4 mm. Es würde also nur in stark bewegter Luft damit zu rechnen sein, daß diese Sporidien auf eine andere Pflanze gelangen und damit zur Ausbreitung des Pilzes beitragen könnten. Durch die unterseitige Stellung der Sporenlager gelangen sie aber in die freie Luft und können bei ihrem geringen Gewicht auch durch die leiseste Luftbewegung weit fortgeführt werden.

In Einklang mit der hier dargelegten Auffassung stehen die Verhältnisse, die wir in der Gattung *Coleosporium* vorfinden. Alle Arten dieser Gattung haben Teleutosporen, die alsbald nach der Reife ohne vorherige Ruheperiode keimen, und bei allen sind deren Lager streng an die Unterseite der Blätter gebunden. Die Teleutogeneration hat bei ihnen sogar die Uredo gewissermaßen mit sich gezogen, denn auch diese Sporenform ist selbst auf den Nährpflanzen, die oberseitige Spaltöffnungen haben, zumeist ganz auf die Blattunterseite beschränkt und nur ganz vereinzelt bei massenhaftem Befall auch auf der Oberseite zu finden. Für *Coleosporium* ist die Gewährleistung einer Verbreitung der Sporidien auf größere Entfernungen eine Lebensnotwendigkeit, weil sie nur auf Kiefern sich weiter zu entwickeln vermögen und nicht auf der Pflanze, auf der sie gebildet wurden.

Noch für eine ganz andere Gruppe von Arten ist eine solche Bevorzugung der Blattunterseite zu erwähnen, nämlich für die Arten mit perennierenden Myzelien. Von den in unserer Tabelle genannten ist nur eine der hierher gehörenden Arten, nämlich *Puccinia Thlaspeos*,

eine Leptoform, für die also das unterseitige Auftreten durch unsere obigen Betrachtungen seine Erklärung finden könnte, die meisten sind Mikroformen (*Uromyces Phyteumatum*, *Urom. scutellatus*, *Urom. exavatus* sowie verwandte Arten auf *Euphorbia*, *Puccinia Betonicae*, *Tranzschelia fusca* und andere Arten dieser Gattung), bei einigen anderen, nämlich bei *Puccinia suaveolens* und *Trachyspora Aldhimillae*, ist es die Uredoform, deren Myzelien perennieren. Es sei auch erwähnt, daß bei einem Teil dieser Arten oberseitige Sporenlager in geringer Zahl nicht gerade selten sind, aber sie kommen kaum in Betracht gegenüber der üppigen Entwicklung auf der Unterseite. Vielleicht darf man sich die Vorstellung bilden, daß in dem heranwachsenden Blatte das locker gefügte und stärker durchlüftete Schwammparenchym der Blattunterseite dem Myzel eine bessere Gelegenheit bietet, sich reichlich zu entwickeln, als das dichtere Palisadengewebe der Oberseite.

Dieselben Verhältnisse, wie wir sie eben für eine Anzahl von Pucciniaceen feststellten, treffen wir auch bei *Melampsorella Symphyti* an. Auch hier treten an einem perennierenden Myzel die Uredolager und ebenso die nur selten gebildeten Teleutolager nur auf der Unterseite der Blätter auf, und auch hier stehen die ersteren in keiner engeren Beziehung zu den Spaltöffnungen. Auffallenderweise verhält sich die andere Art der Gattung *Melampsorella*, nämlich *M. Caryophyllacearum* gerade entgegengesetzt: hier sind die Uredolager auf beide Seiten der Blätter verteilt und werden, wie oben dargelegt wurde, stets unter einer Spaltöffnung angelegt. Wir sehen also, daß die individuelle Entwicklung mancher Arten ihre eigenen, von den nächstverwandten Arten abweichenden Wege gegangen ist.

Dies ist auch der Fall bei *Melampsorella vernalis* auf *Saxifraga granulata*. Das Myzel der Teleutosporengeneration ist hier lokalisiert und überwintert nicht in der Nährpflanze, wie bei den vorigen Arten die Uredo, aber es erstreckt sich meist über eine größere Fläche, die nicht selten einen Durchmesser von 1—2 cm hat. Wie bei *Melampsorella Caryophyllacearum* erfolgt nur an den Stellen, wo es auf eine Spaltöffnung trifft, die Anlegung eines Sporenlagers. Die Äste des Myzels wachsen auf die Spaltöffnung zu, um sich dort reichlich zu verzweigen und zur Bildung von Sporen zu schreiten.

Was schließlich die Verteilung der Teleutosporenlager bei den Melampsoraceen betrifft, so ist zunächst zu erwähnen, daß diese außer bei *Coleosporium* auch in den anderen Gattungen mit sofort keimenden Teleutosporen auf der Unterseite der Blätter auftreten. Es sind dies die Gattungen *Hyalospora*, *Melampsorella*, *Cronartium* und *Chrysomyxa*. Im übrigen stimmt — soweit es sich nicht um Arten mit intracellularen oder subcuticularen Teleutosporen handelt — die Verteilung der Teleutolager in der Hauptsache mit derjenigen der Spaltöffnungen überein. Bei den Melampsoren der Pappeln und Weiden kommen oberseitige Teleutolager nur da vor, wo auch die Blätter der Nährpflanze oberseitige Spaltöffnungen besitzen. Allerdings

besteht nicht ein genauer Parallelismus zwischen beiden, denn sonst müßte die Verteilung der Uredolager und der Teleutolager die gleiche sein. Das ist aber nicht der Fall, es wird vielmehr bei manchen Arten (*Melampsora Larici-populina* u. a.) von der Uredo die Unterseite, von der Teleutogeneration die Oberseite der Blätter bevorzugt.

Es wurden oben eine Anzahl von Melampsoraceen namhaft gemacht, bei denen an kleineren, vereinzelt stehenden Teleutolagern die substomatäre Entstehungsweise stets nachweisbar ist. Wie bei den Pucciniaceen so ist diese gegenseitige Beziehung vermutlich auch hier dadurch bedingt, daß durch die betreffende Spaltöffnung bei der Infektion der Keim Schlauch eingedrungen ist. (Eine Ausnahme bildet allerdings *Melampsora vernalis*, deren Verhältnisse oben dargelegt wurden). Zumeist entstehen aber im Umkreis eines solchen Lagers noch andere an demselben Myzel, und diesen fehlt dann — wie bei den Pucciniaceen — die Beziehung zu einer Spaltöffnung. Dies ist u. a. der Fall bei *Melampsorium* und *Coleosporium*. Häufig ist es auch ein Uredolager, an das sich diese nicht substomatären Teleutolager seitlich anschließen. So bei *Pucciniastrum*, *Melampsora Euphorbiae* u. a. In diesem gruppenweisen Auftreten ist vermutlich auch der Grund dafür zu sehen, daß es uns bei einigen Arten von *Melampsora* nicht gelang, substomatäre Teleutosporenlager aufzufinden und auch bei *Hyalopsora* Uredolager nur ganz vereinzelt unter einer Spaltöffnung angetroffen wurden. Man wird aber außerdem damit rechnen müssen, daß ein solches Myzel von größerer Ausdehnung nicht immer an der Stelle, wo der Keim Schlauch eingedrungen ist, ein Sporenlager hervorbringt, und somit die substomatären Lager ganz fehlen können. —

Bei unseren Betrachtungen haben wir die Verteilung der Aecidien unberücksichtigt gelassen. Eine Beziehung zu den Spaltöffnungen kommt für sie kaum in Frage. Ihre Beschränkung auf die Blattunterseite bei den Arten mit perennierendem Aecidienmyzel ist wohl auf dieselben Einflüsse zurückzuführen, die für die Arten mit perennierendem Uredo- resp. Teleutosporenmyzel in Betracht kommen. Die auch sonst stark hervortretende Bevorzugung der Blattunterseite oder ihre Beschränkung auf diese hat offenbar ihren Grund darin, daß den Aecidiosporen nur auf diese Weise die Möglichkeit einer weiten Verbreitung gesichert ist. —

Wir sind in unseren Betrachtungen also hinsichtlich der Beziehungen der Sporenlager zu den Spaltöffnungen zu einer Ansicht gelangt, die von der in der Grebelskyjchen Arbeit niedergelegten wesentlich abweicht. Es heißt dort (S. 662): „Für die Fälle, wo die Sporenlager unter den Stomata entstehen, müßte nun noch untersucht werden, welches die Faktoren sind, die den Pilz veranlassen, die Stomata aufzusuchen Wenn man in dieser Richtung Vermutungen aussprechen will, so würde man am ehesten an negativen Hydrotropismus denken, oder daran, daß die Sporenlager nur an den Stellen

entstehen, wo ihnen eine reichlichere Sauerstoffzufuhr zu Gebote steht.“ Hier ist also die Auffassung vertreten, daß das Myzel die Spaltöffnungen von innen her zum Zwecke der Sporenbildung aufsucht. Nach unserem Dafürhalten ist es aber ein durch chemotropische Einflüsse geregeltes Aufsuchen der Spaltöffnungen von außen her, welches die Beziehungen der Sporenlager zu den Spaltöffnungen bestimmt. Nur ganz wenige Arten machen davon eine Ausnahme.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Für die Verteilung der Sporenlager der Uredineen auf ihren Nährpflanzen ist in erster Linie die Art der Infektion maßgebend.

Unter einer Spaltöffnung entstehen Sporenlager in der Regel nur dann, wenn der Keimschlauch durch diese selbst eingedrungen ist, also nur nach einer Infektion durch Uredo- oder Aecidiosporen. Infolgedessen stimmt auch nur bei diesen Arten die Verteilung der Sporenlager mit derjenigen der Spaltöffnungen überein.

Sporenlager, die einer Sporidieninfektion entsprungen sind, also diejenigen der Mikro- und Leptoformen, sodann aber auch solche, die an einem Myzel von größerer Ausdehnung gebildet werden, zeigen in der Regel keine Beziehung zu den Spaltöffnungen. Ausnahmen sind die Uredo von *Melampsorella Caryophyllacearum*, die Teleutolager von *Melampsora vernalis* und einiger Arten von *Puccinia*, die trotz der größeren Ausdehnung ihres Myzels stets substomatär auftreten.

Für die Verteilung der Sporenlager sind außerdem offenbar biologische bzw. ökologische Einflüsse maßgebend oder bei der Herausbildung der betreffenden Arten maßgebend gewesen. Hierdurch erklärt sich der Unterschied im Auftreten der Lepto- und Mikroformen sowie die ausschließlich unterseitige Bildung der Teleutosporenlager in den Gattungen der Melampsoraceen, welche sofort keimende Teleutosporen besitzen.

Unter den Pucciniaceen sind die Arten mit ausschließlich oder vorwiegend oberseitigen Sporenlagern vorzugsweise Bewohner der alpinen und nordischen Gebiete. Einige andere solche Arten werden auch an moorigen Standorten gefunden.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresbericht des Vereins für Naturkunde zu Zwickau i.S.](#)

Jahr/Year: 1926-1928

Band/Volume: [1926-1928](#)

Autor(en)/Author(s): Dietel Paul

Artikel/Article: [Ueber die Stellung der Sporenlager der Uredineen, insbesond. ihr Verhältnis zu den Spaltöffnungen ihrer Nährpflanzen 21-40](#)