

Über *Urocystis Anemones* (Pers.) Winter.

Von

Hans Kniep.

Mit Tafel III.

Über den Entwicklungsgang von *Urocystis Anemones* gibt es in der Literatur zahlreiche Angaben, die jedoch nur zum Teil miteinander übereinstimmen. Der Pilz schmarotzt ausschließlich auf Ranunculaceen und erzeugt dort auf Blattspreiten, Blattstielen, Blütenstielen und Stengeln charakteristische Anschwellungen, die bei der Sporenreife aufspringen, wodurch das Verstäuben der Sporen ermöglicht wird. Über die Wirtspflanzen finden sich u. a. Angaben bei Fischer von Waldheim (1870, S. 107 und 1877, S. 40), Winter (1884, S. 123), Schröter (1889, S. 280), Plowright (1889, S. 288), Clinton (1904, S. 448), Schellenberg (1911, S. 145), Lindau (1914, S. 58). Saccardo (1888, S. 518 und 1905, S. 492) enthält Zusammenstellungen darüber. Da der Pilz früher ohne Zweifel mit ihm nahestehenden Arten zusammengeworfen worden ist, so ist es kaum möglich, eine genaue Aufzählung der Wirte zu geben, auf denen er vorkommt. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben, will ich hier nur diejenigen Wirte nennen, die sicher zu *Urocystis Anemones* in seiner gegenwärtigen Umgrenzung gehören. Es sind das:

Aconitum Lycoctonum L., *Napellus* L.

Adonis vernalis L.

Anemone caroliniana Torr. & Gray.¹⁾ *coronaria* L., *japonica* Sieb. & Zucc., *narcissiflora* L., *nemorosa* L., *montana* Hoppe, *palmata* L., *pennsylvanica* L., *ranunculoides* L., *silvestris* L., *thalictroides* Spach, *virginiana* L.

¹⁾ Es ist nicht ganz sicher, ob diese Autorenbezeichnung richtig ist. Clinton, dem die Angabe entnommen ist, gibt keinen Autor an.

Atragene alpina L.

Barneoudia major Phil.

Eranthis hiemalis Salisb.

Ficaria ranunculoides Moench.

Helleborus viridis L.

Hepatica acutiloba DC., *triloba* Gil.

Pulsatilla patens Miller, *vernalis* Miller, *vulgaris* Miller.

Ranunculus auricomus L., *bulbosus* L., *creticus* L., *fascicularis* Muhl., *lanuginosus* L., *montanus* Willd., *repens* L., *rupestris* Guss.¹, *sardous* Crtz.

Trollius europaeus L.

Keimungsversuche sind m. W. bisher nur mit Sporen von einigen *Ranunculus*-arten und von *Anemone nemorosa* gemacht worden. Der erste, der die Keimung des Pilzes beobachtet hat, ist wohl Fischer von Waldheim (1870, S. 124) gewesen. Sein Material stammte von einigen nicht näher bezeichneten *Ranunculus*-arten. Er beschreibt das Austreiben des Promyzelschlauches in Wasser und gibt an, daß der Keimungsmodus verschieden ist, je nachdem die Keimung in einer sehr dünnen Wasserschicht stattfindet, so daß die auskeimenden Promyzelien mit der Luft in Berührung kommen, oder unter Wasser erfolgt. Im ersteren Falle wurden an der Spitze des Myzelschlauches drei bis vier Quirläste (»Sporidien«) beobachtet, die mit der Zeit vakuolig werden und schließlich zugrunde gehen. Im zweiten Falle »entsteht ebenfalls ein Promyzelium, welches aber keine Sporidien bildet; es verlängert sich unmittelbar oder teilt sich, jedoch seltener, in zwei ebenfalls lang werdende Äste«.

Weitere Angaben über die Keimung sind enthalten in den Arbeiten von Plowright (1889, S. 94), Oudemans (1892, S. 615), Brefeld (1895, S. 176), Schellenberg (1911, S. 143), Paravicini (1917, S. 80f.). Bei Oudemans (1892, S. 615) findet sich die Angabe, daß die »Sporidien« kopulieren können, ohne daß dieser Vorgang näher beschrieben wird. Oudemans stützt sich dabei wohl nicht auf eigene Beobachtungen, sondern auf eine Angabe Plowrights (1889, S. 94). In seiner Monographie der britischen Uredineen und Ustilagineen beschreibt Plowright unter Bezug-

¹) Nach Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord. 1919. 10, 130. (Anmerkung bei der Korrektur.)

nahme auf die Beobachtungen Fischer von Waldheims die Keimung von *Urocystis Anemones*. Von Kopulation ist dabei nicht die Rede. Plowright bezieht sich jedoch auf drei Abbildungen, deren eine freie, vom Promyzel losgelöste konjugierende Sporidien darstellt. In der Tafelerklärung (Taf. VII, Fig. 32) steht bei dieser Figur: »Two promycelial spores . . . conjugating«. Das Bild ähnelt sehr der Sporidienkopulation von *Ustilago Tragopogonis* oder *violacea*. Obwohl diese Beobachtung von den Angaben Fischer von Waldheims abweicht, wird das nicht ausdrücklich hervorgehoben.

Von späteren Beobachtern ist eine solche Sporidienkopulation nicht wieder gesehen worden; auch ich habe, wie vorgreifend bemerkt sei, keine Bilder zu Gesicht bekommen, die mit Plowrights zitierter Figur übereinstimmen, so daß ich annehmen möchte, daß Plowrights Figur auf einem Irrtum beruht.

Brefeld, dessen Material von *Ranunculus sardous* stammt, hat auch das »Quirlköpfchen« am apikalen Ende des Promyzel-schlauches beobachtet. Die Arme desselben sah er sich schnell verlängern und schließlich in der gleichen Weise auswachsen und als sterile, d. h. keine Konidien produzierende Fäden endigen, wie bei *Urocystis occulta*. Bei diesem Pilz hebt Brefeld ausdrücklich hervor, daß die Quirläste niemals abfallen, was auch mit Wolffs (1874) Beobachtungen an *Urocystis occulta* übereinstimmt.

Schellenberg bildet einige Keimungsstadien ab (1911, S. 144) und hebt die Übereinstimmung der von ihm gesehenen Vorgänge mit den Beobachtungen Brefelds hervor.

Paravicini (1917) hat die Keimung von Material, das auf *Anemone nemorosa* gewachsen war, untersucht und als erster die zytologischen Verhältnisse berücksichtigt. Er beschreibt den Vorgang folgendermaßen (S. 81): »Die Keimung erfolgt nicht sofort, sondern, wie Brefeld konstatiert hat, erst, nachdem das Sporenmaterial im Freien überwintert war. Dabei reißt die Sporenmembran auf und es bildet sich ein kurzes, dickes Promyzel, das an der Spitze keine Konidien, sondern lange Myzelfäden abschnürt, die aus nur wenigen Gliedern bestehen. Sie enthalten je nur einen Kern. Sie fallen leicht ab und wachsen in die Länge. Die Kopulation war nur schwer zu beobachten. Sie findet in der Weise statt, daß zwischen

zwei benachbarten Zellen die Zwischenwand teilweise verschwindet und nur der Kern samt Protoplasmanasse aus einer Zelle in die andere wandert. Die von uns gemessenen zweikernigen Glieder besitzen im Mittel eine Größe von 13,6 bis 4,8 μ . Sie strecken sich und wachsen zu langen Myzelfäden mit zweikernigen Gliedern aus. Wahrscheinlich sind auch noch andere Formen der Kopulation vorhanden, die sich aber bei dem nur schwer zu kultivierenden Pilz bisher noch der Beobachtung entzogen haben.«

Vergleichen wir die Darstellung und die von Paravicini gegebenen Bilder mit dem, was die anderen Autoren berichten und abbilden, so zeigen sich verschiedene Abweichungen. Bemerkenswert ist vor allem die Angabe, daß die Myzelfäden, die an der Spitze des Promyzels stehen, leicht abfallen, was im Gegensatz zu Brefelds Beobachtungen steht, der ausdrücklich betont, daß ein solches Abfallen der Quirläste niemals stattfindet. Die Paarkernigkeit kommt nach Paravicini ohne Beteiligung von Kopulationsschläuchen zustande.

Die anderen Autoren haben das Verhalten der Kerne nicht untersucht, geben aber (abgesehen von Plowright, dessen Angabe oben erwähnt ist) auch nichts über das Vorhandensein von Kopulationsschläuchen an, so daß man in diesem Punkte wohl Übereinstimmung annehmen darf. Wir werden gleich sehen, daß dessenungeachtet typische Kopulationen vorkommen,

Brefeld (1895, S. 176) und Paravicini (1917, S. 80) geben an, daß die Sporen nicht gleich nach der Reife keimen, sondern erst einer Ruhezeit bedürfen. Brefeld bewahrte die Sporen während eines halben Jahres in feuchter Erde auf und hatte dann mit seinem Keimungsversuch Erfolg. Paravicini überwinterte sein Material in Petrischalen. Bei Fischer von Waldheim, Plowright und Schellenberg finden sich keine Angaben über die Dauer einer eventuellen Ruheperiode. Sie gingen von Material anderen Ursprungs aus wie Brefeld und Paravicini (Fischer von Waldheim offenbar von *Ranunculus bulbosus* und *repens*, Schellenberg nur von letzterem; Plowright gibt darüber nichts an). Da die betreffenden Autoren andernfalls wohl eine Bemerkung über Vorhandensein und Dauer einer Ruheperiode gemacht hätten, so liegt die Annahme nahe, daß die Sporen dieser Herkunft sofort keimen. Wenn

das zutrifft, so würde es sich um eine biologisch bemerkenswerte Erscheinung handeln. Ich habe daher erneut Keimungsversuche gemacht und außerdem den Entwicklungsgang des Pilzes unter Berücksichtigung der zytologischen Verhältnisse genauer verfolgt. Dabei hat sich ein von den Angaben Paravicinis abweichender Sachverhalt ergeben.

Außer diesem Teilergebnis, das unsere Kenntnisse vom Entwicklungsgang der Ustilagineen nur im Einzelnen, nicht im Prinzip erweitert, soll hier noch über zwei weitere Fragen kurz berichtet werden. Die eine ist die, ob es möglich ist, eine Ustilaginee unter saprophytischen Bedingungen von der Spore bis zur Spore sich entwickeln zu lassen, was m. W. bisher nicht gelungen ist. Die andere Frage ist, ob *Urocystis Anemones* eine Sammelspecies ist, die in biologische Arten aufgelöst werden muß. Hierüber habe ich allerdings bisher nur wenige orientierende Versuche gemacht.

Ich ging aus von Sporenmaterial, das von *Ranunculus repens* stammte. Auf dieser Pflanze kommt der Pilz in der näheren und weiteren Umgebung Würzburgs an feuchten Standorten nicht selten vor¹. Frisches Sporenmaterial wurde in einem Tropfen destillierten Wassers auf dem Objektträger ausgesät und keimte nach einem oder wenigen Tagen. Das Verhalten war zwar öfter etwas launisch; stets konnte man jedoch bei Sporen, die den reifen Infektionsbeulen entnommen und sofort ausgesät worden waren, zu einem hohen Prozentsatz Keimung beobachten. Zur Vermeidung von Verdunstung wurden die Objektträgerkulturen im feuchten Raume aufbewahrt. War das gewünschte Entwicklungsstadium erreicht, so wurde durch Zusatz einiger Tropfen Flemmingscher Flüssigkeit zu dem Wassertropfen, in dem sich die Keimlinge befanden, und schnelles Vermischen derselben mit dem Wasser fixiert. Die Herstellung gut gefärbter Dauerpräparate begegnet der Schwierigkeit, daß während der verschiedenen Prozeduren, denen die Keimlinge zu diesem Zweck unterworfen werden müssen, ein großer Teil

¹) Ich sammelte ihn im Zeller Wald bei Würzburg, bei Veitshöchheim a. M., unweit Massenbuch bei Gemünden, im Klosterforst bei Kitzingen, bei Grettstadt unweit Schweinfurt, am Altenburger Haus bei Kissingen.

derselben verloren geht. Besonders beim Differenzieren mit Eisenaalaun (die Präparate wurden nach der Heidenhainschen Hämatoxylinmethode gefärbt) und beim Entwässern mit Alkohol ist die Gefahr, daß alles Material wegschwimmt oder an dem absaugenden Filtrierpapier haften bleibt, groß, und es bedarf äußerster Vorsicht, um einige Keimlinge in den Kanadabalsam hinüberzuretten. Ich suchte daher nach einer Methode, um die Keimlinge am Objektträger zu befestigen und fand sie in Folgendem: Nachdem die Fixierflüssigkeit wenige Minuten eingewirkt hatte, wurde sie vorsichtig mit Fließpapier abgesaugt. Mehrmaliges Nachspülen mit Wasser zum Auswaschen der Fixierflüssigkeit gelingt bei einiger Übung leicht, ohne daß Keimlinge in größerer Menge verloren gehn. Das Wasser wird nun möglichst gut abgesaugt, so, daß nur noch eine ganz dünne Flüssigkeitsschicht den Objektträger da bedeckt, wo die Keimlinge liegen. Nunmehr wird der Objektträger schnell in eine mit wasserfreiem Äther gefüllte Petrischale gelegt. Dort wird er unter häufiger Bewegung so lange belassen, bis die dünne Wasserschicht durch Äther ersetzt ist und die Keimlinge mit Äther durchtränkt sind. Das ist in wenigen Minuten der Fall. Auffallenderweise verändern unter diesen Umständen die Keimlinge, auch wenn der Objektträger stark bewegt wird, ihre Lage nicht. Sie haften auf dem Objektträger fest, lösen sich aber sofort ab und schwimmen weg, wenn man versucht, den Äther durch Alkohol zu ersetzen. Bemerkenswert ist, daß durch das plötzliche Übertragen in Äther das zarte Plasma der Keimschläuche keine nachteilige Veränderung erfährt. Auch die Kerne haben bei der nachfolgenden Färbung ein ganz normales Aussehn, vorausgesetzt, daß Eintrocknen vermieden wird. Nur die Sporenmembran weist gelegentlich Deformationen infolge Schrumpfung auf, besonders die die Hauptspore umgebenden Nebensporen sind gewöhnlich etwas geschrumpft. Da es mir jedoch in erster Linie auf die Fixierung und Färbung der lebenden Elemente ankam (die Nebensporen haben keinen lebenden Inhalt), so hat das weniger zu sagen. — Um nun das nachträgliche Abschwimmen der Keimlinge zu vermeiden und ihre Weiterbehandlung zu ermöglichen, wurden sie vom Äther in ein Gemisch von gleichen Teilen Äther und absoluten Alkohol,

in dem etwa 0,2⁰/₀ Zelloidin gelöst ist, übertragen. Nach dem Herausnehmen aus diesem Gemisch läßt man das Präparat abtropfen und wartet so lange bis es von den Rändern her zu trocknen beginnt. Auch hier ist ein völliges Eintrocknen zu vermeiden. Man bringt nun den Objektträger in 96proz. Alkohol, von da über 70proz. und 40proz. in destilliertes Wasser. Der Objektträger ist jetzt von einer dünnen Zelloidinschicht überzogen, die Keimlinge haften infolgedessen fest und jede Gefahr des Abschwimmens ist beseitigt, ohne daß die Färbefähigkeit gelitten hätte. Für das Gelingen guter Färbungen ist es wesentlich, daß die Zeiten des Aufenthalts in der Beize und im Hämatoxylin richtig gewählt sind. Ich behandelte die Präparate eine Stunde lang mit Eisenalaun und färbte ebenfalls eine Stunde. So erhielt ich wesentlich bessere Ergebnisse als wenn ich beide Flüssigkeiten mehrere Stunden oder gar $\frac{1}{2}$ bis 1 Tag einwirken ließ. Wird die Differenzierung im rechten Augenblick unterbrochen, so heben sich die Kerne, deren Nucleolus tief schwarz gefärbt ist, scharf von dem schwach grau gefärbten Plasma ab.

Ich will noch bemerken, daß die beschriebene Äther-Zelloidinbehandlung keineswegs für alle Objekte gleich gut geeignet ist. Verschiedene andere Pilze, die ich daraufhin geprüft habe, ergaben kein befriedigendes Resultat. Für *Urocystis* ist die Methode aber jedenfalls sehr geeignet.

Die junge Hauptsore enthält bekanntlich zwei Kerne, die zum Zygotenkern verschmelzen (s. Paravicini 1917 S. 81, dessen Angaben ich bestätigen kann). Bei der Keimung teilt sich dieser Zygotenkern, offenbar unter Reduktion der Chromosomenzahl. Der Prozeß selbst ist von mir nicht beobachtet worden. Infolge der dunkelbraunen, fast undurchsichtigen Beschaffenheit der Spore besteht auch wenig Aussicht, bei diesem Objekt die Einzelheiten der Reduktionsteilung verfolgen zu können, ganz abgesehen von der Kleinheit der Kerne, die eine Chromosomenzählung von vornherein wenig aussichtsreich erscheinen läßt. Jedenfalls ist das Ergebnis, daß vier Kerne gebildet werden, die ziemlich lange in der Spore liegen bleiben, auch dann noch dort sind, wenn der Keimschlauch bereits ausgesproßt ist und sich verzweigt hat. In günstigen Fällen, wenn die Sporen-

membran nicht gar zu dunkel ist, gelingt es, diese vier Kerne in der Spore zu sehen. Ein solcher Fall ist in Fig. 1 abgebildet. Wir sehen da zugleich, wie der mit homogenem Plasma gefüllte Keimschlauch an der Spitze eine Dreiteilung erfahren hat. Dieser Entwicklungsgang ist der häufigste. Nicht selten kommt es aber auch vor, daß an Stelle der drei Wirteläste vier auftreten. Ich beschränke mich hier auf die Schilderung der wesentlichsten Züge des normalen Entwicklungsganges. Das Stadium, welches auf das Fig. 1 abgebildete folgt, ist in Fig. 2 dargestellt. Wir sehen, daß drei der Kerne die Spore verlassen haben und in die Wirteläste gewandert sind. Wenn das geschehen ist, dann grenzen sich diese durch Querwände an ihrer Ursprungsstelle von dem ursprünglichen Promyzelschlauch (der von nun an Wirtelstiel genannt werden möge) ab. So sind also drei einkernige Wirtelzellen abgegliedert; der Raum der Spore und der Wirtelstiel, die beide in offener Verbindung stehen, bilden die vierte Zelle. Letztere enthält also den vierten Kern, der bald in den Stiel überwandert und dort zunächst liegen bleibt. Wenn vier Wirteläste gebildet werden, dann verteilen sich die vier Kerne auf diese (s. Fig. 5). Sie trennen sich ebenfalls durch Wände ab. Spore und Stiel sind dann kernlos; ihr Plasma geht früher oder später zu Grunde.

Nachdem die Kernverteilung und Wandbildung in der geschilderten Weise stattgefunden haben, machen sich die ersten Anzeichen der Kopulation geltend. Sie geht in etwas verschiedener Weise vor sich, jenachdem drei oder vier Quirläste vorhanden sind. Im ersten Fall sehen wir zuerst zwei Quirläste an der Basis kurze, schnabelförmige Auswüchse treiben, die einander berühren (s. Fig. 3) und schließlich unter Auflösung der trennenden Wand einen die beiden Äste verbindenden meist hufeisenförmigen Kopulationskanal bilden (Fig. 4, 7, 8). Der dritte, an dieser Kopulation nicht beteiligte Ast kopuliert nun ganz in derselben Weise mit dem Wirtelstiel (Fig. 7). — Im zweiten Falle, also bei Vorhandensein von vier Quirlästen, beteiligt sich der Wirtelstiel, der hier ja kernlos ist, nicht an der Kopulation. Es entstehen vielmehr zwischen den Wirtelästen an deren Basis zwei Kopulationsbrücken, die diese paarweise verbinden. In Fig. 8 ist eine solche Brücke deutlich zu

schen. Sie ist der Entstehung der anderen vorausgeeilt. In Fig. 6 sind beide Brücken entwickelt. Die untere wird durch die obere verdeckt und ist dadurch in der Zeichnung etwas undeutlicher. So werden durch Ausbildung der je eine offene Kommunikation darstellenden Kopulationsschläuche aus vier einkernigen Zellen zwei zweikernige, gleichgültig, ob drei oder vier Quirläste vorliegen.

Mit der Kopulation sind Kernübertritte verbunden. Es wandert ein Kern durch die Brücke vom einen zum anderen Wirtelast (Fig. 5 und 6) bzw. von dem Wirtelstiel zu einem Wirtelast (Fig. 7). Im letzteren Falle (Verbindung von Wirtelstiel mit einem Wirtelast) wurde nie die umgekehrte Wanderung vom Wirtelast in den Wirtelstiel gesehen. Auf diese Weise entstehen unter allen Umständen zwei Zellen mit je einem Kernpaar (Fig. 8). Wir sehen, daß die Paarkernigkeit prinzipiell ganz in derselben Weise zustande kommt wie etwa bei *Ustilago nuda*, *Scabiosae*, *violacea*, *Tragopogonis*, *Tilletia Triticum* u. a. (vgl. die Arbeiten von Rawitscher und Paravicini). Sie erhält sich nun bis zur Brandsporenbildung. In Übereinstimmung mit Paravicini fand ich in jungen Brandsporen zwei Kerne, die schließlich zum diploiden sekundären Kern verschmelzen.

Nach dem Kernübertritt findet eine bedeutende Streckung der nunmehr zweikernigen Zellen statt. Eine merkliche Vermehrung des plasmatischen Inhalts ist dabei in den Wasserpräparaten nicht zu beobachten. Dieser bleibt an der Spitze der Zelle, in die der zweite Kern eingewandert ist, und rückt beim Streckenwachstum der Membran mit dieser vor. Die Zelle, aus der der Kern ausgewandert ist (also entweder der eine Wirtelast oder der Wirtelstiel) wird dadurch entleert (Fig. 7 und 8). Am basalen Ende des plasmatischen Inhalts einer jeden der beiden zweikernigen Zellen bildet sich eine Querwand. Das Längenwachstum der beiden Zellen schreitet nun schnell fort. Immer rückt das Plasma mit der Spitze mit und wird von Zeit zu Zeit an der Basis durch eine Querwand abgegrenzt. So kommen zwei leere, septierte Fäden zustande, die beide an der Spitze eine zweikernige Zelle tragen. Ich habe den Wachstumsvorgang am lebenden Objekt nicht in seinen einzelnen

Phasen verfolgt, die Bilder machen aber ganz den Eindruck, als läge hier das von Raciborski (1907) für *Basidiobolus* beschriebene Schrittwachstum mit der Diastole und Systole des Plasmas vor. — Allmählich kommt in den Wasserkulturen infolge Nährstoffmangels die Entwicklung zum Stillstand. In geeigneten verdünnten Nährlösungen, z. B. in 0,1% Malzextrakt entwickelt sich das Myzel weiter. Man sieht da nach einigen Wochen dichte Flöckchen auftreten, die aus reich verzweigten und miteinander verflochtenen Hyphen bestehen. Auch hier hat die Mehrzahl der Zellen keinen plasmatischen Inhalt. Die Sporen waren den reifen, kurz vor dem Aufbrechen stehenden Infektionsbeulen entnommen worden und steril in Reagenzröhrchen, die mit etwa 5 ccm Nährlösung gefüllt waren, übertragen worden. In der gleichen Weise steril entnommene Sporen wurden auf einer Gelatineplatte ausgestrichen (3% Malzextrakt, 10% Gelatine). Die hohe Konzentration dieses Nährbodens hatte einen verzögernden Einfluß auf die Keimung. Nach und nach keimten aber eine ganze Reihe Sporen in normaler Weise. Die aus den Quirlästen nach der Kopulation hervorgehenden Hyphen verzweigten sich und zeigten vielfach Anschwellungen, so daß schließlich kleine knäuelartige Körper entstanden. Weitere Stadien wurden auf den Gelatineplatten nicht beobachtet.

Weit günstiger gestaltete sich die Keimung in der 0,1 proz. Malzextraktlösung. Zwar dauert es auch hier mehrere Wochen, bis in den mit wenigen Sporen beimpften Röhrchen das Myzel makroskopisch sichtbar wird¹. Schließlich sieht man aber kleine, helle Myzelflöckchen, die sich allmählich zu etwa linsengroßen Körpern vergrößern. Mit der Vergrößerung geht meist eine Verfärbung parallel. Die Flocken werden graubraun und schließlich dunkelbraun. Eine am 22. Okt. 1917 angelegte Kultur wurde am 5. Dezember untersucht. Das Röhrchen hatte während dieser Zeit im warmen Zimmer gestanden. Es zeigte sich, daß die Braunfärbung des Myzels größtenteils auf die Bildung von

¹) Um die Gewähr zu haben, daß das sich in den Reinkulturen entwickelnde Myzel von den keimenden Brandsporen herrührt und nicht etwa von Myzelbruchstücken, die mit den Sporen den Infektionsbeulen entnommen werden können, ist darauf zu achten, daß die Brandsporen reifen, kurz vor dem Aufbrechen stehenden Beulen, aus denen die Sporen beim Aufbrechen ausstäuben, entnommen werden. Es wurde mikroskopisch kontrolliert, daß diesen Sporen keine Hyphen anhaften.

Brandsporen zurückzuführen war, wenn auch die vegetativen Hyphen z. T. braun verfärbt waren. Die an und für sich nahezu undurchsichtigen Myzelflocken mußten vor der Untersuchung etwas zerzupft werden. Es ergaben sich dann bei schwacher Vergrößerung Bilder wie das Fig. 9 abgebildete. Neben dicht mit plasmatischem Inhalt gefüllten Zellen waren wiederum sehr viele leere vorhanden. Durch reiche Verzweigung und Verschlingung der Hyphen sind die dichten Knäuel entstanden. Viele inhaltreiche Zellen sind angeschwollen, manchmal sieht man diese Gebilde perlschnurartig aneinander gereiht. Aus solch angeschwollenen, sich meist mehrfach teilenden Zellen gehen die Komplexe von Haupt- und Nebensporen hervor. Fig. 9 zeigt eine große Zahl derartiger Sporen, die sich in dem Hyphengewirr ausgegliedert haben. Wie bereits bekannt ist, kommt es in der Natur vor, daß Hauptsporen allein gebildet werden, ohne von Nebensporen umgeben zu sein. Auch in der Kultur begegnen wir solchen Fällen. In Fig. 9 ist z. B. auf der linken Seite etwas oberhalb der Mitte eine solche isolierte Hauptspore zu sehn. Daneben habe ich öfter beobachtet, daß gruppenweise nur (leere) Nebensporen ohne dazugehörige Hauptsporen gebildet werden.

Die in der künstlichen Kultur entstandenen reifen Sporen stimmen mit den in der Nährpflanze erzeugten morphologisch vollständig überein. Als Beweis dafür mögen die Abbildungen 10 und 11 dienen. Beide sind bei gleicher Vergrößerung mit Zeichenapparat gezeichnet. Fig. 10 stellt vier »natürliche«, einer Infektionsbeule von *Ranunculus repens* entnommene Sporen dar; Fig. 11 vier andere, die bei saprophytischer Ernährung in Reinkultur gewonnen worden sind.

Wir ersehen hieraus, daß es ohne Schwierigkeit möglich ist, *Urocystis Anemones* von der Brandspore bis zur Brandspore außerhalb des Wirts bei saprophytischer Ernährung sich entwickeln zu lassen.

M. W. ist das bisher bei keinem anderen Brandpilz gelungen. Am nächsten ist diesem Ziel Brefeld gekommen. Er hat in seinen Nährlösungskulturen bei *Tilletia Tritici* Anschwellungen beobachtet, die höchstwahrscheinlich Jugendstadien von Brandsporen gewesen sind (1883, S. 158 ff.). Dieselben sind jedoch nicht zur vollen Entwicklung gekommen.

Ich will gleich hier bemerken, daß die 0,1 proz. Malzextraktlösung durchaus nicht ein Universalmittel ist, mit dem man etwa jede beliebige Ustilaginee zur Brandsporenbildung bringen könnte. Ich habe verschiedene andere Formen ohne Erfolg daraufhin untersucht. *Ustilago Triticici* (Pers.) Jensen bildet ebenfalls in dieser Lösung Myzelflocken, die zahlreiche, kugelig oder oval angeschwollene, dicht mit Protoplasma gefüllte Zellen neben vielen leeren enthalten. Auch Verfärbungen der Hyphenwände treten auf, doch entstanden weder unter diesen Bedingungen noch in verschieden konzentrierten Dekokten von Weizenähren echte Brandsporen.

Nebenbei habe ich geprüft, welche Konzentration des Malzextrakts die für die Brandsporenbildung von *Urocystis Anemones* günstigste ist. Es wurden zu diesem Zwecke Lösungen in folgenden Konzentrationen hergestellt, in die am 4. Febr. 1918 aus einer Reinkultur kleine Myzelflocken von möglichst gleicher Größe übertragen wurden: 10⁰/₀, 5⁰/₀, 2,5⁰/₀, 1⁰/₀, 0,5⁰/₀, 0,25⁰/₀, 0,1⁰/₀, 0,01⁰/₀. Von jeder Konzentration wurden drei Reagenzglaskulturen angelegt. Die Prüfung am 18. April ergab folgendes:

- 10⁰/₀: kaum merkliches Wachstum. Kleine, braunschwarze kugelige Massen ohne weißflockiges Myzel.
- 5⁰/₀: deutliches, aber sehr schwaches Wachstum. Dunkle Klumpen, an deren Peripherie etwas weißflockiges Myzel.
- 2,5⁰/₀: Wachstum erheblich stärker als bei 5⁰/₀, sonst Bild dasselbe.
- 1,0⁰/₀: Wachstum bedeutend stärker als bei 2,5⁰/₀. Größere, braunschwarze Klumpen mit ziemlich starker Myzelentwicklung an der Peripherie.
- 0,5⁰/₀: Sehr starkes Wachstum. Große Klumpen mit stark entwickeltem weißflockigem Myzel.
- 0,25⁰/₀: Wachstum etwas schwächer als bei 5⁰/₀. Klumpen dunkel gefärbt, Myzelbildung ziemlich spärlich.
- 0,1⁰/₀: Große braunschwarze Flocken. Myzelbildung sehr schwach.
- 0,05⁰/₀: Ähnliches Bild wie bei 0,1⁰/₀. Entwicklung aber deutlich schwächer.

Die maximale Wachstumsintensität liegt danach bei 0,5⁰/₁₀₀. Eine Konzentration, die ausschließlich vegetatives Wachstum hervorruft und die Sporenbildung völlig unterdrückt, gibt es anscheinend nicht. Bei 0,5⁰/₁₀ eilt das vegetative Wachstum der Sporenbildung am meisten voraus, während bei den höheren und namentlich niederen Konzentrationen beide Prozesse mehr oder weniger Schritt halten, in der Weise, daß den vegetativen Aussprossungen gleich die Sporenbildung folgt.

Der geschilderte Entwicklungsgang von *Urocystis Anemones* macht es wahrscheinlich, daß die vier Kerne, die aus dem diploiden Brandsporenkern hervorgehn und sich auf die Zellen des jungen Keimlings verteilen, paarweise verschieden sind, daß also eine ähnliche, durch die Reduktionsteilung bedingte physiologische Geschlechtsdifferenzierung vorliegt wie sie für den Antherenbrand und — wie ich hier hinzufügen kann — in ganz gleicher Weise auch für *Ustilago Scabiosae* experimentell nachgewiesen wurde (Kniep 1919). Freilich läßt sich bei *Urocystis Anemones* der gleiche experimentelle Nachweis nicht erbringen, weil die Quirläste nicht abfallen und zu keiner hefeartigen Sprossung fähig sind. Vielleicht gelingt es einmal, durch Abtöten einzelner Quirläste die Kopulation zu verhindern und Einkernmyzel zu erzielen. Der komplizierte Kopulationsmechanismus wäre offenbar überflüssig, wenn es ganz gleichgültig wäre, welche der vier Kerne sich paarweise vereinigen. Die Isolierung der vier Kerne in vier abgeschlossene Zellen und die darauffolgende Bildung der Kopulationsbrücken hat anscheinend den Sinn, das Zusammenkommen geschlechtsgleicher Kerne zu verhüten, das möglicherweise eintreten würde, wenn die Kerne sich ohne diesen Mechanismus gruppieren würden. Vermutlich prägt jeder Kern der Zelle, der er angehört, den bestimmten sexuellen Charakter auf, der es u. a. bedingt, daß Zellen verschiedenen Geschlechts die kurzen Kopulationsschläuche aufeinander zu treiben (Chemotropismus), die dann zu den hufeisenförmigen Kopulationskanälen verschmelzen.

Wenn wir die obige Schilderung der Entwicklung unseres Brandpilzes mit dem vergleichen, was bisher über *Urocystis Ane-*

mones bekannt war, so fällt auf, daß die Angaben früherer Autoren sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht von dem oben Gesagten vielfach abweichen. Ehe wir nach den mutmaßlichen Gründen hierfür fragen, wollen wir die abweichenden Befunde nochmals einander kurz gegenüber stellen.

Was zunächst die oben (S. 290) wiedergegebene Darstellung Fischer von Waldheims (1870) anlangt, dessen Material von »verschiedenen *Ranunculus*« stammt, so habe ich die Keimung in ganz dünnen Wasserschichten, wo Fischer von Waldheim bald Desorganisationserscheinungen beobachtet hat, nicht untersucht. In größeren Wassertropfen sah ich jedoch niemals eine direkte Verlängerung des Promyzelschlauchs, wie sie Fischer von Waldheim unter Berufung auf eine allerdings nicht beweisende Figur (Taf. XII, Fig. 39) angibt. Der andere, von Fischer von Waldheim als seltener bezeichnete Modus, das Entstehen zweier sich verlängernder Äste, wurde von mir ausschließlich beobachtet, gleichgültig, ob die Entwicklung dieser Hyphen von drei oder vier Quirlästen ausging. Von Kopulation gibt Fischer von Waldheim nichts an. Die oben beschriebenen Hufeisenkopulationen sind bei dem Pilz merkwürdigerweise bisher von niemand angegeben worden. Was über Ploverights zweifelhafte Angabe über Kopulation zu sagen ist, habe ich schon hervorgehoben (S. 291). Auch Ploveright gibt nichts von Hufeisenkopulationen an, ebensowenig Brefeld, Schellenberg, Paravicini. Wenn Brefeld (1895, S. 176) vom Auswachsen der Arme des Quirlköpfchens redet und unter Hinweis auf seine Fig. 2,2 der Tafel XI sagt, daß dieselben »in der gleichen Weise auswachsen und als sterile Fäden endigten wie wir es von *Urocystis occulta* kennen«, so muß ich das insofern einschränken, als ich, wie schon bemerkt, nie mehr als zwei Arme des Quirlköpfchens auswachsen sah, wobei der dritte bzw. dritte und vierte entleert wurden.

Paravicinis Darstellung schließlich stimmt mit der meinigen insofern nicht überein, als er das leichte Abfallen der Quirläste angibt (von dem ich in Übereinstimmung mit Brefeld nie etwas gesehen habe), und als das Zustandekommen der Kernpaarung nach seiner Beschreibung so vor sich geht, daß die zwei Nachbarzellen trennende Querwand aufgelöst wird und

der Inhalt der einen Zelle in die andere überwandert. Derartige Vorgänge sind mir nie zu Gesicht gekommen.

Die Differenzen im physiologischen Verhalten beziehen sich auf die Ruheperiode. Brefeld gibt für das von *Ranunculus sardous* stammende Material, Paravicini für das von *Anemone nemorosa* ausdrücklich an, daß die Sporen erst nach längerer Ruhezeit zum Keimen zu bringen sind. Für andere *Ranunculus*-arten geben andere Autoren nichts über Ruhe an, so daß wohl geschlossen werden darf, daß ihr Material gleich nach der Aussaat keimte. Bei Material von *Ranunculus repens* ist das wenigstens sicher der Fall. Ich konnte auch bestätigen, daß die Form von *Anemone nemorosa* unter den gleichen Bedingungen, unter denen die Sporen von *Ranunculus repens* keimen, nicht zur Keimung zu bringen sind. Allerdings gelang es mir auch nach längerer Ruhe nicht, die Keimung dieser Sporen zu erzielen. Ich säte z. B. steril den Infektionsbeulen entnommene Sporen in 0,1% Malzextrakt und bewahrte sie dort (in Reagenzröhren) über ein Jahr auf. Als dann die Röhrrchen geöffnet wurden, war nichts von Keimung zu sehen. Die Sporen lagen unverändert oder mit geschrumpftem Inhalt am Boden der Röhrrchen, etwa drei Zentimeter von der Flüssigkeit überschichtet.

Wie lassen sich nun diese morphologischen und physiologischen Verschiedenheiten erklären? Wenn wir zuerst Paravicinis Beobachtungen ins Auge fassen, so scheint es nicht möglich zu sein, sie mit den meinigen zu vereinigen. Es bleibt daher wohl kaum ein anderer Ausweg, als die Annahme, daß *Urocystis Anemones* keine einheitliche Art ist, sondern in mehrere, wenigstens zwei, aufgelöst werden muß, deren Keimungsgeschichte verschieden ist. Wenn dem so ist, dann ist zu erwarten, daß *Urocystis Anemones* von *Anemone nemorosa* sich nicht auf *Ranunculus repens* übertragen läßt und umgekehrt. Dem steht nun freilich eine Bemerkung von Oudemans (1892, S. 615) entgegen, der sagt, Plowright habe die Genugtuung gehabt, die Infektion von *Ranunculus repens* durch Sporen von *Anemone nemorosa* zu sehen. In der Originalarbeit Plowrights (1889, S. 94), aus der offenbar Oudemans Angabe stammt, ist zwar angegeben, daß die Infektion von

Ranunculus repens gelungen ist, nicht aber, daß die Sporen von Anemone nemorosa stammten. Da Plowright sich auf Fischer von Waldheim bezieht, der mit Ranunculusarten gearbeitet hat, und dessen Resultate im Großen und Ganzen bestätigt, so liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß sein Sporenmateriel von Anemone stammt, zumal er über eine Ruheperiode der Sporen keine Angabe macht. So liegt wohl vonseiten Oudemans ein Versehen vor.

Die übrigen oben erwähnten Keimungsergebnisse lassen sich vielleicht auf eine gemeinsame Formel bringen. Es sind meist kurze Angaben, die wohl nicht auf sehr eingehenden Studien beruhen: so mag es sich erklären, daß die Hufeisenkopulationen, deren genaue Verfolgung schon ziemlich starke Vergrößerungen erfordert, übersehen worden sind und mancherlei anderes nicht ganz exakt beschrieben worden ist. Die endgültige Entscheidung kann natürlich erst die genaue Nachuntersuchung bringen, die mir bisher außer bei der Urocystis von Ranunculus repens nur bei der von Ranunculus bulbosus möglich war. Dieselbe verhält sich mit der von Ranunculus repens völlig übereinstimmend. Urocystis von Ranunculus sardous habe ich in Ermangelung von geeignetem Material nicht nachprüfen können. Brefelds Material stammte aus Italien. Wenn das Vorhandensein der Ruheperiode das einzige Unterscheidende zwischen Urocystis Anemones von Ranunculus sardous und repens ist, so liegt hier eine beachtenswerte Erscheinung vor, die offenbar als Anpassung an das verschiedene Verhalten der Wirtspflanzen zu deuten ist. Vermutlich handelt es sich um eine erbliche Verschiedenheit; dann würden also die Pilze von Ranunculus sardous und von repens verschiedene biologische Arten repräsentieren. Ich halte das deshalb nicht für ausgeschlossen, weil Urocystis Anemones tatsächlich, wie wir unten sehen werden, eine Sammelspezies ist.

Wenn wir uns fragen, wie das verschiedene Verhalten durch die biologischen Verhältnisse der Wirtspflanzen begründet ist, so ist zunächst vorauszuschicken, daß Urocystis Anemones ein Pilz ist, der Lokalerkrankungen an oberirdischen Pflanzenteilen hervorruft. Die Infektionsherde treten also begrenzt auf und beschränken sich auf die nächste Umgebung der infizierten Stelle (vgl. Plowright 1889, S. 94, der ausdrücklich hervorhebt,

daß die Brandsporen an der Stelle in der Wirtspflanze entstehen, wo die Infektion erfolgt ist). Der Beweis hierfür liegt nicht allein darin, daß in anderen Teilen der Wirtspflanze kein Pilzmyzel gefunden wird — bekanntlich ist der sichere Nachweis dieses Myzels oft sehr schwer, so daß ein negativer Befund nicht viel sagen würde — sondern namentlich darin, daß infizierte Pflanzen, deren Krankheitsherde entfernt worden sind, sich völlig normal weiterentwickeln und, wenn sie vor neuer Infektion geschützt werden, niemals wieder neue Krankheitserscheinungen zeigen. Ich habe dies bei *Ranunculus repens* und *bulbosus* und bei *Anemone nemorosa* so häufig beobachtet, daß an der Tatsache nicht zu zweifeln ist.

Betrachten wir nun zunächst *Ranunculus repens*, so leuchtet ein, daß bei dieser Pflanze die Ausbildung einer Ruheperiode der *Urocystis*-Sporen wenig Sinn hätte, da *Ranunculus repens* das ganze Jahr über im vegetativen Zustande zu finden ist. An den feuchten Standorten, wo der Pilzbefall beobachtet wird, sind auch während des größten Teiles des Jahres günstige Infektionsbedingungen vorhanden. So kann wenigstens im Sommer leicht eine Verbreitung des Pilzes durch ständige Neuinfektion stattfinden. In den Floren wird gewöhnlich Mai bis Oktober als Vegetationszeit des Pilzes angegeben (Plowright 1889, S. 288; Schröter 1889, S. 280), das ist indessen wohl nur die Zeit, in der der Pilz häufiger auftritt. Wenigstens habe ich an einem Standorte am 16. Dezember 1917 mehrere Blätter mit aufgebrochenen Infektionsbeulen gefunden, obwohl am Anfang des gleichen Monats schon rauhes Winterwetter mit — 10 Grad Kälte gewesen war. Sogar am 12. Februar des darauffolgenden Jahres wurde am gleichen Standort ein älteres Blatt mit Infektionsbeule gesehn. Da von der Infektion der Wirtspflanze bis zur Sporenreife schon im Sommer mehrere Wochen vergehn, bei niederer Temperatur vielleicht noch bedeutend längere Zeit¹, da ich ferner beobachtet habe, daß trocken und kühl aufbe-

¹) Hierfür spricht die Angabe Plowrights (1889, S. 94): »The promycelial spores were applied to the foliage of *Ranunculus repens*, in two experimental cultures, on December 12, 1884. No change was observed in the plants until February, when it was noted, that they showed signs of the formation of sporebeds. On February 11 in one experiment, and on the 22nd in the second, spores were developed.«

wahrte Sporen der Form von *Ranunculus repens* vier Monate ihre Keimkraft, wenn auch nicht ungeschwächt, behalten, so dürften für die Erhaltung des Pilzes die Vorbedingungen geschaffen sein.

Bei *Ranunculus sardous* dürfte es anders liegen. Auf unserem einheimischen *Ranunculus sardous* scheint der Pilz nicht vorzukommen. Wie erwähnt, stammte Brefelds Material aus Italien. Das dortige Klima ist nun im Sommer längere Zeit sehr trocken, so daß es leicht denkbar ist, daß während einer langen Zeit im Jahre die Vorbedingungen für die Übertragung des Pilzes fehlen. Eingestreute Regentage könnten möglicherweise eher schädlich als nützlich sein, wenn den Sporen eine feste Ruheperiode abgehen würde, indem die Feuchtigkeit, die sie spenden, vielleicht ausreichen würde, die Keimung auszulösen, nicht aber die Infektion zu ermöglichen. So wird es zweckmäßiger sein, wenn eine feste Ruheperiode eingeschaltet ist und die Keimung erst zu einer Jahreszeit eintritt, in der die klimatischen Faktoren zugleich die Infektion sichern. Vermutlich hat bei der Anpassung auch der Umstand eine wesentliche Rolle gespielt, daß *Ranunculus sardous* eine einjährige oder einjährig überwinternde Pflanze ist.

Bei *Anemone nemorosa* ist ja die Ausbildung der Ruheperiode ohne weiteres ökologisch verständlich. Die oberirdischen Teile der Pflanze, wo der Pilz ausschließlich vorkommt, haben eine verhältnismäßig kurze Vegetationszeit. Im Spätsommer, Herbst und Winter ist nichts davon zu sehn. Würden die Urocystissporen zu dieser Zeit keimen, so wäre an eine Erhaltung des Pilzes nur unter der Voraussetzung zu denken, daß die Keimlinge und Myzelien, die aus den Brandsporen entstehen, während langer Zeit saprophytisch im Boden leben, bis im Frühling die grünen Triebe der *Anemone* ihnen Gelegenheit zur Infektion geben. Gewiß wäre dann die Austrocknungsgefahr und die Gefahr anderweitiger Vernichtung eine sehr große. Es ist daher vom ökologischen Gesichtspunkt aus begreiflich, daß der Pilz sich seinem Wirt angepaßt hat und die Brandsporen während des Sommers und Winters eine längere Ruhezeit durchmachen, um im Frühjahr gleichzeitig mit den ausschlagenden Trieben des Wirts zu erwachen.

Fassen wir die mutmaßliche Entstehung der verschiedenen — trotz aller Abweichungen voneinander doch nahe verwandten — Formen des Pilzes ins Auge, so werden wir an Erscheinungen erinnert, wie sie bei den als saisondimorph im Sinne v. Wettsteins (1900) beschriebenen Phanerogamen bekannt geworden sind. Allerdings liegt bei *Urocystis* die Differenzierung wenigstens z. T. wohl nur auf physiologischem Gebiet (Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Ruheperiode) und nicht wie z. B. bei *Alectorolophus*, *Gentiana* u. a. auf morphologischem und physiologischem. Wie Murbeck (1898; S. 98) zuerst betont hat, lassen manche Arten von *Alectorolophus* eine Dreigliederung erkennen, indem außer der früh- und der spätblühenden Form eine Hochgebirgs- oder arktische Form vorkommt, die nicht saisondimorph gegliedert ist. Es ist für unsere Betrachtungen gleichgültig, ob man das (mit Murbeck) Saisontrimorphismus nennen will oder nicht. Die Erscheinung interessiert uns hier deshalb, weil bei *Urocystis* etwas Analoges vorzuliegen scheint: auch hier haben wir eine infolge des besonderen Verhaltens der Wirte nicht an bestimmtes jahreszeitliches Auftreten gebundene Form (die der saisondimorph nicht gegliederten Parallelform Murbecks entsprechen würde) neben einer (oder mehreren?) anderen, deren Auftreten während des größten Teiles des Jahres wegen der Ruheperiode der Sporen verhindert und die daher im Einklang mit der Vegetationszeit des Wirts an eine bestimmte Jahreszeit gekettet ist. Was bei *Alectorolophus*, *Gentiana* usw. Anpassung an die Außenverhältnisse ist, das ist hier Anpassung an den Wirt, der ja für den Pilz Außenbedingung ist. Insofern allerdings trifft der Vergleich nicht zu, als es bei *Urocystis* nichts der Herbstform Analoges gibt. Dennoch sind die Anpassungserscheinungen, die hier vorliegen, im Prinzip gewiß ähnliche.

Zum Schluß will ich noch die wenigen Infektionsversuche anführen, die ich zur Entscheidung der Spezialisierungsfrage gemacht habe. Bei den Ustilagineen lagen m. W. bis vor Kurzem noch keine eindeutigen Beweise für das Vorkommen

sog. biologischer Arten vor¹. Was speziell *Urocystis Anemones* anlangt, so liegt eine Bemerkung Schröters (1889, S. 280) vor, die auf Spezialisierung deutet; da sie aus einer Zeit stammt, in der man von biologischen Arten noch nichts wußte, so ist die Vermutung nicht ausgesprochen worden. Bei *Hepatica triloba*, die als Wirt aufgeführt wird, macht Schröter die Bemerkung: »Sporenballen gewöhnlich mit 3—4 Hauptsporen, Nebensporen ziemlich reichlich,« während in der Hauptdiagnose steht: »Hauptsporen gewöhnlich zu 1 oder 2 Nebensporen meist in kleiner Zahl, manchmal an einzelnen Hauptsporen ganz fehlend.« Natürlich wird erst zu prüfen sein, ob es sich hier um mehr als eine durch den anderen Wirt hervorgerufene Standortmodifikation handelt. Clinton (1904, S. 449) ist der Meinung, daß spezifische Verschiedenheiten nicht vorliegen. Er sagt: »While there are some slight differences in its appearance on different hosts these do not seem to be specific.«

Ich habe zunächst einige Vorversuche gemacht, um die geeigneten Infektionsbedingungen zu finden. Die Infektion von *Ranunculus repens* mit Sporen von dieser Pflanze als Wirt gelang unter folgenden Bedingungen sicher: Die mit *Ranunculus repens* bepflanzten Tonschalen oder Blumentöpfe wurden in ein Wasserbassin gestellt und soweit untergetaucht, daß die Erdoberfläche der Töpfe mit Wasser bedeckt war und die Blätter z. T. benetzt wurden. Darauf wurden die Pflanzen mit Brandsporen bestreut. Nach 3—4 Wochen sind in diesen Fällen Infektionsbeulen wahrnehmbar (im Sommer). In dieser Weise gleichzeitig in demselben Bassin angestellte Versuche ergaben wiederholt, daß sich mit Sporen von *Ranunculus repens* *Ranunculus bulbosus* und *acer* leicht infizieren lassen, nicht aber *Trollius europaeus*. Die auf *Trollius* vorkommende Form gehört also einer anderen biologischen Art an. Bemerkenswert an diesen Versuchen ist noch, daß der Pilz auf *Ranunculus acer* in der Natur nicht vorkommen scheint, wenigstens ist mir keine dahingehende Angabe bekannt geworden. Es mag das

¹) In einer soeben im Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde, Abt. II, Bd. 53, erschienenen, in meinem Institut entstandenen Arbeit von H. Zillig wird für den Antherenbrand (*Ustilago violacea*) der Nachweis weitgehender Spezialisierung erbracht.

daran liegen, daß *Ranunculus acer* gewöhnlich unter Bedingungen wächst, die einer Infektion nicht günstig sind.

Zusammenfassung.

Bei der Keimung von *Urocystis Anemones* entsteht ein kurzer Promyzelschlauch an dessen Gipfel drei oder vier zu einem Wirtel vereinigte Äste entspringen. Der diploide Kern der Brandspore erfährt (höchstwahrscheinlich unter Reduktion der Chromosomenzahl) eine Vierteilung. Diese vier Kerne verteilen sich so, daß entweder je einer in einen Quirlast gelangt, oder (bei Vorhandensein von drei Quirlästen — dem häufigsten Fall) es wandern drei in je einen Quirlast und der vierte bleibt im Wirtelstiel. Darauf treten hufeisenförmige Kopulationskanäle auf, durch die je ein Kern zu seinem Partner wandert. So entstehen zwei Kernpaare. Die Zellen in denen sich diese Kernpaare befinden, wachsen dann unter Entleerung und Abtrennung des proximalen Endes aus (Schrittwachstum) und bilden unter geeigneten Bedingungen (in verdünnten Malzextraktlösungen) dichte Myzelknäuel. Diese pflegen in 0,1% Malzextrakt in wenigen Wochen zur Brandsporenbildung zu schreiten, sodaß der gesamte Entwicklungsgang des Pilzes *in vitro* verläuft.

Urocystis Anemones ist eine Sammelart. Bemerkenswert ist, daß sich die auf verschiedenen Wirten vorkommenden Formen dadurch unterscheiden, daß die Sporen der einen eine Ruheperiode besitzen, die der anderen nicht. Das erinnert an das Verhalten einiger saisondimorpher Phanerogamen.

Würzburg, Botanisches Institut.

Zitierte Literatur.

- Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. Heft V. 1883. (Brandpilze I).
 —, Dasselbe. Heft XII. 1895. (Brandpilze III).
 Clinton, G. P., North American Ustilagineae. Proceed. Boston Soc. of Nat. History. 1904. 31. Nr. 9.
 Fischer von Waldheim, A., Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1870. 7, 61—144.
 —, Les Ustilaginées et leurs plantes nourricières. Ann. sc. nat. Bot. 6. Serie. 1876. 4, 190—276.
 —, Aperçu systématique des Ustilaginées. Paris. 1877.

- Kniep, H., Untersuchungen über den Antherenbrand. Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 257—284.
- Lindau, G., Brandpilze in: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. 1914. 5a.
- Murbeck, S., Über eine neue Alectorolophusart und das Vorkommen saison trimorpher Artengruppen innerhalb der Gattung. Österr. bot. Zeitschr. 1898. S. 98.
- Oudemans, C. A. J. A., Revision des Champignons trouvés dans les Pays-bas. I. Amsterdam. 1892.
- Paravicini, E., Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. Ann. mycologici. 1917. **15**, 57—96.
- Plowright, Ch. B., A Monograph of the British Uredineae and Ustilagineae. London. 1889.
- Raciborski, M., Über Schrittwachstum der Zelle. Bull. d. l'Acad. d. Sc. d. Cracovie. Math.-natw. Kl. 1907. 898—936.
- Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**, 673—706.
- , Zur Sexualität der Brandpilze: Tilletia Tritici. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 310—314.
- Saccardo, Sylloge Fungorum. 1888. **7**. 1905. **17**.
- Schellenberg, H. C., Die Brandpilze der Schweiz. Bern. 1911. (Bd. III, Heft 2 der Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz.)
- Schroeter, J., Die Pilze Schlesiens aus: Kryptogamenflora von Schlesien, herausg. von Ferd. Cohn. 1889. **3**, 1.
- Wettstein, R. von, Untersuchungen über den Saisondimorphismus im Pflanzenreiche. Denkschr. d. math.-natw. Kl. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 1900. **52**.
- Winter, G., Basidiomyceten in: Rabenhorsts Kryptogamenflora I. 2. Aufl. 1884.
- Wolff, Reinhold, Der Brand des Getreides. Halle. 1874.

Tafelerklärung.

(Alle Figuren sind mit Abbes Zeichenapparat gezeichnet.)

Fig. 1. Junger Keimling mit dreiteiligem Quirl. Die vier Kerne liegen noch in der Spore. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 4¹.

Fig. 2. Etwas älteres Stadium wie 1; drei Kerne sind in die Quirläste übergewandert, die sich durch Querwände vom Quirl (Wirtel-) stiel abgetrennt haben. Der vierte Kern liegt noch in der Spore. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 4.

Fig. 3. Der vierte Kern ist in den Wirtelstiel übergewandert. Zwischen zwei Quirlästen zeigen sich die ersten Anlagen des Kopulations Schlauches in Gestalt zweier sich berührender Höcker. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 4.

Fig. 4. Stadium etwas älter als Fig. 3. Der Kopulationskanal ist ausgebildet. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 4.

Fig. 5. Keimling mit vier Quirlästen, deren jeder einen Kern enthält. Zwei davon sind durch einen hufeisenförmigen Kopulationskanal verbunden. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 4.

¹) Die Figuren sind gegenüber dem Original auf $\frac{9}{10}$ verkleinert.

Fig. 6. Ebenfalls vier Quirläste, die beide durch je einen Kopulationskanal verbunden sind. Der eine dieser Kanäle liegt unter dem anderen, kommt daher in der Zeichnung nicht so deutlich zum Ausdruck. Die Kerne liegen in der Nähe der Kopulationskanäle, jeweils einer ist ganz oder z. T. hineingewandert. Hier sind zwei Nebensporen eingezeichnet. In den anderen Figuren wurden die Nebensporen weggelassen. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 6.

Fig. 7. Älterer Keimling mit drei Quirlästen. Der eine (in der Zeichnung obere) ist durch einen hufeisenförmigen Kopulationskanal mit dem Wirtelstiel verbunden, die beiden anderen (tiefer liegenden) sind untereinander verbunden. Von dem rechten Ast sind Kern und ein Teil des Inhalts bereits in den anderen mit ihm verbundenen Ast übergewandert. Der leere Spitzenteil ist durch eine Querwand abgegrenzt. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Ok. 6.

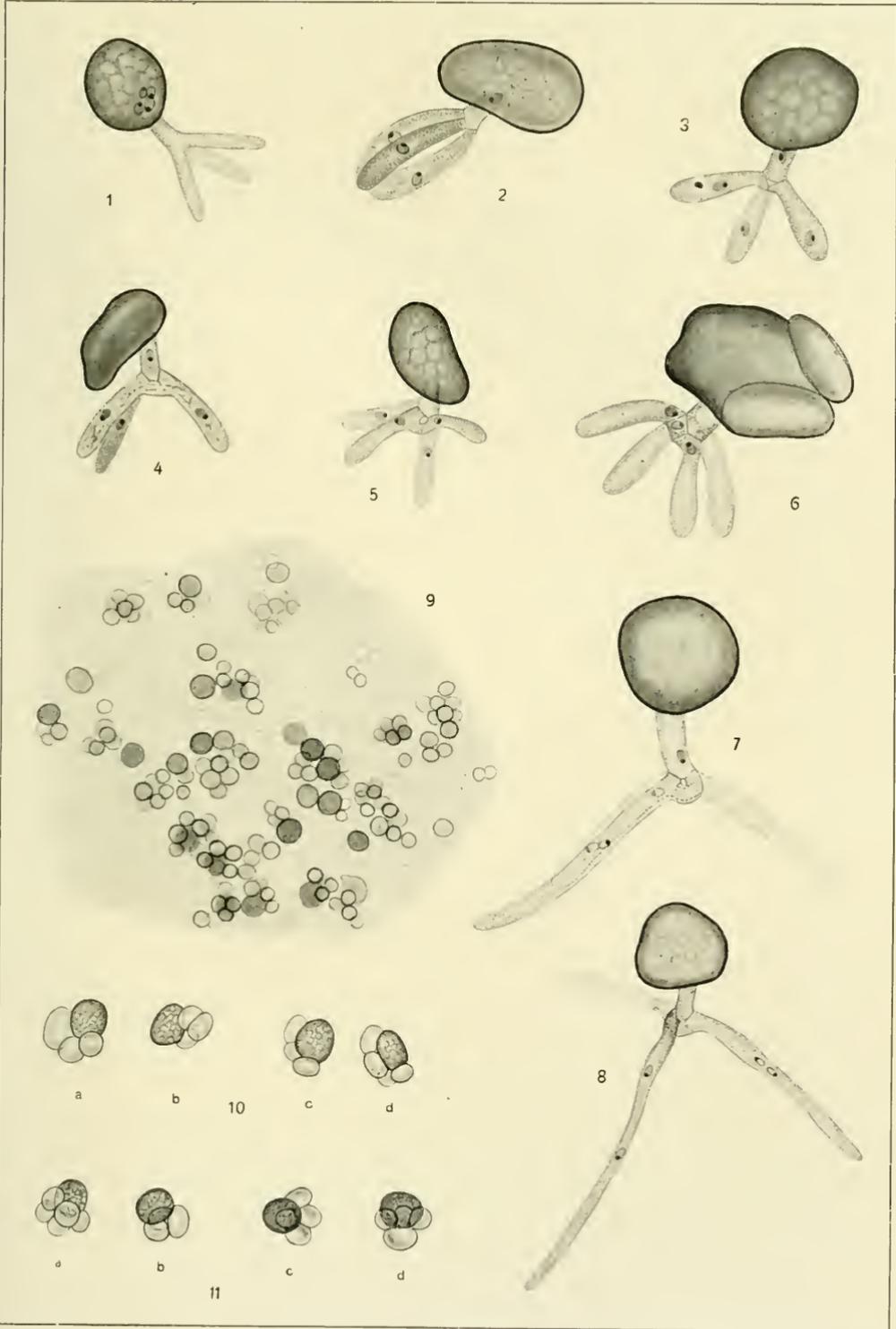
Fig. 8. Ebenfalls zwei Kopulationskanäle, von denen der eine vom Wirtelstiel zum mittleren Ast verläuft. Er liegt so, daß er von oben gesehen wird, kommt daher in der Figur nicht so deutlich heraus. Der Kern ist aus dem Wirtelstiel bereits ausgewandert. Die beiden anderen Äste zeigen dasselbe Bild wie in Fig. 7. Zeiß Apochr. 1,5 mm. Komp. Ok. 4.

Fig. 9. Myzelgeflecht mit einigen Sporengruppen aus einer Reinkultur in 0,1% Malzextraktlösung. Seibert Achromat 5. Ok. 1.

Fig. 10a bis d. Sporen aus einer Infektionsbeule von *Ranunculus repens*. Zeiß Achrom. E. Ok. 2.

Fig. 11a bis d. Sporen aus einer Reinkultur in 0,1% Malzextraktlösung. Zeiß E. Ok. 2.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Kniep Hans

Artikel/Article: [Über Urocystis Anemones \(Pers.\) Winter. 289-311](#)