

Die Teleutosporenbildung der Getreiderostpilze und ihre Bedingungen.

Von
Gustav Gaßner.

Einleitung.

Den folgenden Ausführungen liegen Versuche zugrunde, die ich in den Jahren 1907 bis 1910 in Uruguay auf dem Versuchsfeld Sayago bei Montevideo durchgeführt habe. Die Beobachtungen erstrecken sich auf die dort vorkommenden Getreiderostpilze, nämlich *Puccinia graminis*, *P. triticina*, *P. coronifera* und *P. Maydis*; die übrigen Getreideroste: *Puccinia glumarum*, *P. dispersa* und *P. simplex* fehlen im subtropischen Klima des östlichen Südamerika und konnten daher hier nicht untersucht werden. Dagegen war es möglich, eine Reihe anderer Rostpilze zur Untersuchung und zum Vergleich heranzuziehen.

Die allgemeinen Vegetationsbedingungen Uruguays, insbesondere die klimatischen Verhältnisse dieses Landes habe ich bereits in meiner Vegetationsschilderung von Uruguay kurz dargestellt, worauf hier verwiesen sei¹⁾. Eine Darlegung der Anbauverhältnisse und der Entwicklung der Getreidepflanzen im subtropischen Klima Uruguays habe ich ebenfalls bereits an besonderer Stelle gegeben²⁾.

In bezug auf das Auftreten der Getreiderostpilze im subtropischen Klima Uruguays sei hier nur erwähnt, daß dasselbe

¹⁾ Gaßner, G., Uruguay, I und II, Karsten-Schenck, Vegetationsbilder, XI. Reihe, Heft I—IV, 1913.

²⁾ Gaßner, G., Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima, Jahresber. d. Vereinig. f. angew. Bot., Bd. VIII, 1910, S. 95—163.

in allen Beobachtungsjahren ein sehr regelmäßiges war. Und zwar waren *Puccinia triticina* und *P. coronifera* stets während des ganzen Jahres anzutreffen; *Puccinia graminis* tritt nach meinen Beobachtungen nur in der Zeit vom beginnenden Sommer bis zum beginnenden Winter auf, *Puccinia Maydis* nur im Hochsommer und beginnenden Herbst. Weitere Einzelheiten des Auftretens der Getreideroste im subtropischen östlichen Südamerika müssen einer besonderen Veröffentlichung vorbehalten bleiben; die folgenden Ausführungen berücksichtigen nur diejenigen Versuche und Beobachtungen, welche sich unmittelbar auf das Problem der Teleutosporenbildung der Getreideroste beziehen.

Über die Bedingungen, welche die Teleutosporenbildung der Rostpilze, insbesondere der Getreideroste einleiten, liegen abschließende Untersuchungen bisher nicht vor¹⁾. Vielfach werden klimatische Einflüsse auf den Pilz dafür verantwortlich gemacht, daß von einem bestimmten Zeitpunkt an keine Uredosporen, sondern Teleutosporen gebildet werden; insbesondere scheint die Beobachtung, daß die Teleutosporenbildung auf den Getreidefeldern meist in einer ganz bestimmten Jahreszeit gleichmäßig einsetzt, auf einen tatsächlichen Einfluß klimatischer Faktoren auf die Art der Sporenbildung hinzuweisen. In dem gleichen Sinne wird auch die Tatsache gedeutet, daß bestimmte Rostpilze in gewissen Klimaten überhaupt nicht zur Teleutobildung schreiten, sondern eine ständige Uredoexistenz führen. So gibt Carleton²⁾ für *Puccinia triticina* an, daß diese Getreiderostart in Breiten unter 40° eine ständige Uredoexistenz führt, »without the intervention of any other stage«, eine Angabe, der übrigens meine Beobachtungen im La Plata Gebiet und in Südbrasilien insoweit widersprechen, als hier, d. h. in Breiten unter 40° außer der Uredobildung auch ganz regelmäßige Teleutobildung beobachtet wird. — Von anderer Seite wieder wird nicht das Klima, sondern werden bestimmte Eigentümlichkeiten und Veränderungen der inneren Organisation des

¹⁾ Vgl. die von Klebahn, Die wirtswechselnden Rostpilze, 1904, S. 52—53 gegebene Übersicht und Literaturangaben.

²⁾ Carleton, M. A., Cereal Rusts of the United States, U. S. Dep. of Agric., Div. of veg. Phys. and Path., Bull. No. 16, 1899, S. 21.

Pilzes zur Erklärung des Beginns der Teleutosporenbildung herangezogen; Alter und Zahl der Uredogenerationen, sowie vor allem Eintreten oder Nichteintreten des Wirtswechsels sollen es sein, die den Eintritt, Umfang und die sonstigen Verhältnisse der Teleutosporenbildung bedingen. — Ganz abweichend ist die zuerst von P. Magnus¹⁾ vertretene Ansicht, daß weniger eine Beeinflussung der Rostpilze durch das Klima oder eines der eben angegebenen Momente für die Auslösung der Teleutosporenbildung ausschlaggebend sind, sondern daß in erster Linie das Eintreten einer gewissen »Erschöpfung« der Nährpflanze das Aufhören der Uredobildung und den Beginn der Teleutobildung bestimmt. Dieser Ansicht wurde dann zunächst von Lagerheim²⁾ widersprochen, während neuerdings Morgenthaler³⁾ für gewisse Rostpilze eine experimentelle Bestätigung derselben erbrachte, ohne jedoch, ebensowenig wie übrigens P. Magnus selbst dem Eintreten eines Erschöpfungsstadiums der Nährpflanze eine allgemeine gesetzmäßige Bedeutung für die Teleutobildung der Uredineen überhaupt zuzuerkennen⁴⁾. Aus diesem Grunde wohl faßt Klebahn⁵⁾ in seiner letzten zusammenfassenden Veröffentlichung seine Meinung in bezug auf den vorstehenden Punkt sehr vorsichtig in den Satz zusammen: »bei der Bildung der Teleutosporen, die den Uredosporen folgen, scheint wenigstens in einigen Fällen der geschwächte Zustand der Blätter eine Rolle mitzuspielen«.

Im übrigen gründet sich die von P. Magnus geäußerte Ansicht über die Bedeutung des Erschöpfungsstadiums für die Auslösung der Teleutobildung nicht auf Beobachtungen an Ge-

¹⁾ Magnus, P., Verzeichnis der am 15. und 16. Juni 1889 bei Tangermünde beobachteten Pilze. (Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg Bd. XXXI, S. XXIII und XXIV).

²⁾ Lagerheim, G., Über Uredineen mit variablem Pleomorphismus. Tromsø Museums Aarshefter Bd. 16, 1893, S. 113.

³⁾ Morgenthaler, O., Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen. Centralbl. f. Bakt., Par.-K. u. Infekt.-Krankh., II. Teil, Bd. 27, S. 73—92, 1910.

⁴⁾ Morgenthaler, l. c., S. 88: »Auch die vorliegende Arbeit will nicht den Zustand der Wirtspflanze als den einzigen in Betracht kommenden Faktor aufstellen, sondern bezweckt nur, einen der zahlreichen Einflüsse, die den Entwicklungsgang eines Rostpilzes modifizieren können, näher zu untersuchen.«

⁵⁾ Klebahn, Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie, Berlin 1912, S. 77.

treide-, sondern an anderen Pflanzen, und ebenso sind auch die neueren Feststellungen von Morgenthaler nicht an Getreiderostpilzen gewonnen. Für diese finden wir vielmehr, soweit die Frage nach den Ursachen der Teleutobildung überhaupt aufgeworfen wird, bis in die neueste Zeit hinein anderslautende und widersprechende Angaben; für *Puccinia graminis* z. B. bleibt »bis jetzt« nach Jaczewski¹⁾ »der Grund der Bildung der Teleutosporen statt Uredosporen unbekannt; augenscheinlich spielt der Einfluß der äußeren klimatischen Verhältnisse in diesem Fall keine Rolle, und vermutlich hängt die nachfolgende Entstehung der Teleutosporen von dem Alter des Mycels ab.«

Diese Ausführungen von Jaczewski mögen sowohl an sich, wie im Vergleich mit den im obigen dargelegten sonstigen Anschauungen auf diesem Gebiete als Beispiel dafür dienen, um zu zeigen, wie wenig Bestimmtes wir bisher über die Ursachen der Teleutosporenbildung der Getreideroste wissen, und wie wünschenswert eine Bearbeitung der ganzen Frage ist. Für eine derartige Bearbeitung erschienen mir nun von vornherein die klimatischen und sonstigen Verhältnisse des La Plata Gebietes besonders geeignet. Denn hier im subtropischen Klima ist es möglich, während des ganzen Jahres Getreidepflanzen sehr verschiedener Entwicklungsstadien im Freien zur Verfügung zu haben; in den Jahren 1907/10 habe ich »kontinuierliche« Aussaatversuche in der Weise durchgeführt, daß die gleichen Getreidearten und -sorten in regelmäßigen Zeitabständen von meist 2 bis 3 Wochen zur Aussaat gelangten, so daß während des ganzen Jahres Getreidepflanzen verschiedener Entwicklungsstadien zu Rostbeobachtungszwecken zur Verfügung standen. Ein weiterer günstiger Umstand besteht darin, daß sich an diesen Pflanzen, wenigstens was *Puccinia triticina* und *P. coronifera* anbetrifft, auch während des ganzen Jahres Neubildung von Uredolagern beobachten läßt. Da nun weiter eine Neubildung von Teleutosporen der gleichen Rostarten an eben diesen Pflanzen sich nur in gewissen Jahreszeiten feststellen ließ, so müssen sich aus dem Eintreten oder Nichteintreten

¹⁾ Jaczewski, A. v., Studien über das Verhalten des Schwarzrostes des Getreides in Rußland. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. XX, 1910, S. 321—359.

der Teleutosporenbildung bestimmte Rückschlüsse auf die bei der Teleutosporenbildung wirksamen Faktoren erwarten lassen.

Für *Puccinia triticina* und *P. coronifera* liegen also die Verhältnisse zur Untersuchung der Teleutosporenbildung im subtropischen Klima besonders günstig; für *Puccinia graminis* sind sie insoweit etwas abweichend, als hier *Uredo* nicht während des ganzen Jahres nachgewiesen werden konnte, und fast während der ganzen Zeit, in welcher Neubildung von *Uredo* vorkommt, auch Neubildung von *Teleuto* beobachtet werden kann. Aus diesem Grunde schon empfiehlt es sich, die Teleutobildung von *Puccinia graminis* getrennt von derjenigen der erstgenannten Rostpilze zu behandeln; außerdem ergaben die Beobachtungen, daß die Bedingungen der Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* zwar nicht prinzipiell, aber graduell etwas verschieden sind von denjenigen von *Puccinia triticina* und *P. coronifera*.

Die Teleutosporenbildung von *Puccinia triticina* und *Puccinia coronifera*.

Die an Getreidefeldern im La Plata-Gebiet und auf den Parzellen des Versuchsfeldes Montevideo-Sayago gemachten Beobachtungen über die Teleutosporenbildung dieser beiden Rostarten scheinen auf den ersten Blick darauf hinzudeuten, daß das Einsetzen der Teleutosporenbildung direkt durch klimatische Faktoren bedingt wird. Es zeigte sich nämlich, daß im allgemeinen das Frühjahr und der beginnende Sommer die stärkste und regelmäßigste Teleutosporenbildung aufweisen, jedoch findet eine solche auch noch in der zweiten Sommerhälfte sowie im Herbst statt. Im Gegensatz dazu konnte im Winter, vor allem in den Monaten Juli und August, keine oder fast keine Teleutosporenbildung festgestellt werden. Neubildung von *Uredolagern* war dagegen auch in diesen Monaten regelmäßig zu beobachten.

Auf Grund dieser Feststellungen konnte es keinem Zweifel unterliegen, daß dem Klima eine gewisse Bedeutung bei der Frage der Teleutosporenbildung zukommt; da jedoch in weiteren Beobachtungen festgestellt wurde, daß zur gleichen Zeit neben Parzellen mit sich vollziehender Teleutosporenbildung

regelmäßig auch solche mit ausschließlicher Uredosporenbildung vorkommen, so ergab sich ebenso unzweifelhaft, daß eine einfache Beziehung zwischen Klima und Teleutosporenbildung nicht vorliegen kann. In der Tat zeigt die nähere Betrachtung der einzelnen Versuche und Beobachtungen, daß die Wirkung des Klimas nicht oder doch nicht in der Hauptsache in einer direkten Einwirkung auf den Rostpilz besteht, sondern sich auf dem Umweg über die Nährpflanze, d. h. durch eine Beeinflussung der Entwicklung der Getreidepflanzen vollzieht.

Am lehrreichsten in dieser Beziehung war das Verhalten der Getreiderostpilze in den weiter oben bereits erwähnten kontinuierlichen Aussaatversuchen. Die in regelmäßigen Zeitabständen vorgenommenen Aussaaten erfüllten den beabsichtigten Zweck, gleichzeitig Pflanzen verschiedener Entwicklungsstadien zur Verfügung zu haben; es konnten also an dem gleichen Ablesungstage, d. h. unter jeweils klimatisch gleichen Verhältnissen, Pflanzen sehr verschiedener Entwicklungsstadien zur Beobachtung herangezogen werden. Durch entsprechende Infektionen, nämlich Hineinpflanzen älterer Uredo-tragender Pflanzen in die frisch ausgesäten Versuchspartzellen war dafür Sorge getragen, daß bei jeder einzelnen Aussaat bereits die jungen Keimpflänzchen möglichst bald infiziert wurden; die Pflanzen zeigten dann meist wenige Wochen nach erfolgtem Auflaufen einen regelmäßigen, in den einzelnen Fällen verschieden starken Rostbefall, und zwar zunächst und unabhängig von jeder Jahreszeit Uredolager; erst nach einer in den einzelnen Fällen verschieden langen Dauer der Uredogeneration traten die ersten Teleutolager auf.

Dieses Einsetzen der Teleutosporenbildung soll nun zunächst betrachtet werden. In der folgenden Tabelle gebe ich als erstes Beispiel eine Zusammenstellung von Beobachtungen über den Beginn der Teleutosporenbildung von *Puccinia triticina* auf 2 deutschen Sommerweizensorten: Heines Kolben Sommerweizen und Rimpaus Rotem Schlanstedter Sommerweizen, beide nebeneinander auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago zur Aussaat gebracht. Um von der verschiedenen schnellen Entwicklung dieser beiden Sommerweizen einen Begriff zu geben, habe ich in der folgenden Tabelle auch den die

Entwicklungsgeschwindigkeit der Getreidepflanzen am meisten charakterisierenden Zeitpunkt des Ausschossens der Ähren wiedergegeben. Während sich im Einsetzen der Teleutosporenbildung zwischen den beiden Weizensorten teilweise sehr weitgehende Unterschiede bemerkbar machen, waren die ersten Uredoinfektionen an den jungen Pflänzchen gleichzeitig auf beiden Sorten erfolgt; auch dieses Datum ist in der folgenden Tabelle (s. S. 72) enthalten und gilt also für beide Sorten in gleicher Weise.

Die Ablesungen erfolgten in der Weise, daß an bestimmten Beobachtungstagen an allen vorhandenen Versuchspartzen der Rostbefall festgestellt und notiert wurde. Zwischen diesen Beobachtungstagen liegen im allgemeinen keine Ablesungen.

Vergleichen wir in der umstehenden Tabelle den Zeitpunkt des Beginns der Teleutosporenbildung mit dem Datum des Ausschossens der betreffenden Getreidepflanzen, so finden wir, daß die Bildung der Teleutosporen regelmäßig vor dem Ausschossen der Ähren einsetzt. Der Zeitunterschied zwischen Beginn der Teleutosporenbildung und Ausschossen ist allerdings nicht immer der gleiche; er beträgt im Frühjahr (Oktober) etwa 3—4 Wochen und sinkt im Hochsommer (Jan.-Febr.) auf den Betrag von etwa 1 Woche. Hierbei muß nun aber berücksichtigt werden, daß der Vegetationsverlauf im Frühjahr ein etwas anderer, vor allem ein ungleich langsamerer ist als im Hochsommer. Tragen wir diesem Umstande Rechnung, so haben wir also beim Einsetzen der Teleutosporenbildung im Frühjahr annähernd das gleiche Entwicklungsstadium der Getreidepflanzen wie im Hochsommer; mit anderen Worten: der Beginn der Teleutosporenbildung von *Puccinia tritici* ist an das Eintreten eines ganz bestimmten Entwicklungsstadiums der Nährpflanze gebunden; dieses Entwicklungsstadium ist das Stadium kurz vor dem Hervorschossen der Ähren.

Es geht das aus allen Einzelheiten der Tabelle hervor; hingewiesen sei vor allem noch auf die Tatsache, daß sich auch die in Verschiedenheiten der Entwicklungsgeschwindigkeit zum Ausdruck bringenden Sortenunterschiede zwischen Heines Kolben Sommerweizen und Rimpaus Rotem Schlanstedter in einem verschiedenen Einsetzen der Teleutosporenbildung auf

Tabelle 1. Beginn der Teleutosporenbildung von *Puccinia triticina* auf Heines Kolben-Sommerweizen und Rimpaus Rotem Schlanstedter Sommerweizen [kontinuierliche Aussatversuche auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago, März 1909 bis April 1910¹⁾].

Datum der Saat	Erste Beobachtung von Uredolagen ²⁾	Heines Kolben-Sommerweizen Datum des Schossens	Beginn der Teleutobildung ³⁾	Rimpaus Roter Schlanstedter Sommerweizen Datum des Schossens	Beginn der Teleutobildung ³⁾
22. März 09	12. April	Ende Oktober 1909	zwischen 21. Sept. und 8. Okt.	Ende Oktober 1909	zwischen 21. Sept. u. 8. Okt.
1. April	10. Mai	Ende Oktober	zwischen 21. Sept. und 8. Okt.	Ende Oktober	zwischen 21. Sept. u. 8. Okt.
27. April	16. Juni	Ende Oktober	(zwischen 21. Sept. u.) 8. Okt. 4)	Ende Oktober	(zwischen 21. Sept. u.) 8. Okt. 4)
5. Mai	16. Juni	Ende Oktober	zwischen 8. und 19. Okt.	Ende Oktober	zwischen 8. und 19. Oktober
15. Juli	10. Sept.	Mitte November	zwischen 26. Okt. und 3. Nov.	Mitte November	zwischen 26. Okt. u. 3. Nov.
30. Juli	10. Sept.	Mitte November	zwischen 26. Okt. und 3. Nov.	Mitte November	(zwischen 26. Okt. u.) 3. Nov. 4)
17. Aug.	21. Sept.	ca. 27. November	zwischen 3. und 26. Nov.	ca. 2. Dezember	zwischen 3. und 26. November
31. Aug.	8. Okt.	ca. 2. Dezember	(zwischen 3. und) 26. Nov. 4)	ca. 9. Dezember	zwischen 26. Nov. u. 4. Dez.
21. Sept.	19. Okt.	ca. 12. Dezember	zwischen 26. Nov. und 4. Dez.	ca. 21. Dezember	(zwischen 26. Nov. u.) 4. Dez. 4)
7. Okt.	3. Nov.	ca. 18. Dezember	zwischen 4. und 11. Dez.	ca. 28. Dezember	zwischen 11. und 24. Dez.
21. Okt.	26. Nov.	ca. 1. Januar 1910	zwischen 11. und 24. Dez.	ca. 10. Januar 1910	zwischen 24. und 30. Dez.
5. Nov.	26. Nov.	ca. 8. Januar	zwischen 30. Dez. und 5. Jan.	ca. 22. Januar	zwischen 10. und 19. Januar
19. Nov.	11. Dez.	Ende Januar	zwischen 19. und 29. Jan.	Nicht z. Schoss. gekomm. od. Ende Febr. i. Schoss. steck. geblieb. u. dann abgestorb.	zwischen 9. und 16. Februar
4. Dez.	30. Dez.	ca. 20. Februar	zwischen 9. und 16. Febr.	Versuch am 25. April 1910 abgebrochen, bis zu dieser Zeit nicht geschößt	zwischen 11. und 25. April
22. Dez.	10. Jan.	ca. 11. März	zwischen 16. Febr. u. 2. März	do.	bis 25. April keine Teleutobild.
5 Jan. 1910	29. Jan.	Anfang April	zwischen 11. und 17. März	do.	do.
1. Febr.	2. März	(Mai?) Vers. am 25. Apr. vorzeit. abgebroch., Pflanzen zu dieser Zeit dicht vor Schossen, dürrten im Mai sehr regelmäß. ausschossen	(zwischen 25. März u.) 11. Apr. 4)	do.	do.
15. Febr.	17. März	Vers. am 25. Apr. vorzeitig abgebr., Pflanzen ca. 30 cm hoch, noch nicht geschößt	bis 25. April keine Teleutobildung	do.	do.
Mitte März	25. April	Versuch am 25. April vorzeitig abgebrochen	bis 25. April keine Teleutobildung	do.	do.

1) Entwicklungsstadium der Nährpflanze und Rostbefall wurde an folgenden Beobachtungstagen festgestellt: 1909: 30. III.; 12., 20. IV.; 1., 10., 28. V.; 16. VI.; 1., 14., 26. VII.; 4., 11., 29. VIII.; 10., 21. IX.; 8., 19., 26. X.; 3., 26. XI.; 4., 11., 24., 30. XII.; 1910: 5., 10., 19., 29. I.; 9., 16. II.; 2., 11., 17., 25. III.; 11., 25. IV.

2) An den vorherliegenden Ablebungstagen, die aus Anmerkung 1 zu erschen sind, waren die Pflanzen frei von *Puccinia triticina*.

3) An dem zuerst genannten Beobachtungstag wurde noch ausschließlich Uredo, an dem zweiten Beobachtungstag außer Uredo auch beginnende Teleutobildung festgestellt.

4) Die Klammer bedeutet, daß der Beginn der Teleutosporenbildung erst unmittelbar vor dem außerhalb der Klammer stehenden Datum eingesetzt hat.

den beiden Weizensorten bemerkbar machen. Am auffallendsten sind die Unterschiede im beginnenden Herbst: während der am 22. Dezember, 5. Januar und 1. Februar gesäte Heines Kolben Weizen im Herbst schoß und dementsprechend vorher *Teleuto triticina* aufweist, kommt der gleichzeitig gesäte und vom gleichen Tage an *Uredo triticina* zeigende Rimpaus Rote Schlanstedter bis zum Schluß des Versuches (25. April) nicht zum Schossen und damit die auf ihm befindliche *Uredo triticina* auch nicht zur Teleutosporenbildung.

Alle sonstigen Beobachtungen der Jahre 1907/10, sowohl an Pflanzen des Versuchsfeldes wie an Getreidefeldern oder wild wachsenden Weizen-Pflanzen im La Plata-Gebiet zeigten in gleicher Weise, daß die Teleutosporenbildung von *Puccinia triticina* in der oben angegebenen Weise vom Entwicklungsstadium der Nährpflanze abhängig ist; auf eine nicht ohne weiteres mit den bisherigen in Einklang zu bringende Beobachtung soll erst später eingegangen werden. Im übrigen ergaben sich keine Ausnahmen, insbesondere spielten Sortenunterschiede keine Rolle. So wurden am 5. Mai 1909 gleichzeitig insgesamt 27 verschiedene deutsche Weizensorten auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago ausgesät. Je nach ihrem Charakter als Sommer- oder Winterweizen schoßten und blühten diese Weizensorten in sehr verschiedenen Zeiten, die ersten Sommerweizen Mitte Oktober, die letzten Winterweizen Anfang Dezember. Genau entsprechend setzte die Teleutosporenbildung bei den ersteren Ende September, bei den zuletzt schossenden Winterweizen dagegen erst Mitte November ein. Das Auftreten der ersten Uredolager hatte, worauf noch hingewiesen sei, bei allen Sorten gleichmäßig im Juni stattgefunden, kann also zur Erklärung der ungleichmäßigen Teleutobildung nicht herangezogen werden. —

In derselben Weise wie für *Puccinia triticina* ließ sich auch für *Puccinia coronifera* ein Zusammenhang zwischen Beginn der Teleutosporenbildung und dem durch das Ausschossen charakterisierten Entwicklungszustand der Nährpflanze feststellen. Ganz klar ergab sich das für einen gegen *Puccinia coronifera* ziemlich widerstandsfähigen, im La Plata-Gebiet vielfach angebauten Landhafer, den ich hier kurz als

»Uruguayhafer« bezeichne. Über das erste Auftreten von *Uredo* und *Teleuto coronifera* auf den zu verschiedenen Zeitpunkten gesäten Parzellen berichtet die folgende Zusammenstellung.

Tabelle II.

Beginn der Teleutosporenbildung von *Puccinia coronifera*
auf Uruguay-Hafer.

[Aussaaten vom 1. Apr. bis 4. Dez. 1909 auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago ¹⁾.]

Datum der Saat	Erste Beobachtung von Uredolagern ²⁾	Datum des Schossens	Beginn der Teleutobildung
1. April 1909	10. Mai	Zweite Hälfte des Okt.	zwischen 19. und 26. Okt.
27. April	15. Juni	Ende Oktober	zwischen 19. und 26. Okt.
5. Mai	15. Juni	Ende Oktober	zwischen 19. und 26. Okt.
15. Juli	21. September	ca. 5. November	(zwischen 26. Okt. u.) 3. Nov. ⁴⁾
30. Juli	8. Oktober	ca. 10. November	zwischen 3. und 26. Nov.
17. August	8. Oktober	ca. 10. November	zwischen 3. und 26. Nov.
31. August	26. Oktober	ca. 15. November	zwischen 3. und 26. Nov.
21. September	3. November	ca. 26. November	(zwischen 3. und) 26. Nov. ⁴⁾
7. Oktober	26. November	ca. 11. Dezember	zwischen 10. und 24. Dez.
21. Oktober	26. November	Ende Dez. (unregelmäßig geschößt)	zwischen 24. und 29. Dez.
5. November	4. Dezember	Ende Dez. bis Anfang Jan. (unregelmäßig geschößt)	zwischen 24. und 29. Dez.
19. November	10. Dezember	Ende Jan. (ziemlich regelmäßig geschößt)	zwischen 25. Jan. u. 2. Febr.
4. Dezember	29. Dezember	Im Laufe des März äußerst unregelmäßig geschößt	zwischen 2. und 9. März

¹⁾ Entwicklungsstadium der Nährpflanze und Rostbefall wurden an folgenden Beobachtungstagen festgestellt: **1909**: 12., 20. IV.; 1., 10., 28. V.; 15. VI.; 1., 13., 22. VII.; 4., 11., 29. VIII.; 10., 21. IX.; 8., 19., 26. X.; 3., 26. XI.; 4., 10., 24., 29. XII.; **1910**: 3., 8., 14., 25. I.; 9., 16. II.; 2., 9., 17., 25. III.; 11., 25. IV.

²⁾ An den vorherliegenden Ablesungstagen, die aus Anmerkung 1 zu ersehen sind, waren die Pflanzen frei von *Puccinia coronifera*.

³⁾ An dem zuerst genannten Beobachtungstag wurde noch ausschließlich *Uredo*, an dem zweiten Beobachtungstag außer *Uredo* auch beginnende Teleutobildung festgestellt.

⁴⁾ Die Klammer bedeutet, daß der Beginn der Teleutosporenbildung erst unmittelbar vor dem außerhalb der Klammer stehenden Datum eingesetzt hat.

Der anfänglichen Uredobildung folgt also auch hier stets in einem bestimmten Entwicklungsstadium der Nährpflanze die Teleutobildung. Und zwar ist es nicht, wie bei *Puccinia triticina* auf Weizen das Entwicklungsstadium kurz vor dem Ausschossen, in welchem die erste Teleutosporenbildung er-

folgt, sondern bei *Puccinia coronifera* auf Uruguayhafer fällt der Beginn der Teleutosporenbildung meist annähernd mit dem Zeitpunkt des Ausschossens zusammen.

Weit unübersichtlicher gestaltete sich nun die Teleutosporenbildung von *Puccinia coronifera* auf Hafersorten mitteleuropäischen Ursprungs bei Anbau in Uruguay. Es seien daher im folgenden die Beobachtungen an einer deutschen Hafer-sorten (Hafer Beseler II) während der Jahre 1907/10 zusammengestellt. Die übrigen deutschen und mitteleuropäischen Sorten zeigten annähernd das gleiche Bild; sie stimmen mit Hafer Beseler II auch in dem zeitweis äußerst starken und die Pflanzen direkt abtötenden Auftreten von *Puccinia coronifera* überein, während der oben erwähnte Uruguayhafer gegen diese Rostart ungleich widerstandsfähiger war.

Das jeweilige Datum des ersten Auftretens von *Uredo coronifera* ist in der folgenden Tabelle nicht mit aufgenommen; es genügt der Hinweis, daß in allen Versuchen und Aussaaten bereits die jungen Keimpflanzen einen mehr oder minder starken Befall durch *Uredo coronifera* aufwiesen.

Auf Grund der in Tabelle III (s. S. 76 bis 79) gegebenen Zusammenstellung lassen sich in der Teleutosporenbildung von *Puccinia coronifera* auf deutschen Hafersorten folgende extreme Fälle unterscheiden:

1. Es tritt überhaupt keine Teleutosporenbildung ein (z. B. Aussaat vom 25. April 1907, 25. Februar 1909). In diesem Fall war die Schädigung der Haferpflanzen durch *Puccinia coronifera* so stark, daß sie überhaupt nicht zum Schossen und Blühen kamen. Mit der Unterdrückung des Schossens der Nährpflanze wurde also auch die Teleutosporenbildung des Rostpilzes unterdrückt.

2. Es tritt eine regelmäßige Teleutobildung ein, deren Beginn eine oder einige wenige Wochen vor dem Ausschossen der Haferpflanzen stattfindet. (Aussaaten von Mitte Dezember 1907, 28. Dezember 1908, 21. September 1909 bis 5. Januar 1910.) In diesem Fall ermöglicht sowohl die warme Jahreszeit wie auch der relativ geringe Befall durch *Puccinia coronifera* ein mehr oder minder regelmäßiges Schossen, Blühen und Reifen. Die Teleutosporenbildung setzt dann in dem Stadium

Tabelle III.

Beginn der Teleutosporenbildung von *Puccinia coronifera*
auf Hafer Beseler II.

(Kontinuierliche Aussaatversuche auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago, 1907—1910.)

Datum der Saat	Datum und Art des Schossens der Haferpflanzen	Beginn der Teleutosporenbildung	Bemerkungen
13. März 1907	Alle Pflanzen durch Rost im Laufe des Winters und Frühjahrs abgetötet, bevor sie zum Schossen kamen. Anfang Nov. keine lebenden Pflanzen mehr.	Mitte Juni 1907	In den folgenden Monaten keine oder fast keine Neubildung von Teleuto, sondern nur Uredo. Erst Mitte Oktober wurde wieder Neubildung von Teleuto beobachtet.
25. April 1907	Nicht geschossen, da durch Rost Anfang November 1907 fast völlig vernichtet.	—	Beobachtet bis Ende November 1907, bis zu dieser Zeit nur Uredo, keine Teleuto.
2. Juli 1907	Ein kleiner Teil der Halme im Laufe des November 1907 geschossen, bei weitem der größte Teil durch Rost vorzeitig vernichtet.	Zwischen 15. und 20. Oktober 1907	Teleutosporenbildung auch in den folgenden Wochen sehr unregelmäßig, die Blätter wurden meist durch Uredo coronifera abgetötet und vertrocknen ohne vorherige Teleutobildung.
Mitte Dez. 1907	Ende Februar 1908 ziemlich regelmäßig geschossen.	Zwischen 1. u. 12. Februar 1908	Von Ende Februar bzw. Anfang März an starke Teleutosporenbildung.
19. Mai 1908	Beobachtet bis 5. November 1908, bis zu dieser Zeit nicht geschossen, Pflanzen durch Rost so gut wie vernichtet.	—	Beobachtet bis 5. November 1908, bis zu dieser Zeit nur Uredo, nirgends Teleuto.
8. Juni 08	do.	—	do.
10. Juli 08	do.	—	do.
5. Sept. 1908	Mitte Dezember 1908 geschossen.	Beobachtung fehlt	Beobachtet bis 5. November 1908, bis zu dieser Zeit nur Uredo, keine Teleuto.
28. Dez. 1908	Im Spätsommer regelmäßig geschossen, Datum nicht mehr feststellbar	Beobachtung fehlt	Mitte März 1909 nicht unbedeutend, Ende März überwiegend, Ende April fast ausschließlich Teleuto.

Tabelle III (Fortsetzung).

Datum der Saat	Datum und Art des Schossens der Haferpflanzen	Beginn der Teleutosporenbildung	Bemerkungen
30. Januar 1909	Durch Rost Ende Juni 1909 abgetötet, bevor die Pflanzen geschoßt hatten. Der äußerst starke Rostbefall setzte Anfang April ein, zu welcher Zeit die Pflanzen dicht vor dem Schossen standen.	Zwischen 22. und 30. März 1909	In den folgenden Monaten bis zum Absterben der Pflanzen ganz überwiegende Uredobildung, fast gar keine Teleutobildung.
25. Febr. 1909	Nicht geschoßt, durch Rost im Laufe des Winters und beginnenden Frühjahrs abgetötet.	—	Bis zum Absterben der Pflanzen (Anfang Oktober 1909) keine Teleutobildung beobachtet.
22. März 1909	Durch Rost fast völlig vernichtet, einige wenige Halme schossen im Oktober 1909 und noch später.	Zwischen 29. Aug. u. 10. Sept. 1909	Teleutosporenbildung in den folgenden Wochen sehr schwach und unregelmäßig.
1. April 09	do.	do.	do.
27. April 1909	Durch Rost fast völlig vernichtet, einige wenige Halme schossen Ende Oktober 1909 und noch später.	Zwischen 21. Sept. u. 8. Okt. 1909	do.
5. Mai 1909	Durch Rost fast völlig vernichtet, einige wenige Halme schossen im November.	Zwischen 8. und 19. Okt. 1909	do.
15. Juli 1909	do.	Zwischen 26. Okt. u. 3. Nov. 1909	do.
30. Juli 1909	Der kleinere Teil schoßt Ende November/Anfang Dezember, der größere Teil, durch Rost vernichtet, kommt nicht dazu, sondern stirbt vorher ab.	do.	do.
17. August 1909	Ein Teil schoßt Anfang Dezember 1909, der größere Teil kommt wegen Rost nicht zum Schossen.	do.	Teleutosporenbildung bis Anfang Dezember sehr schwach, von da an stärker werdend.

Tabelle III (Fortsetzung).

Datum der Saat	Datum und Art des Schossens der Haferpflanzen	Beginn der Teleutosporenbildung	Bemerkungen
31. August 1909	Etwa am 10. Dezember 1909 regelmäßig geschoßt, vorher durch Rost stark gelitten.	Zwischen 26. Okt. u. 3. Nov. 1909	Von Anfang Dezember an regelmäßig Teleutosporenbildung.
21. Sept. 1909	Mitte Dezember 1909 regelmäßig geschoßt, trotz anfänglich starkem Rostbefall.	Zwischen 26. Nov. u. 4. Dez. 1909	Von Mitte Dezember an regelmäßige Teleutosporenbildung, Mitte Januar 1910 nur Teleuto.
7. Oktober 1909	20. Dezember 1909 ziemlich regelmäßig geschoßt.	Zwischen 4. und 10. Dez. 1909	Von Mitte Dezember an regelmäßige Teleutosporenbildung, Ende Januar 1910 nur Teleuto.
21. Oktober 1909	Anfang Januar 1910 ziemlich regelmäßig geschoßt.	Zwischen 10. und 24. Dez. 1909	In den folgenden Wochen regelmäßige Teleutobildung, Anfang Februar nur Teleuto.
5. Nov. 1909	do.	Zwischen 29. Dez. 09 u. 3. Jan. 10	do.
19. Nov. 1909	25. Januar 1910 ziemlich regelmäßig geschoßt.	Zwischen 14. und 25. Jan. 1910	In den folgenden Wochen regelmäßige Teleutobildung, Ende Februar fast nur Teleuto.
4. Dez. 1909	Mitte Februar 1910 unregelmäßig geschoßt, weniger durch Rost als durch Heuschrecken und Hitze stark gelitten.	Zwischen 25. Jan. u. 9. Febr. 1910	In den folgenden Wochen regelmäßige Teleutobildung, Ende März nur Teleuto.
22. Dez. 1909	Anfang März 1910 ziemlich regelmäßig geschoßt.	Zwischen 9. und 16. Febr. 1910	In den folgenden Wochen regelmäßige Teleutobildung, Ende April fast nur Teleuto.
5. Januar 1910	Etwa 1. April 1910 unregelmäßig schossend.	Zwischen 9. und 17. März 1910	In den folgenden Wochen Zunahme der Teleutobildung, aber am Schluß des Versuches (25. April 10) noch sehr viel Uredo vorhanden.
1. Februar 1910	Versuch am 25. April 1910 vorzeitig abgebrochen. Pflanzen kolossal stark rostig, vollständig braun, absterbend, dürften, obwohl dicht davor, auf keinen Fall zum Schossen kommen.	Zwischen 25. März u. 11. April 1910	Am Schluß des Versuches (25. April 1910) nicht unbedeutende Teleutobildung, aber Uredo bei weitem überwiegend.

Tabelle III (Fortsetzung).

Datum der Saat	Datum und Art des Schossens der Haferpflanzen	Beginn der Teleutosporenbildung	Bemerkungen
15. Februar 1910	Versuch am 25. April 1910 vorzeitig abgebrochen. Pflanzen kolossal stark rostig, vollständig braun, absterbend, dürften auf keinen Fall zum Schossen kommen.	Zwischen 11. und 25. April 1910	Am 25. April 1910 ganz schwache Teleutobildung, dagegen äußerst starker Uredobefall.
Mitte März 1910	Versuch am 25. April 1910 vorzeitig abgebrochen.	—	Bis 25. April 1910 keine Teleutobildung beobachtet.

kurz vor dem Ausschossen der Haferpflanzen ein, ähnlich wie die Teleutobildung von *Puccinia triticina* auf Weizen.

Diese beiden Fälle stehen durchaus in Einklang mit den bisherigen Feststellungen über den Einfluß des Entwicklungsstadiums der Nährpflanze auf die Auslösung der Teleutobildung. Scheinbare Unregelmäßigkeiten ergeben sich aber dann, wenn ein sehr starker Rostbefall das Schossen nicht völlig oder dauernd verhindert, sondern nur in unbestimmter Weise hinauszögert. Die von *Uredo coronifera* braunen Pflanzen stehen dann oft wochenlang auf demselben Stadium, machen anscheinend Anstalten zum Schossen, leiden dann aber wieder unter Rost so stark, daß sie den Prozeß des Schossens nicht zu Ende führen können. In diesem Fall kann Teleutobildung beobachtet werden, ohne daß die Pflanzen zunächst zum Schossen schreiten, indem das Schossen wohl eingeleitet, die Pflanze dann aber so geschwächt wird, daß sie doch nicht zum Schossen kommt. Besonders lehrreich sind auch gewisse Beobachtungen des Winters 1907. Der am 13. März 1907 gesäte Hafer zeigte im Beginn seiner Entwicklung zunächst sehr stark *Uredo coronifera*, von Ende Mai an, mit dem Eintritt kühleren Wetters ein wenig schwächer. Anfang Juni trat plötzlich anormal warmes Wetter ein und im unmittelbaren Anschluß daran wurde beginnende Teleutosporenbildung beobachtet. In den folgenden Monaten war dann entweder das winterliche Klima, d. h. die niederen Temperaturen oder der sehr starke Rostbefall dem Schossen

dauernd ungünstig, so daß ein Schossen überhaupt nicht erfolgte. In Übereinstimmung damit wurde in den folgenden Monaten Juli bis September keine oder fast keine Neubildung von Teleuto, sondern wiederum nur Uredo beobachtet. Die Mitte Juni beobachtete schwache Teleutobildung dürfte also mit hoher Wahrscheinlichkeit so zu erklären sein, daß das plötzlich einsetzende warme Wetter die Pflanze zum ersten Beginn des Schoßprozesses veranlaßte, dieser Prozeß dann aber wegen der kurz darauf beginnenden Verschlechterung der Lebensbedingungen der Haferpflanzen nicht zu Ende geführt werden konnte. Die einsetzende Teleutosporenbildung wäre also hier sozusagen ein Indikator für gewisse Vorgänge in der Wirtspflanze, die sich dem Beobachter sonst kaum verraten.

So ergibt auch im vorliegenden Fall die genauere Betrachtung der ganzen Umstände, daß eine Ausnahme von der Regel: Einsetzen der Teleutosporenbildung bei Eintreten eines bestimmten und stets gleichen Entwicklungsstadiums der Nährpflanze nicht vorliegt.

Aus dieser Gesetzmäßigkeit heraus erklärt sich nun zunächst ohne weiteres die oben bereits erwähnte Tatsache, daß Teleutobildung von *Puccinia coronifera* und *tritricina* auf Getreidefeldern bzw. den Parzellen des Versuchsfeldes nicht während des ganzen Jahres, sondern nur in gewissen Jahreszeiten, vor allem im Frühjahr zu beobachten war. Zunächst sei noch darauf hingewiesen, daß eine einmal eingeleitete Teleutosporenbildung — normales Schossen, Blühen und Reifen des Getreides vorausgesetzt — in den folgenden Wochen einen gleichmäßigen steten Fortgang nimmt, bis spätestens mit einsetzender Vollreife der Getreidepflanzen überhaupt keine Uredolager mehr existieren. Der Beginn der Teleutosporenbildung fällt also in das Entwicklungsstadium kurz vor dem Schossen, die Fortsetzung und das Ende in die älteren Stadien der Nährpflanze. Dementsprechend kann eine Teleutosporenbildung natürlich nicht in denjenigen Jahreszeiten beobachtet werden, in welchen aus klimatischen oder sonstigen Gründen schossende oder ältere Pflanzen nicht vorhanden sind; es ist das im La Plata-Gebiet im allgemeinen der Winter. Im Frühjahr und beginnenden

Sommer andererseits, wo die Zahl der schossenden und reifenden Getreidepflanzen ihr Maximum erreicht, muß auch die Teleutosporenbildung ihren Höhepunkt aufweisen. So erklärt sich die abwechselnd stärkere und schwächere, oder ganz fehlende Teleutobildung im Wechsel der Jahreszeiten nicht durch eine direkte Beeinflussung der Rostpilze durch klimatische Faktoren, sondern auf dem Umweg einer Beeinflussung der Entwicklung der Nährpflanze durch das Klima.

Der subtropische Winter Uruguays wirkt also in der Weise, daß er das Schossen der Pflanzen und damit die Teleutosporenbildung bis in das beginnende Frühjahr hinauszögert. Leitet man in geeigneter Weise das Schossen der Pflanzen im Winter ein, so kann man auch in dieser Jahreszeit Teleutosporenbildung erzwingen. Ich habe derartige Versuche im Winter 1909 mit Heines Kolben Sommerweizen in sehr einfacher Weise so durchgeführt, daß die zu diesem Zweck eingetopften Pflanzen während der Nacht der Einwirkung der niederen nächtlichen Temperaturen entzogen wurden, indem die am Tage im Freien befindlichen Pflanzen von Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang in ein ungeheiztes Zimmer des Institutes eingestellt wurden. Während die nicht so behandelten Pflanzen erst Ende Oktober schoßten, und in den ersten Tagen des Oktober den Beginn der Teleutobildung von *Puccinia triticina* zeigten, ließen sich an den in der angegebenen Weise behandelten Versuchspflanzen die ersten Bildungen von Teleutosporen bereits Anfang August, also mitten im Winter beobachten.

Man kann übrigens im La Plata-Gebiet zuweilen auch an frei wachsenden Getreidepflanzen mitten im Winter Teleutosporenbildung beobachten. So weit nicht besondere klimatische Verhältnisse (vgl. das oben erwähnte Beispiel des Verhaltens von *Puccinia coronifera* im Winter 1907), vor allem ein plötzliches Ansteigen der Temperatur, dafür verantwortlich zu machen sind, handelt es sich bei den Teleutosporenbildung zeigenden Pflanzen fast ausschließlich um solche, denen eine besonders geschützte Lage die Möglichkeit des Schossens und damit den Rostpilzen die Möglichkeit der Teleutosporenbildung bot.

Es kann natürlich kein Zufall sein, wenn der Beginn der

Teleutosporenbildung dicht vor den Beginn des Ausschossens der Getreidepflanzen oder mit diesem zusammenfällt. Eine nähere Betrachtung des Verlaufes der Teleutosporenbildung an einer einzelnen Pflanze gibt uns Aufschluß über diesen inneren Zusammenhang.

Die Teleutosporenbildung von *Puccinia coronifera* und *P. triticina* beginnt regelmäßig an den älteren Blattspreiten und schreitet dann allmählich nach oben vor, so daß das oberste, jüngste Blatt zuletzt von der Uredo- zur Teleutobildung übergeht. In derselben Reihenfolge vollzieht sich die Teleutosporenbildung an den Blattscheiden und Stengelteilen, wobei zu bemerken ist, daß die Blattscheiden später als die zugehörigen Blattspreiten die ersten Teleutolager zeigen. Die Reihenfolge an den einzelnen Teilen ist also im allgemeinen folgende:

Unterste Blattspreiten;

Blattspreiten der mittleren Blätter und unterste Blattscheiden;

Oberste Blattspreiten und mittlere Blattscheiden;

Oberste Blattscheiden (und eventl. Halmteile).

Dieses Bild des Verlaufs der Teleutosporenbildung vollzieht sich je nach der Jahreszeit verschieden schnell, im Frühjahr langsamer als im Hochsommer; es vollzieht sich aber in allen Fällen in der gleichen Reihenfolge und zeigt so völligen Parallelismus zur Entwicklung der Pflanze selbst. In derselben Ordnung, in welcher die Stoffabwanderung aus den Blättern nach dem Halme, aus dem Halme nach dem Fruchtstand erfolgt, und damit in der Reihenfolge von unten nach oben die einzelnen Teile der Pflanze funktionslos werden und dies durch Entfärbung kenntlich machen, genau in derselben Ordnung vollzieht sich der Verlauf der Teleutosporenbildung. Die Übereinstimmung geht so weit, daß sich nicht nur Unterschiede zwischen Blattspreite und Blattscheide, sondern z. B. auch die feineren Unterschiede zwischen Blattober- und Blattunterseite in Verschiedenheiten der Teleutobildung bemerkbar machen. Im Stadium der Milchreife kann man z. B. an den jüngeren Blättern von Weizenpflanzen häufig beobachten, daß die Blattoberseite noch grün ist, während sich die Unterseite bereits gelblich verfärbt hat; in Übereinstimmung damit steht die Beobachtung, daß die Teleutobildung auf der Blattoberseite meist einige Tage später stattfindet als auf der Blattunterseite.

Dieser völlige Parallelismus zwingt zu der Annahme, daß der Eintritt der Teleutosporenbildung durch das Fortwandern der Assimilationsprodukte und sonstigen für die Fruchtbildung der Nährpflanze wichtigen Stoffe bedingt wird, also, um den von P. Magnus¹⁾ gewählten Ausdruck zu gebrauchen, an eine Erschöpfung der Nährpflanze gebunden ist. Da nun weiter dieses Fortwandern sich zuerst in den untersten Blattspreiten einstellt, und zwar annähernd in der Zeit oder kurz vor der Zeit, in welcher die Pflanze ausschößt, so liegt hierin die Erklärung, warum Beginn der Teleutosporenbildung und Schossen der Nährpflanze in zeitlichem Zusammenhang stehen. Dieser Zusammenhang zwischen Entwicklungszustand der Nährpflanze und ihrer Teile einerseits und der Teleutosporenbildung andererseits ist so offenkundig und gesetzmäßig — ich habe ihn auch jetzt in Deutschland hundertfältig feststellen können —, daß ich mich immer gewundert habe, daß er den zahlreichen Beobachtern der Getreiderostpilze bisher entgangen ist. Es muß das um so mehr Verwunderung erregen, als sich in den bisherigen Veröffentlichungen vielfach Tatsachen angeführt finden, die auf einen solchen Zusammenhang mit Notwendigkeit hinweisen müßten. So deuten vor allem die in den verschiedenen Veröffentlichungen anzutreffenden Abbildungen auf Beziehungen zwischen Teleutosporenbildung und Entwicklungsstadium der betreffenden Pflanzenteile; ich verweise auf die Abbildungen in Eriksson und Henning²⁾ »Getreideroste«, noch mehr auf die sehr schönen, von H. Sjöberg und J. Eriksson³⁾ nach der Natur gezeichneten Habitusbilder der verschiedenen Braunrostformen (*Puccinia dispersa*, *P. triticina*, *P. bromina*, *P. agropyrina*, *P. holcina*, *P. triseti*), wo jedes Mal die Uredolager auf kräftig grünen, die Teleutolager aber auf vergilbenden oder vergilbten Pflanzenteilen zur Darstellung gelangt sind. Trotzdem finden wir den Gedanken einer Abhängigkeit der Teleutosporenbildung vom Entwicklungsstadium

¹⁾ Magnus, P., Verzeichnis der am 15. und 16. Juni 1889 bei Tangermünde beobachteten Pilze. Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg Bd. XXI, S. XXIII u. XXIV.

²⁾ Eriksson und Hennig, 1896.

³⁾ Eriksson, J., Nouvelles études sur la Rouille brune des Céréales. Annales des Sciences Naturelles Bd. IX, 1899, 3 Tafeln.

der Nährpflanze nicht ausgesprochen. Ich selbst habe übrigens, was ich noch erwähnen will, bereits 1907, allerdings an sehr schwer zugänglicher Stelle, diesem Gedanken Ausdruck gegeben¹⁾.

Auf verschiedene Weise habe ich nun versucht, den »Teleutoentwicklungszustand« der Nährpflanze, der sich bei normaler Entwicklung der Pflanzen stets in einem gewissen Alter der Pflanze bzw. ihrer Teile von selbst einstellt, an Keimpflanzen künstlich hervorzurufen. Abschneiden oder Einschneiden der Blattspreiten brachte in keinem Fall Erfolg²⁾; die Blätter vertrockneten ganz oder teilweise, ohne daß es zu einer Teleutobildung kam. Hungerkulturen der in reinem Quarzsand zur Keimung und Entwicklung gebrachten Pflanzen, die dann stark mit *Uredo coronifera* bzw. *U. triticina* infiziert wurden, brachten ebenfalls nur negative Ergebnisse, ebenso Einstellung der normal (in Humuserde im Freien) herangezogenen Pflanzen in einen verdunkelten Raum. Dagegen brachte partielle Verdunkelung in einem Fall einen vollen Erfolg. Haferpflanzen (Hafer Beseler II) waren in Blumentöpfen im Freien herangezogen und als Keimpflanzen stark mit *Uredo coronifera* infiziert; am Versuchsbeginn (23. Dezember 1909) waren die Pflanzen 4 Wochen alt und zeigten je 5—6 Blätter, von denen die ältesten 3—4 ziemlich stark *Uredo coronifera* aufwiesen. Es wurde nun bei 3 Pflanzen das zweitälteste Blatt in ein mit schwarzem Papier umwickeltes und so verdunkeltes Reagenzglas eingeführt, dessen Öffnung dann durch schwarze Watte in lichtdichter Weise verschlossen wurde. Am 2. Januar wurden die Röhrchen entfernt; auf 2 Versuchspflanzen war auf dem verdunkelten Blatt starke Teleutobildung eingetreten. Die nicht

¹⁾ Gaßner, G., Estudio sobre los hongos de la República O. del Uruguay, Revista de Agronomía, II, 1907, S. 117, Referat im Bot. Centralblatt Bd. III, S. 223.

²⁾ Im Gegensatz hierzu hatte Morgenthaler mit der gleichen Methodik bei *Uromyces Veratri* auf *Veratrum album* Erfolg. Worauf die verschiedenen Ergebnisse zurückzuführen sind, läßt sich nicht ohne weiteres sagen, jedoch dürften die verschiedenen Bauverhältnisse der von Morgenthaler und mir benutzten Blätter wohl nicht bedeutungslos sein. Vgl. Morgenthaler, Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen, Centralbl. f. Bakt., Par.-K. u. Inf.-Krankh. II., Bd. 27, 1910, S. 73—92.

so behandelten Kontrollpflanzen zeigten auf den entsprechenden Blättern die erste Teleutobildung erst Anfang Februar.

Unter natürlichen Verhältnissen kann nun auch in einem ganz bestimmten Fall eine Teleutosporenbildung erfolgen, ohne daß ein Zusammenhang zwischen dieser und dem Ausschossen der Nährpflanze vorhanden ist. Dieser Fall liegt bei »sitzen gebliebenen«, d. h. horstförmig wachsenden Wintergetreidepflanzen vor. Wenn man Wintergetreide, z. B. deutsche Winterweizen oder den als subtropisches Wintergetreide anzusprechenden Uruguayhafer nicht in normaler Weise im Herbst oder beginnenden Winter, sondern im Sommer zur Aussaat bringt, so kommen die in dieser Zeit gesäten Pflanzen infolge der fehlenden Einwirkung niederer, das Schossen auslösender Temperaturen zunächst nicht zum Schossen und Blühen, sondern zeigen ein Wachstum, das wir als horstförmig bezeichnen. Erst nachdem diese so »sitzen gebliebenen« Pflanzen im folgenden Winter der Einwirkung niederer Temperaturen ausgesetzt sind, findet im kommenden Frühjahr Schossen und Blüte statt¹⁾.

An derartigen, im Sommer gesäten und darum bis in den Winter hinein horstförmig wachsenden Winterweizen oder Uruguayhafer konnte im Herbst mehrmals eine gewisse Teleutosporenbildung beobachtet werden. In den folgenden Wintermonaten fand dann aber im allgemeinen keine weitere Teleutosporenbildung, sondern nur Uredobildung statt; die Hauptteleutosporenbildung setzt auch hier dann erst im Frühjahr, zur Zeit des Ausschossens mit großer Regelmäßigkeit ein.

Diese im Herbst mehrfach beobachtete vorübergehende Teleutosporenbildung an »sitzen gebliebenen« Getreidepflanzen steht zwar sichtlich in keinem Zusammenhang mit dem erst im Frühjahr erfolgenden Ausschossen dieser Pflanzen, enthält jedoch andererseits auch keinen Widerspruch zu der im obigen festgestellten Regel von der Bedeutung des Entwicklungszustandes der Nährpflanze für die Auslösung der Teleutosporenbildung. Bei der eben erwähnten herbstlichen Teleutosporen-

¹⁾ Näheres über die Abhängigkeit des Schossens winterannueller Getreidepflanzen von niederen Temperaturen siehe Gaßner, Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima. Jahresber. d. Vereinig. f. angew. Bot. Bd. VIII, 1910, S. 195—163.

bildung handelt es sich nämlich stets um die älteren Blätter der betreffenden, horstförmig wachsenden Getreidepflanzen; die weiteren Beobachtungen ergaben dann, daß diese Blätter sich im Laufe der folgenden Tage oder Wochen in ähnlicher Weise verändern wie die Blätter geschoßter und reifender Getreidepflanzen, d. h. daß sie allmählich funktionslos werden und sich verfärben, ohne plötzlich zu vertrocknen. Wir haben es hier also sichtlich mit einem Prozeß zu tun, der mit dem Funktionsloswerden der Blätter reifender Pflanzen identisch ist. Dementsprechend bedeutet die bei »sitzen gebliebenen« Wintergetreide zuweilen ohne Zusammenhang mit dem Schossen dieser Pflanzen eintretende Teleutosporenbildung keine Ausnahme, sondern geradezu eine Bestätigung der allgemeinen Gesetzmäßigkeit der Teleutosporenbildung.

Die Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis*.

In Übereinstimmung mit *Puccinia coronifera* und *P. triticina* ergab sich auch für *P. graminis* die Tatsache, daß die Teleutosporenbildung an das Eintreten eines gewissen Entwicklungsstadiums der Nährpflanze gebunden ist. Jedoch sind aus verschiedenen Gründen die Verhältnisse für *Puccinia graminis* nicht so übersichtliche wie bei den erstbehandelten Rostarten. Es liegt das zunächst daran, daß die ersten Uredoinfektionen nicht wie bei *Puccinia coronifera* und *P. triticina* regelmäßig bereits an jungen Keimlingspflanzen auftreten, sondern je nach Jahreszeit und sonstigen Umständen an jungen Keimpflanzen, an schossenden oder gar reifenden Pflanzen zu beobachten sind. Damit aber müssen sich Unregelmäßigkeiten geltend machen, denn die Möglichkeit der Teleutosporenbildung ist natürlich an das Eintreten einer vorhergehenden Infektion gebunden.

Zur Feststellung desjenigen Entwicklungsstadiums der Nährpflanze, in welchem zuerst Teleuto zu beobachten ist, müssen wir daher für *Puccinia graminis* die Frage, wann die ersten Infektionen eingetreten sind, in besonderer Weise berücksichtigen. Um die folgende Tabelle, in welcher das erste Auftreten von Teleuto *graminis* auf einer deutschen Sommergerste unter

gleichzeitiger Berücksichtigung der ersten Uredoinfektionen dargestellt ist, übersichtlicher zu gestalten, schicke ich hier eine kurze Einteilung der Entwicklung der Getreidepflanze voraus, wie ich sie s. Zt. für meine Untersuchungen in Uruguay aufgestellt und gebraucht habe.

Es bedeutet:

Entwicklungsstadium I: Sehr junge Keimpflanzen bis zu drei Blättern.

„ II: Junge Keimpflanzen von etwa drei bis sechs Blättern.

„ III: Ältere Keimpflanzen.

„ IV: Ältere Pflanzen, die aber noch nicht schossen.

(IVa: Ältere, sog. »sitzengebliebene« Pflanzen. Dieses Stadium findet sich nur bei Winterformen oder diesen nahestehenden Formen der Getreidearten; über die Entstehungsbedingungen dieses Stadiums vgl. die obigen Textausführungen.)

„ V: Schossende und mit dem Blühen beginnende Pflanzen;

„ VI: Pflanzen in Blüte oder gerade abgeblüht, Körner in diesem Fall noch sehr klein.

„ VII: Pflanzen mit grünen Körnern, deren Inhalt beim Zerdrücken wäßrig ist.

„ VIII: Milchreife Pflanzen, d. h. Pflanzen mit äußerlich noch grünen Körnern, deren Inhalt beim Zerdrücken milchig oder dickflüssig-breiig ist.

„ IX: Gelb- bis vollreife Pflanzen, d. h. Pflanzen mit vollentwickelten, nicht mehr grünen Körnern von wachsartiger oder doch noch nicht ganz harter Beschaffenheit.

„ X: Totreife Pflanzen mit harten Körnern.

Diese Einteilung ist der folgenden Tabelle über Beziehungen zwischen Teleutobildung von *Puccinia graminis* und Entwicklungsstadium der Nährpflanze (Svalöfs Hannchen Sommergerste) zugrunde gelegt.

Tabelle IV. Beginn der Teleutobildung von *Puccinia graminis* auf Svalöfs Hannchen-Sommergerste.
(Kontinuierliche Aussaatversuche auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago, Sommer 1909/10.)

Datum der Saat	Datum des Schossens	Erstes Auftreten von <i>Uredo graminis</i>		Erstes Auftreten von <i>Teleuto graminis</i>	
		Datum des ersten Auftretens	Entwicklungs- stadium der Nährpflanze zur Zeit der ersten Feststellung von <i>Uredo graminis</i> ¹⁾	Datum des ersten Auftretens	Entwicklungs- stadium der Nährpflanze zur Zeit der ersten Feststellung von <i>Teleuto graminis</i> ²⁾
15. Juli 09	Ende Oktober 1909	Puccinia graminis fehlt	—	—	—
30. Juli	ca. 3. November	Zwischen 4. und 10. Dez.	(VIII-)IX	Zwischen 4. und 10. Dez.	(VIII-)IX
17. August	ca. 11. November	Zwischen 26. Nov. u. 4. Dez.	(VII-)VIII	Zwischen 4. und 10. Dez.	(VIII-)IX
31. August	ca. 15. November	Zwischen 4. und 10. Dez.	(VII-)VIII	Zwischen 10. und 24. Dez.	(VIII-)IX
21. Sept.	ca. 1. Dezember	Zwischen 10. und 24. Dez.	(VI-)VIII	Zwischen 10. und 24. Dez.	(VI-)VIII
7. Okt.	ca. 7. Dezember	Zwischen 10. und 24. Dez.	(V-)VII	Zwischen 24. und 29. Dez.	(VII-)VIII
21. Okt.	ca. 20. Dezember	Zwischen 10. und 24. Dez.	(IV-)V	Zwischen 3. und 8. Jan.	(VII-)VIII
5. Nov.	ca. 31. Dez. (unregelmäßig geschößt)	Zwischen 24. und 29. Dez.	(IV/V-)IV/VI	Zwischen 14. und 25. Jan.	(VII-)VIII
12. Nov.	ca. 20. Januar 1910	Zwischen 29. Dez. und 3. Jan.	(III-)IV	Zwischen 9. und 16. Febr.	(VII/VIII-)VIII/IX
4. Dez.	Anfang Febr. (unregelmäßig geschößt)	Zwischen 29. Dez. und 3. Jan.	(II) II	Zwischen 16. Febr. u. 2. März	(VI/VII-)VIII/IX
22. Dez.	ca. 20. Februar	Zwischen 3. und 8. Jan.	(I) I	Zwischen 2. und 9. März	(VII-)VIII
5. Jan. 10	Anfang März	Zwischen 14. und 25. Jan.	(I) I	Zwischen 17. und 25. März	(VII-)VIII
1. Febr.	ca. 12. April	Zwischen 9. und 16. Febr.	(I) I	Zwischen 11. und 25. Apr.	(IV/V-)VII
15. Febr.	Versuch am 25. April vor- zeitig abgebrochen	Bis 25. Apr. Puccinia graminis fehlend	—	—	—
Mitte März	do.	do.	—	—	—

¹⁾ Das in Klammern beigefügte Entwicklungsstadium entspricht dem ersten Datum, an dem noch keine *Uredo graminis* vorhanden waren, das außerhalb der Klammer befindliche Entwicklungsstadium ist dasjenige an dem zweitgenannten Ablesungstage, an dem zum ersten Male *Uredo graminis* festgestellt wurde.

²⁾ Das in Klammern beigefügte Entwicklungsstadium entspricht dem ersten Datum, an dem noch kein *Teleuto* beobachtet wurde, das außerhalb der Klammer angeführte Entwicklungsstadium ist dasjenige an dem zweitgenannten Ablesungstage, an dem zum ersten Male *Teleuto graminis* festgestellt wurde.

Die vorstehende Tabelle zeigt zunächst ohne weiteres, daß auch bei *Puccinia graminis* die Teleutobildung an das Erreichen eines gewissen Entwicklungsstadiums der Nährpflanze gebunden ist; denn die jungen Gerstenpflanzen zeigen stets nur *Uredo*. Während nun aber die Teleutobildung von *Puccinia triticina* und *P. coronifera* im allgemeinen in dem »Entwicklungsstadium kurz vor dem Ausschossen«, d. h. beim Übergang von Stadium IV zu Stadium V in der oben gegebenen Einteilung, einsetzt, läßt sich eine solche für *Puccinia graminis* stets erst in einem ungleich vorgeschrittenen Stadium, zum mindesten Stadium VI, meist Stadium VII—VIII, d. h. an reifenden Pflanzen beobachten.

Wie oben erwähnt, müssen naturgemäß die in Tabelle IV ebenfalls enthaltenen Angaben über das erste Auftreten von *Uredo graminis* entsprechend berücksichtigt werden. Es ist ohne weiteres zu sehen, daß im Hinblick auf die späten Infektionen in den Aussaaten vom 30. Juli bis 31. August Teleutobildung in früheren Stadien als Stadium VII bzw. VIII nicht möglich war. Anders liegt die Sache jedoch in den folgenden Versuchen, vor allem den Aussaaten vom 19. November bis 1. Februar, in denen *Puccinia graminis* bereits auf jungen Keimpflanzen vorkommt; diese Versuche zeigen denn auch in einwandsfreier Weise, daß die Teleutobildung von *Puccinia graminis* an ein besonders weit vorgeschrittenes Entwicklungsstadium der Nährpflanze gebunden ist.

Die entsprechenden Beobachtungen auf Weizen und Hafer stehen im Einklang mit den soeben erwähnten auf Gerste: Die Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* beginnt stets in einem späteren Entwicklungsstadium der Nährpflanze als diejenige von *Puccinia coronifera* und *P. triticina*.

Zur Beurteilung dieser Feststellung muß nun zunächst darauf hingewiesen werden, daß das Auftreten von *Puccinia graminis* an sich von dem der anderen Rostarten etwas verschieden ist. *Puccinia coronifera* und *P. triticina* finden sich in erster Linie auf Blattspreiten und Blattscheiden, *Puccinia graminis* im allgemeinen weniger auf Blattspreiten als auf Blattscheiden und Stengelteilen. Dementsprechend bilden sich die ersten Teleutolager von *Puccinia coronifera* und *P. triti-*

cina regelmäßig auf den ältesten Blattspreiten, die von *Puccinia graminis* sehr oft erst auf den ältesten Blattscheiden, auf diesen natürlich ausschließlich, wenn auf den Blattspreiten überhaupt keine *Uredo graminis* vorhanden war. Aber auch in den Fällen, in denen *Uredo graminis* vorher auf Blattspreiten auftrat, setzt die Teleutosporenbildung häufig erst auf den Blattscheiden ein, da die auf den Blattspreiten vorhandenen Uredolager sehr häufig ohne darauffolgende Teleutobildung ausstäuben, so z. B. regelmäßig auf Uruguayhafer, weiter vielfach auf Gerste, nicht so häufig auf Weizen. So war bei *Puccinia graminis* die Teleutobildung auf Blattscheiden stets eine häufigere Erscheinung als auf Blattspreiten. Da nun die Blattscheiden später funktionslos werden als die Blattspreiten, so muß schon aus diesem Grund der Beginn der Teleutobildung von *Puccinia graminis* in ein späteres Entwicklungsstadium der Nährpflanze fallen als derjenige von *Puccinia coronifera* und *P. triticina*.

Es ist das jedoch nicht der alleinige Grund; vielmehr zeigten die näheren Beobachtungen, insbesondere vergleichende Beobachtungen des Auftretens von *Teleuto graminis* einerseits und von *Teleuto triticina* bzw. *T. coronifera* an den gleichen Pflanzenteilen andererseits, daß die Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* in der Tat an etwas andere Bedingungen, nämlich an einen höheren Erschöpfungszustand der befallenen Pflanzenteile gebunden ist als diejenige der beiden anderen Rostarten, und daß vor allem auch aus diesem Grunde die Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* in ein späteres Entwicklungsstadium der Nährpflanze fallen muß als diejenige von *Puccinia coronifera* und *P. triticina*.

Zu vergleichenden Beobachtungen über das zur Auslösung der Teleutosporenbildung nötige Erschöpfungstadium der einzelnen Pflanzenteile eignen sich am besten die Blattscheiden; denn an diesen finden sich sowohl *Puccinia graminis* wie *P. triticina* bzw. *P. coronifera* neben- und durcheinander. In der folgenden Tabelle sind Beobachtungen über die Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* und *P. triticina* auf Blattscheiden von Weizenpflanzen verschiedener Entwicklungsstadien zusammengestellt; um gleichzeitig zu zeigen, daß Sorten-

unterschiede keine Ausnahme von der Gesetzmäßigkeit der Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* bedingen, habe ich aus dem umfangreichen Versuchsmaterial die Beobachtungen an einem Sortenanbauversuch mit sieben verschiedenen Weizensorten ausgewählt. Die Aussaat der Parzellen war am 14. Juni 1909 auf dem, meinem Versuchsfelde benachbarten Versuchsfeld für Acker- und Pflanzenbau erfolgt. Es handelt sich um einen gewöhnlichen landwirtschaftlichen Sortenanbauversuch, der mir durch die Freundlichkeit des Versuchsanstellers, Prof. Dammann-Montevideo, zu Rostbeobachtungszwecken zur Verfügung gestellt war.

Nach den Ergebnissen der folgenden Tabelle (s. S. 92) ist der Zeitpunkt des Beginns der Teleutosporenbildung für *Puccinia graminis* und für *P. triticina* an den gleichen Pflanzenteilen nicht derselbe, sondern in gesetzmäßiger Weise verschieden. Die gleichen Blattscheiden, welche *Puccinia triticina* bereits in Teleuto zeigen, tragen vorläufig *Puccinia graminis* noch längere Zeit in Uredo, und erst in einem späteren Stadium geht die hier befindliche *P. graminis* zur Teleutosporenbildung über. Daraus folgt, daß die Bedingungen der Teleutosporenbildung von *Puccinia graminis* und *P. triticina* wohl prinzipiell gleich, aber graduell oder quantitativ voneinander verschieden sind; *Puccinia graminis* erfordert zum Eintritt der Teleutosporenbildung einen ungleich weiter vorgeschrittenen Erschöpfungszustand der betreffenden Pflanzenteile als *Puccinia triticina*.

Diese Beobachtung wurde in allen Versuchen und an allen Pflanzenteilen, an denen *Puccinia graminis* und *P. triticina* nebeneinander vorkamen, in durchaus gleicher Weise gemacht; es ließ sich sogar weiter feststellen, daß Pflanzenteile, welche bereits Teleuto *triticina* zeigten, noch Neubildung von Uredolagern der *P. graminis* aufwiesen, also durch diesen Rost noch infizierbar waren.

In der gleichen Weise wie *Puccinia graminis* und *P. triticina* wurden auch *P. graminis* und *P. coronifera* in bezug auf die Bedingungen der Teleutosporenbildung miteinander verglichen. Hafersorten mitteleuropäischer (deutscher) Herkunft eigneten sich nicht dazu, weil auf diesen *Puccinia*

Tabelle V. Auftreten von Teleuto
auf den Blattscheiden
Datum der Saat:

Weizen- sorte	Ablesung vom 28. November			Ablesung vom 4. Dezember		
	Ent- wicklungs- stadium der Nähr- pflanze	Sporenform von		Ent- wicklungs- stadium der Nähr- pflanze	Sporenform von	
		<i>Puccinia tri- ticina</i>	<i>Puccinia gra- minis</i>		<i>Puccinia tri- ticina</i>	<i>Puccinia graminis</i>
Trigo australiano	VII—VIII	fast nur Teleuto, Uredo selten	nur Uredo	VIII	nur Teleuto	nur Uredo
Trigo blanco	VII—VIII	fast nur Teleuto, Uredo selten	nur Uredo	VIII	fast nur Teleuto, Uredo sehr selten	nur Uredo
Trigo del Chubut	VIII	nur Teleuto	Uredo und Teleuto, Teleuto noch selten	VIII	nur Teleuto	Uredo und Teleuto, Uredo bei weitem überwiegend
Trigo can- dial	VII—VIII	fast nur Teleuto, Uredo selten	nur Uredo	VIII	nur Teleuto	nur Uredo
Trigo ruso	VI	fast nur Uredo, Teleuto im ersten Beginn	nur Uredo	VII	Uredo und Teleuto	nur Uredo
Trigo del pais	VII—VIII	fast nur Teleuto, Uredo selten	nur Uredo	VIII	nur Teleuto	nur Uredo
Trigo Ri- vetti Vir- guen	IV—V	nur Uredo	<i>P. graminis</i> noch fehlend	V	fast nur Uredo, Teleuto im ersten Beginn	nur Uredo

graminis nur äußerst selten auftrat und vor allem niemals Teleutobildung aufwies. Besser geeignet war der Uruguayhafer, auf dem namentlich im Spätsommer 1909/10 ziemlich starkes Auftreten von *P. graminis* festgestellt wurde. Allerdings war auch auf diesem eine Teleutobildung nicht immer zu beobachten, da in vielen Fällen, so regelmäßig auf den Blattspreiten, die Uredopusteln ausstäubten, ohne zur Teleutobildung zu schreiten. Im März und April 1910 wurde jedoch an Blattscheiden in genügendem Maße Teleutobildung von *P. graminis* und *P. coronifera* nebeneinander festgestellt, wo-

riticina und Teleuto graminis
 von Weizenpflanzen.
 4. Juni 1909.

Ablesung vom 10. Dezember			Ablesung am 27. Dezember		
Entwicklungs- stadium der Nähr- pflanze	Sporenform von		Entwicklungs- stadium der Nähr- pflanze	Sporenform von	
	Puccinia tri- ticina	Puccinia gra- minis		Puccinia tri- ticina	Puccinia gra- minis
III—IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto	X	nur Teleuto	nur Teleuto
III—IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto	X	nur Teleuto	fast nur Teleuto, Uredo in Spuren
IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto, Uredo selten	X	nur Teleuto	nur Teleuto
III—IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto	X	nur Teleuto	nur Teleuto
II—VIII	Uredo und Teleuto, Teleuto überwiegend	nur Uredo	X	nur Teleuto	fast nur Teleuto, Uredo in Spuren
III—IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto	X	nur Teleuto	nur Teleuto
V—VI	fast nur Uredo, Teleuto im Beginn	nur Uredo	IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto

rüber die folgende Tabelle (s. S. 94) berichtet. Ein noch geeigneteres Objekt hätte übrigens *Lolium temulentum* abgegeben, auf dem im Sommer und Herbst *Puccinia coronifera* und *P. graminis* regelmäßig neben- und durcheinander vorkommen.

Die folgende Zusammenstellung (Tabelle VI) enthält vergleichende Beobachtungen über die Teleutosporenbildung von *Puccinia coronifera* und *P. graminis* auf Uruguayhafer; die mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich ausschließlich auf die Blattscheiden, wo beide Rostarten nebeneinander auftraten.

Tabelle VI.

Auftreten von *Telento coronifera* und *Telento graminis* auf Blattscheiden des Uruguay-Hafers.
(Versuchsfeld Montevideo-Sayago, Beobachtungen vom März und April 1910.)

Datum der Saat	Ablesung vom 2. März			Ablesung vom 9. März			Ablesung vom 17. März		
	Entwick- lungsstadium der Nährpflanze	<i>Puccinia coronifera</i>	<i>Puccinia graminis</i>	Entwick- lungsstadium der Nährpflanze	<i>Puccinia coronifera</i>	<i>Puccinia graminis</i>	Entwick- lungsstadium der Nährpflanze	<i>Puccinia coronifera</i>	<i>Puccinia graminis</i>
19. Nov. 09	IX—X	nur <i>Telento</i>	<i>Uredo</i> und <i>Telento</i>	IX—X	nur <i>Telento</i>	<i>Uredo</i> und <i>Telento</i>	X	nur <i>Telento</i>	fast nur <i>Telento</i> , <i>Uredo</i> in Spuren
4. Dez.	IV a—V	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	V—VI	fast nur <i>Uredo</i> , <i>Telento</i> in Spuren	nur <i>Uredo</i>	VI	fast nur <i>Uredo</i> , <i>Telento</i> noch selten	nur <i>Uredo</i>
22. Dez.	IV a	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	IV a	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	IV a	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt
4. Dez. [16. Dez. ¹⁾]	VIII	nur <i>Telento</i>	nur <i>Uredo</i>	IX—X	nur <i>Telento</i>	<i>Uredo</i> und <i>Telento</i>	X	nur <i>Telento</i>	fast nur <i>Telento</i> , <i>Uredo</i> selten
8. Jan. 10 [19. Jan. ¹⁾]	IV	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	V	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	VI	fast nur <i>Uredo</i> , <i>Telento</i> in Spuren	nur <i>Uredo</i>
10. Jan. [23. Jan. ¹⁾]	IV	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	V	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	VI	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt
24. Jan. [7. Febr. ¹⁾]	II	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	III	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt	III	nur <i>Uredo</i>	<i>P. graminis</i> fehlt

¹⁾ Die Pflanzen dieser Versuchsserie sind aus Körnern hervorgegangen, die bei niederen Temperaturen (6 bis 9°) zur Keimung gebracht waren. Das erste Datum bezeichnet den Tag, an dem die Samen zur Keimung in den Keimschrank ausgelegt wurden; das in Klammern befindliche Datum bezeichnet den Tag, an dem die im Keimschrank aufgelaufenen Pflänzchen ins Freie ausgepflanzt wurden. Diese besondere Versuchsanstellung war nötig, um den Typus eines subtropischen Wintergetreides vertritt, auch bei Versuchsbeginn in der heißen Jahreszeit zum Schossen zu bringen. Näheres hierüber vgl. Gassner, Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima, Jahresber. d. Ver. f. angew. Bot. VIII, 1910, S. 95—163.

Tabelle VI (Fortsetzung).

Datum der Saat	Ablesung vom 25. März			Ablesung vom 11. April			Ablesung vom 25. April		
	Entwick- lungsstadium der Nährpflanze	Puccinia coronifera	Puccinia graminis	Entwick- lungsstadium der Nährpflanze	Puccinia coronifera	Puccinia graminis	Entwick- lungsstadium der Nährpflanze	Puccinia coronifera	Puccinia graminis
19. Nov. 09	X	nur Teleuto	nur Teleuto	—	—	—	—	—	—
4. Dez.	VII	Uredo und Teleuto	nur Uredo	VIII—IX	nur Teleuto	fast nur Uredo, Teleuto in Spuren	X	nur Uredo	Uredo und Teleuto
22. Dez.	V—VI	nur Uredo	nur Uredo	VII	Uredo und Teleuto, letztere überwiegend	nur Uredo	VIII—IX	fast nur Teleuto, Uredo äußerst selten	nur Uredo
4. Dez. [16. Dez. ¹⁾]	X	nur Teleuto	fast nur Teleuto	—	—	—	—	—	—
8. Jan. 10 [19. Jan. ¹⁾]	VII	Uredo und Teleuto	nur Uredo	VIII	fast nur Teleuto, Uredo seltener	nur Uredo	IX	nur Teleuto	Uredo und Teleuto
10. Jan. [23. Jan. ¹⁾]	VII	Uredo und Teleuto	nur Uredo	VIII	Uredo und Teleuto	nur Uredo	IX	fast nur Teleuto, Uredo sehr selten	fast nur Uredo, Teleuto sehr selten
24. Jan. [7. Febr. ¹⁾]	IV	nur Uredo	P. graminis fehlt	VI	nur Uredo	nur Uredo	VII	Uredo und Teleuto	nur Uredo

¹⁾ Siehe Anmerkung ¹⁾ auf S. 94.

Die gleichen relativen Unterschiede, die zwischen der Teleutobildung von *Puccinia graminis* und *P. triticina* vorhanden sind, bestehen auch in dem gleichen Sinne zwischen *P. graminis* und *P. coronifera*: *P. graminis* erfordert zum Eintreten der Teleutosporenbildung ein ungleich weiter vorgeschrittenes Erschöpfungsstadium der betreffenden befallenen Pflanzenteile als *P. coronifera*.

Auf Grund dieser Feststellung lassen sich, was Bedingungen der Teleutosporenbildung anbetrifft, *Puccinia coronifera* und *P. triticina* zu einer Gruppe vereinigen und der sich graduell anders verhaltenden *P. graminis* gegenüberstellen.

Die Teleutosporenbildung von *Puccinia Maydis*.

Ebenso wie für die übrigen Rostarten ließ sich auch für *Puccinia Maydis* nachweisen, daß der Entwicklungszustand der Nährpflanze und ihrer einzelnen Teile das Eintreten der Teleutosporenbildung bestimmt. Es ging das bereits aus den Beobachtungen des Sommers 1907/08 mit Klarheit hervor: 2 am 15. Oktober 1907 gesäte Maisparzellen zeigten Mitte März 1908 nur Teleuto, die gleiche Maissorte (*Diente de caballo*), Ende Dezember 1907 gesät, zur gleichen Zeit ausschließlich Uredo.

Am ausführlichsten in dieser Richtung sind die Beobachtungen des Sommer 1909/10, von denen ein Teil in der folgenden Tabelle VII (s. S. 97) enthalten ist.

Es ergibt sich zunächst, daß entsprechend der verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Maissorten sowohl wie entsprechend den Verschiedenheiten der Aussaatzeiten die Blütezeit der einzelnen Maisparzellen in verschiedene Zeiten fällt; genau entsprechend diesen Verschiedenheiten beginnt auch die Teleutosporenbildung. Folglich bestimmt auch hier das Entwicklungsstadium der Nährpflanze bzw. ihrer Teile die Frage der Teleutosporenbildung. Und zwar setzt bei *Puccinia Maydis* die Teleutobildung annähernd mit der Blüte oder kurz nach der Blüte der Maispflanzen ein. Die ersten Teleutolager pflegen sich auch hier auf den ältesten Blättern anzufinden,

Tabelle VII.

Teleutobildung von *Puccinia Maydis* auf verschiedenen Maissorten und bei verschiedener Aussaatzeit.

(Versuch auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago, Aussaaten vom 7. Dezember 1909 bis 16. Februar 1910.)

Datum der Saat	Maissorte	Beginn der Blüte	Beginn der Teleutobildung	Bemerkungen
7. Dez. 1909	White Corn	ca. 29. Jan.	Zwischen 29. Januar und 16. Februar	
7. Dez. 1909	Diente de caballo	ca. 16. Febr.	Zwischen 16. Februar und 2. März	
7. Dez. 1909	Peruano	Mitte April	Zwischen 10. April und 25. April	
22. Dez. 1909	Diente de caballo	ca. 2. März	Zwischen 16. Februar und 2. März	
4. Jan. 1910	White Corn	ca. 16. Febr.	Zwischen 16. Februar und 2. März	
4. Jan. 1910	Diente de caballo	ca. 9. März	Zwischen 9. März und 21. März	
4. Jan. 1910	Peruano	—	—	Versuch am 23. April abgebrochen, Pflanzen zu dieser Zeit noch nicht blühend, noch keine Teleutobildung.
22. Jan. 1910	Diente de caballo	Ende März	Zwischen 1. April und 10. April	
9. Febr. 1910	do.	ca. 23. April	Kurz vor dem 23. April	
16. Febr. 1910	do.	—	—	Versuch am 23. April abgebrochen, Pflanzen zu dieser Zeit dicht vor Blüte, noch keine Teleutobildung

und von hier aus schreitet die Teleutobildung allmählich nach oben vor. Jedoch sei ausdrücklich bemerkt, daß der Übergang von *Uredo* zu *Teleuto* auf den einzelnen Pflanzenteilen sich nicht in derselben gleichmäßigen Weise vollzieht, wie bei den zuerst behandelten Getreiderosten; vielmehr bestehen häufig *Uredo*- und *Teleuto*lager auf demselben Blatt längere Zeit

nebeneinander, so daß Teleutobildung oft gleichzeitig an allen Blättern einer Pflanze beobachtet werden kann. Bei den zuerst behandelten Rostarten läßt sich dagegen regelmäßig beobachten, daß die Teleutobildung auf den oberen Blättern erst einsetzt, nachdem sie auf den unteren längst abgeschlossen ist.

Außerdem sei noch darauf hingewiesen, daß diejenigen Teile der Maispflanzen, welche bereits den »Teleutozustand« erreicht haben, nicht ohne weiteres diesen Erschöpfungszustand auch äußerlich verraten, sondern meist zunächst noch kräftig grün sind. Auch das bedeutet einen gewissen Gegensatz zu den übrigen Getreidearten, bei denen das annähernd gleichzeitig oder doch kurz nach erfolgter Teleutobildung beginnende Vergilben der betreffenden Pflanzenteile dem Beobachter das Eintreten eines Erschöpfungszustandes ohne weiteres kenntlich macht. Bei *Puccinia graminis* speziell findet ja eine Teleutobildung überhaupt nur an bereits verfärbten Pflanzenteilen statt.

Allgemeine Betrachtungen über die Teleutosporenbildung der Rostpilze, insbesondere der Getreideroste.

In den letzten Jahren 1910 bis 1914 habe ich die s. Zt. in Südamerika gemachte Beobachtung, daß die Teleutosporenbildung der Getreideroste ausschließlich durch ein gewisses Erschöpfungsstadium der Nährpflanze und ihrer Teile bedingt wird, vielfach und auch für die im La Plata-Gebiet nicht vorkommenden Rostarten *Puccinia dispersa*, *P. glumarum* und *P. simplex* bestätigt gefunden; und zwar zeigte sich auch in den Beobachtungen in Deutschland wieder, daß die Teleutobildung von *P. graminis* an das am meisten vorgeschrittene Entwicklungsstadium gebunden ist. *P. dispersa* steht, was Bedingungen der Teleutosporenbildung anbetrifft, der *P. tritici* sichtlich nahe; für *P. glumarum* und *P. simplex* genügen die bisherigen Beobachtungen nicht, um das zur Auslösung der Teleutosporenbildung nötige Erschöpfungsstadium mit demjenigen der anderen Rostarten in Vergleich zu setzen.

Als Einzelheit meiner Beobachtungen in Deutschland sei

erwähnt, daß im Spätherbst zuweilen an allen, auch den jüngeren, noch kräftig grünen Blättern einer im Schossen befindlichen oder blühenden Pflanze bereits regelmäßige Teleutosporenbildung festgestellt werden konnte, während eine solche im Sommer an Pflanzen des gleichen Entwicklungsstadiums nur an den unteren Blattspreiten feststellbar ist; es war das z. B. der Fall Anfang Oktober 1913 für *Puccinia coronifera* auf Haferpflanzen in Ostpreußen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß hier Störungen des normalen Blühvorganges durch zu tiefe Temperaturen anormale Verschiebungen der Entwicklungsvorgänge des pflanzlichen Organismus bedingen, welche die beobachteten Abweichungen zur Folge haben. Im übrigen ergaben, wie gesagt, die Beobachtungen in Deutschland durchaus eine Bestätigung der s. Zt. in Südamerika gemachten Feststellungen.

Auch für eine größere Zahl sonstiger, sowohl auf Gräsern, wie auf anderen Pflanzen in Südamerika und Deutschland angetroffener und daraufhin beobachteter *Puccinia*-Arten (*Puccinia Phragmitis* (Schum.) Körn., *P. Caricis* (Schum.) Rebert, *P. Poarum* Niels., *P. Piptochaetii* Diet. et Neg., *P. Hieracii* (Schum.) Mart., *P. Gnaphalii* (Speg.) P. Henn., *P. Cirsii* Lasch) wurde die Tatsache eines Zusammenhanges zwischen Entwicklungszustand der Nährpflanze und Teleutobildung bestätigt gefunden; von besonderem Interesse erscheint mir die Teleutobildung von *Puccinia graminella* (Speg.) Diet. et Holw., auf die ich hier noch kurz eingehe, weil wir es in dieser mit der einzigen bisher bekannten Uredinee zu tun haben, die Äcidien und Teleutosporen auf Gräsern bildet. Es handelt sich hier also nicht um den Übergang von *Uredo*, sondern von Äcidien zur Teleutosporenbildung. Die Nährpflanzen von *Puccinia graminella*, *Stipa*-Arten, sind im La Plata-Gebiet sehr häufig; beobachtet wurden außer wildwachsenden Pflanzen auch solche, die speziell zu diesem Zweck im Botanischen Garten Montevideo-Sayago kultiviert wurden. Alle Beobachtungen ergaben übereinstimmend, daß der Übergang von Äcidiosporen zu Teleutosporen ebenfalls ausschließlich vom Entwicklungsstadium der Nährpflanze und ihrer Teile abhängig ist, und zwar ist es das Entwicklungsstadium kurz nach der Blüte, in welchem

die Teleutosporenbildung einsetzt. Mit der Tatsache, daß die *Stipa*-Arten im La Plata-Gebiet im allgemeinen im Frühjahr, spätestens im beginnenden Sommer blühen, steht dann die Beobachtung in Einklang, daß die Teleutobildung von *Puccinia graminella* hauptsächlich in der Zeit Ende September-Dezember stattfindet, insbesondere im Winter vollständig fehlt.

Da außer für Vertreter der Gattung *Puccinia* auch für andere Gattungen von Uredineen, nämlich *Uromyces* (*U. appendiculatus* (Pers.) Link, *U. fabae* (Pers.) De By, *U. cestri* Mont. u. a.), *Phragmidium* (*P. subcorticium* Wint.) *Melampsora* (*M. populina* (Jacq.) Lev.), *Ravenelia* (*R. plattensis* Speg.) festgestellt wurde, daß der Übergang zur Teleutosporenbildung vom Entwicklungsstadium der Nährpflanze und ihrer Teile abhängig ist, erscheint die Annahme berechtigt, daß in weitgehendem Umfang, wenn nicht allgemein die Teleutosporenbildung der Rostpilze durch diesen Faktor bedingt wird. Ob und in wieweit Ausnahmen von der Regel vorkommen, müssen weitere Untersuchungen lehren; die verschiedenen von P. Magnus¹⁾ bereits mitgeteilten Beobachtungsfälle, die Befunde von R. E. Smith²⁾ an *Puccinia Asparagi*, die sich ebenfalls in unserem Sinne verwenden lassen, die allerdings von ihrem Autor anders gedeuteten Befunde von B. Iwanoff³⁾ an verschiedenen Uredineen sowie vor allem die neueren, gleichzeitig mit meinen Arbeiten ausgeführten Untersuchungen von Morgenthaler⁴⁾ scheinen mir jedoch in Verein mit meinen eigenen Beobachtungen darauf hinzudeuten, daß den im obigen für die Getreideroste ausführlich nachgewiesenen Bedingungen der Teleutosporenbildung in der Tat allgemeinere Bedeutung

¹⁾ Magnus, P., Verzeichnis der am 15. und 16. Juni 1889 bei Tangermünde beobachteten Pilze. Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg Bd. XXXI, S. XXIII und XXIV.

²⁾ Smith, R. E., The water relation of *Puccinia Asparagi*, Bot. Gazette, Vol. 38, 1904, S. 19—43.

³⁾ Iwanoff, B., Untersuchungen über den Einfluß des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen. Centralbl. f. Bakt., Par.-K. u. Inf.-Krankh., II. Teil, Bd. 18, 1907, S. 265—274.

⁴⁾ Morgenthaler, O., Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen. Centralbl. f. Bakt., Par.-K. u. Inf.-Krankh., II. Teil, Bd. 22, 1910, S. 73—92.

für die Rostpilze überhaupt zukommt. Eine derartige Gesetzmäßigkeit der Teleutosporenbildung würde im übrigen mit unseren sonstigen Kenntnissen von dem Einfluß des Substrates auf die Fortpflanzung der Pilze durchaus in Einklang stehen; ich brauche hier nur auf die bekannten Klebsschen Untersuchungen¹⁾ hinzuweisen.

Es werden nun aber, wie ich bereits in der Einleitung dieses Abschnittes erwähnt habe, von anderer Seite entweder ausschließlich oder wenigstens zum Teil noch andere Faktoren für das Aufhören der Uredogeneration und das Einsetzen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen verantwortlich gemacht. Was zunächst das Klima anbetrifft, so sagt z. B. auch Klebahn²⁾ noch vor kurzem: »Wenn in besonderen Fällen die Bildung der einzelnen Sporenformen an bestimmte Jahreszeiten gebunden erscheint, z. B. bei den Rostpilzen, so hängt dies teilweise direkt mit der Witterung zusammen«, und auch Morgenthaller³⁾, der doch für *Uromyces Veratri* ausführlich die Bedeutung des Erschöpfungsstadiums der Nährpflanze für die Auslösung der Teleutosporenbildung nachgewiesen hat, sagt in derselben Arbeit: »Der Einfluß der klimatischen Faktoren muß nach wie vor als wichtig für die Sporenfolge der Uredineen angesehen werden«. Das später noch ausführlich zu erörternde Verhalten von *Uromyces Fabae* in Ecuador gibt Morgenthaller die besondere Veranlassung, sich dem alten, bereits von Lagerheim⁴⁾ gegen die von P. Magnus⁵⁾ ausgesprochene Ansicht von der Bedeutung des Entwicklungsstadiums der Nährpflanze erhobenen Einwand anzuschließen.

Bei diesem angeblichen Einfluß der Witterung auf die Art der gebildeten Sporenform handelt es sich nicht einfach um die Feststellung der Tatsache, daß die Art der in einer bestimmten Jahreszeit anzutreffenden Sporenform je nach der Jahreszeit ver-

¹⁾ Eine neuere Darstellung und Übersicht der einschlägigen Literatur siehe Klebs, Fortpflanzung der Gewächse, Handwörterbuch der Naturwiss., IV. Bd.

²⁾ Klebahn, H., Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie, Berlin 1912, S. 59.

³⁾ Morgenthaller, l. c.

⁴⁾ Lagerheim, G., Über Uredineen mit variablem Pleomorphismus. Tromsø Museums Aarshefter, Bd. 16, 1893, S. 105—152.

⁵⁾ Magnus, P., l. c.

schieden ist; es handelt sich vielmehr in präziserer Ausdrucksweise um die Behauptung, daß das Auftreten der verschiedenen Sporenarten im Wechsel der Jahreszeiten durch eine direkte Einwirkung des Klimas auf den Rostpilz bedingt wird, also nicht auf indirektem Wege durch eine Beeinflussung und Änderung der den Rostpilz tragenden Pflanze zustande kommt.

Für die im La Plata-Gebiet beobachteten Getreideroste glaube ich, auf Grund des oben mitgeteilten Versuchsmateriales den Nachweis erbracht zu haben, daß eine direkte Beeinflussung des Pilzes in dem angegebenen Sinne in der Tat nicht vorliegt, daß vielmehr nur eine indirekte Beeinflussung auf dem Umweg über die Nährpflanzen in Betracht kommen kann. Die klimatischen Differenzen der Jahreszeiten sind, wie die meteorologischen Daten zeigen¹⁾, in Uruguay nicht unbedeutende; trotzdem aber vollzog sich der Zusammenhang zwischen Teleutobildung und Entwicklungsstadium der Nährpflanze und ihrer Teile stets in derselben gesetzmäßigen Weise. Für die sonstigen, daraufhin untersuchten Rostpilze sind meine Beobachtungen nicht so vollständig, immerhin kann ich als nicht unwichtig die Feststellung erwähnen, daß ich Ausnahmen von der Regel nicht angetroffen habe.

Weiter aber stehe ich nun in der Tat auf dem Standpunkt, daß auch die von anderen Autoren behauptete direkte Einwirkung des Klimas auf den Rostpilz — ich spreche im folgenden stets nur von der Einwirkung klimatischer Faktoren auf die Art der gebildeten Sporenform — als solche nicht oder zum mindesten nicht in dem bisherigen Umfang aufrecht erhalten werden kann, da sie bisher einer tatsächlichen Begründung entbehrt. Ein einwandfreier Beweis einer derartigen Annahme von einer direkten Wirkung kann nämlich überhaupt nur dann als vorliegend anerkannt werden, wenn die Einwirkung des Klimas auf den Pilz einerseits von derjenigen auf die Nährpflanze andererseits getrennt festgestellt wird. Das wäre aber nur dann möglich, wenn es gelänge, die Rostpilze auf künstlichem, stets gleichem Nährboden den verschiedenen

¹⁾ Vgl. Gaßner, G., Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima. Jahresber. d. Vereinig. f. angew. Bot. Bd. VIII, 1910, Tab. I und II, S. 150/151.

klimatischen Einflüssen auszusetzen und deren Einwirkung festzustellen. Denn es muß als feststehende Tatsache betrachtet werden, daß ein bestimmter, dem Rostpilz als Substrat dienender pflanzlicher Organismus je nach den besonderen klimatischen Verhältnissen ein sehr verschiedenes Substrat darstellt. Ich brauche hier nur auf den Einfluß der Temperaturverhältnisse auf die grüne Pflanze zu verweisen, der sich in mannigfacher Weise, in Änderungen des Stoffwechsels und der Zusammensetzung der Pflanzenteile zu erkennen gibt. Wenn daher beim Eintritt wärmeren oder kühleren Wetters eine Änderung der Sporenform, ein Übergang von Uredo zu Teleuto erfolgt, so kann man im Hinblick auf die gleichzeitig eintretende Verschiedenheit des Nährbodens diese Änderung unmöglich als einwandfreien Beweis einer direkten Einwirkung des Klimas auf den Pilz auffassen.

Dieser Fehler ist aber unzweifelhaft sehr häufig begangen worden und steht damit in Zusammenhang, daß unsere Mykologen vielfach in sehr einseitiger Weise den von ihnen beobachteten Pilzen ungleich mehr Aufmerksamkeit zuwenden, als den Lebensvorgängen der Wirtspflanze. Demgegenüber muß mit aller Schärfe die Forderung einer gleichmäßigen Berücksichtigung und Kenntnis sowohl des Parasiten wie aber auch der Eigenart und Physiologie des befallenen Organismus erhoben werden.

Zu denjenigen Autoren, die in besonderer Weise der direkten Einwirkung klimatischer Faktoren das Wort reden, gehört Iwanoff¹⁾. Derselbe kultivierte frisch mit Rost infizierte Pflanzen teils am Infektionsort (Bern, 520 m), teils an einem alpinen Standort (Faulhorn, 2684 m), wohin die Pflanzen wenige Tage nach der Infektion transportiert wurden, und wollte so die Frage beantworten, »ob man diese Anpassung (d. h. die von anderen Autoren behauptete Anpassung der Sporenform an klimatische Verhältnisse) auf direkten Einfluß der klimatischen Faktoren zurückführen kann«. Iwanoff kommt zu dem Schluß, daß ein solcher direkter Einfluß in weitgehendem Maße vorliegt. »Eine Analyse der einzelnen Faktoren, die in

¹⁾ Iwanoff, B., Untersuchungen über den Einfluß des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen. Centralbl. f. Bakt., Par.-K. und Inf.-Krankh. II, Bd. 18, S. 265—274.

Betracht kommen, gestatten unsere Versuche noch nicht. Im Vordergrund dürften aber die Temperaturverhältnisse stehen: Kühle Temperatur, namentlich ein Sinken der Temperatur in der Nacht, scheint die Uredo-Bildung zu hemmen.« Man sollte meinen, daß Iwanoff die »indirekte« Einwirkung auf dem Umweg einer Beeinflussung der Nährpflanze wenigstens in Betracht zieht und diskutiert; dem ist jedoch nicht so, nicht einmal die Möglichkeit einer solchen Einwirkung wird erwähnt. Da nun die Entwicklung einer Pflanze in alpinem Standort ganz unzweifelhaft eine andere ist, als an tiefer gelegenen Stellen, so stellen die Darlegungen Iwanoffs keinerlei Beweis einer direkten Einwirkung dar; im Gegenteil: eine ganze Reihe von Einzelheiten seiner Beobachtungen scheint darauf hinzuweisen, daß hier die »indirekte« Einwirkung die ausschlaggebende, wenn nicht die alleinige war.

Den Darlegungen Iwanoffs und anderer Autoren gegenüber kann daher hier nur nochmals betont werden, daß eine direkte Beeinflussung der Sporenbildung der Rostpilze durch klimatische Faktoren bisher nicht erwiesen ist. Diesen Einwand müssen wir auch in allen denjenigen Fällen geltend machen, in denen angeblich direkte klimatische Einwirkungen auf den Rostpilz zu einer dauernden Unterdrückung der einen oder anderen Sporenform geführt haben sollen.

Als ein klassisches Beispiel dieser Art wird in der Regel *Uromyces Fabae* zitiert, die nach Lagerheim¹⁾ in Ecuador unter Unterdrückung der Teleutobildung zu einer isolierten Uredo geworden ist. Lagerheim selbst mißt bei dieser Erscheinung dem Klima zwar eine wesentliche, aber keine ausschließliche Bedeutung zu; von anderer Seite, so z. B. auch von Morgenthaler²⁾ werden jedoch die Beobachtungen Lagerheims gerade in dem Sinne gedeutet, daß *Uromyces Fabae* »durch das Klima in seinem Entwicklungsgange vollständig verändert worden ist«. Es sei daher hier auf das Verhalten von *Uromyces Fabae* näher eingegangen.

¹⁾ Lagerheim, G., Über Uredineen mit variablem Pleomorphismus. Tromsø Museums Aarshefter Bd. 16, 1893, S. 111.

²⁾ Morgenthaler, O., Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen. Centralbl. f. Bakt., Par.-K. u. Inf.-Krankh. II, Bd. 27, 1910, S. 88.

Lagerheim sagt wörtlich folgendes: Die »Unterdrückung aller Sporenformen mit Ausnahme der Uredo kommt bei heteroecischen Arten besonders dort vor, wo die die Äcidien-generaion tragende Pflanze fehlt, bei nicht heteroecischen Arten in Gegenden mit sehr gleichmäßigem Klima. So ist z. B. im Innern von Ecuador die große Zahl von anscheinend »isolierten« Uredoformen sehr auffallend. Da hier das ganze Jahr sehr viele Wirtspflanzen frische Blätter haben, so können sich die Uredineen durch Uredosporen unbegrenzt vermehren und haben die Bildung von ruhenden Teleutosporen nicht nötig. Aus demselben Grund ist auch in dieser Gegend die Anzahl der »Leptoformen« (*Leptopuccinia*, *Leptouromyces* usw.) den übrigen Formengruppen, wie *Eupuccinia*, *Micro-puccinia* usw. überwiegend, und von diesen sind hier sehr eigentümliche Formen zur Entwicklung gelangt

Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung eine dort importierte europäische Uredinee: *Uromyces Fabae* (Pers.) Bary. Diese Art war sehr häufig auf *Vicia Faba*, die im Innern von Ecuador überall gezogen wird, aber nicht ein einziges Mal habe ich eine andere Sporenform als Uredo davon gefunden, diese aber massenhaft. Und doch habe ich die Wirtspflanze an vielen verschiedenen Orten zu verschiedenen Jahreszeiten genau hierauf untersucht. Bei dieser Art ist also in Ecuador die Äcidium- und Teleutosporengeneraion ganz in Wegfall gekommen, sie hat sich hier zu einer wirklich »isolierten« Uredo ausgebildet. Dasselbe ist vielleicht auch in Argentinien der Fall, denn hier scheint auch nur *Uredo Fabae* DC. an *Vicia Faba* gefunden worden zu sein«.

Gegenüber der von P. Magnus¹⁾ ausgesprochenen Möglichkeit, daß die Teleutosporen mit der Erschöpfung der Nährpflanze auftreten, bemerkt Lagerheim: »In Quito war es aber nicht so, denn auch an den abwelkenden Exemplaren von *Vicia Faba* war keine Spur von Teleutosporen, nur Uredo, vorhanden«.

Ich habe bereits 1909 in Uruguay und dann später auch in

¹⁾ Magnus, P., Verzeichnis der am 15. und 16. Juni 1889 bei Tangermünde beobachteten Pilze. Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg Bd. 21, S. XXIII und XXIV.

Deutschland feststellen können, daß die Teleutobildung von *Uromyces Fabae* keine Ausnahme von der allgemeinen Regel bildet, sondern ebenfalls an ein bestimmtes Erschöpfungsstadium der Nährpflanze gebunden ist und dementsprechend nur an reifenden Pflanzen stattfindet. Wenn nun Lagerheim in Ecuador auch an abwelkenden Exemplaren von *Vicia Faba* keine Teleutobildung beobachtet hat, so besagt dieser negative Befund in keiner Weise, daß die Teleutobildung hier nicht mit dem Entwicklungsstadium der Nährpflanze in Zusammenhang steht, sondern zunächst doch eben nur, daß die in Ecuador wachsenden *Vicia*-Pflanzen das für *Uromyces Fabae* nötige spezifische Erschöpfungsstadium beim Abwelken der einzelnen Teile nicht erreichen. Es ist das im übrigen eine Erscheinung, die sich z. B. auch bei den Getreiderosten hin und wieder beobachten läßt. Plötzliches Eintreten sehr warmen und trockenen Wetters kann Pflanzenteile zum Welken und Vertrocknen bringen, ohne daß eine Teleutosporenbildung auf den Blättern erfolgt, da Abwelken und Erschöpfungsstadium in keiner Weise identisch sind. So erklärt es sich z. B., daß man nicht einfach durch Abschneiden, Welken und Vertrocknen von Blättern Teleutobildung auslösen kann (vgl. die weiter oben kurz erwähnten Versuche). — Weiterhin besteht aber auch die Möglichkeit, daß die klimatischen Verhältnisse eines bestimmten Landes so eigenartige und dem vegetativen Wachstum der Pflanzen günstige sind, daß ein für die Teleutobildung nötiges spezifisches Erschöpfungsstadium überhaupt nicht erreicht wird, und dementsprechend auch die Bedingungen für das Eintreten der Teleutosporenbildung fortfallen.

Auf jeden Fall läßt sich auch bei den Getreiderosten zuweilen eine Unterdrückung der Teleutosporenbildung beobachten. So wurde *Uredo graminis* auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago sowohl auf Blattspreiten wie auf Blattscheiden und Stengelteilen des Uruguayhafers angetroffen, eine Teleutobildung dagegen auf Blattspreiten niemals, auf Blattscheiden und Stengelteilen nur im beginnenden Herbst, dagegen im allgemeinen nicht im Hochsommer beobachtet. Da nun zur gleichen Zeit an den sonstigen, von der gleichen *Puccinia graminis* befallenen Pflanzenarten wie Weizen, Gerste, *Lolium temulen-*

tum, regelmäßige Teleutobildung beobachtet wurde, so kann naturgemäß die auf Uruguayhafer teilweise vorliegende Unterdrückung der Teleutobildung nicht nur auf direkte klimatische Einflüsse zurückgeführt werden, sondern muß so erklärt werden, daß diejenigen Pflanzenteile, an denen die Uredolager schließlich ohne anschließende Teleutobildung ausstäuben, das für die Teleutobildung von *Puccinia graminis* nötige Erschöpfungsstadium entweder nicht erreichen, oder aber so schnell durch-eilen, daß eine Teleutobildung eben nicht mehr möglich ist.

Noch ein weiteres Beispiel aus dem La Plata-Gebiet möge zeigen, daß ein Unterdrücken der Teleutosporenbildung in keiner Weise nur durch direkte klimatische Einwirkung bedingt wird. *Puccinia pruni-spinosae* Pers. ist im Spätsommer und Herbst im La Plata-Gebiet stets reichlich anzutreffen; es ist mir aber nie gelungen, Teleuto dieses Pilzes auf Pfirsichblättern nachzuweisen. Spegazzini¹⁾ hat die gleiche Beobachtung gemacht und hat deswegen den in Südamerika zu beobachtenden Pfirsichrost zunächst als *Uredo prunorum* Lk. beschrieben. Auch in Ecuador unterbleibt, wie Lagerheim²⁾ angibt, die Teleutosporenbildung von *Puccinia pruni-spinosae* auf Pfirsich.

Auch in diesem Fall läßt sich zeigen, daß die Unterdrückung

¹⁾ Spegazzini, C., *Fungi argentini*, Anal. Mus. Nac. Buenos-Aires VI, 1898, S. 221.

Der auf *Persica vulgaris* beobachtete Rost wird hier als *Puccinia cerasi* (Brug.) Cast? bezeichnet, was falsch ist; es handelt sich mit Sicherheit um *P. pruni-spinosae*, was auch aus einer neueren Angabe Spegazzinis (*Mycetes Argentinenses*, Anal. Mus. Nac. Buenos-Aires, Bd. XIX, 1909, S. 310) hervorgeht. Über das Vorkommen des Pfirsichrostes sagt Spegazzini 1898: »Vulgatissima ad folia viva *Persicae vulgaris*, ubique in autumno Species dubiosa, adhuc in statu uredosporico tantum inventa et jam (in *Fungi arg.*, pug. II, n 43) sub *Uredine prunorum* Lk. edita.« —

Haumann-Merck (*Enfermedades de las plantas cultivadas*, Bol. del Ministerio de Agricultura X, Buenos-Aires 1908, p. 107) hat ebenfalls nur *Uredo* auf Pfirsich beobachtet, jedoch wurde in einem einzigen Fall auch eine Teleutobildung festgestellt: »Los teleutosporos parecen muy raros sobre duraznos (observados una sola vez en un jardin de Belgrano, Mayo de 1908), pero sumamente abundante en la cara inferior de las hojas de ciruelos (Villa Ballester, Belgrano en otoño 1907 y 1908).«

²⁾ Lagerheim, Über Uredineen mit variablem Pleomorphismus, Tromsø Museums Aarshefter Bd. 16, 1893, S. 117. Hier auch weitere Literaturangaben über die Unterdrückung der Teleutosporenbildung von *Puccinia pruni-spinosae*.

der Teleutosporenbildung nicht auf direkter Einwirkung des Klimas auf den Pilz beruhen kann. *Puccinia pruni-spinosae* findet sich nämlich im La Plata-Gebiet außer auf Pfirsich auch noch auf anderen Nährpflanzen und bildet hier, so z. B. auf *Prunus insititia*, *Prunus domestica* u. a. im Herbst ganz regelmäßig Teleuto¹⁾. Das Fehlen der Teleutosporen auf Pfirsich dürfte also ebenfalls so zu erklären sein, daß infolge der Eigenart des dortigen Klimas der für die Teleutosporenbildung von *Puccinia pruni-spinosae* erforderliche Erschöpfungszustand der Nährpflanze nicht erreicht wird; und zwar will es mir scheinen, als ob die Blätter des Pfirsichs vorzeitig abfallen, bevor die Stoffabwanderung aus den Blättern in den Stamm sich in vollkommener Weise vollzogen hat. In einem derartigen Fall findet nämlich, wie mir Befunde an *Melampsora populina* bestätigten, eine Teleutobildung nicht statt. Im Spätsommer 1908 waren in dem Vorort Pocitos bei Montevideo etwa 3- bis 4jährige Pappeln in größerer Zahl verpflanzt, die zur Zeit der Verpflanzung in starkem Maße *Melampsora populina* trugen. Eine ganze Zahl dieser Bäumchen warf nun infolge des Verpflanzens Ende März, Anfang April vorzeitig alle oder einen Teil ihrer Blätter ab; an diesen Blättern trat eine Teleutobildung nicht ein, wohl dagegen sehr regelmäßig im Mai an denjenigen Blättern, die normal bis in den Herbst an den Zweigen geblieben waren. Daß die klimatischen Verhältnisse des Herbstes nicht direkt verantwortlich gemacht werden können, zeigte dann weiter die bis in den Winter beobachtete Neubildung von Uredolagern an wenigen jungen Blättern junger Pappeltriebe.

So mahnen die eben angeführten Beispiele, vor allem die darin erwähnte und auch anderweitig [z. B. *Coleosporium Campanulae* auf *Campanula rotundifolia* und *C. bononiensis*²⁾, *Uromyces Schroeteri* auf *Melandryum album*

¹⁾ In Ecuador scheint, nach den Befunden Lagerheims (l. c.) zu urteilen, auch auf *Prunus*-Arten die Teleutobildung bereits ungleich seltener zu sein, wenn sie auch auf diesen noch vorkommt. Danach würden also im tropischen Klima auch die Pflaumenblätter das »Teleutostadium« nicht mehr regelmäßig oder nur unvollkommen erreichen, während dies im subtropischen Klima noch regelmäßig der Fall ist.

²⁾ Klebahn, H., Kulturversuche mit heteroecischen Uredineen, II. Bericht (1893). Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten Bd. IV.

und *Silene*-Arten¹⁾] festgestellte Tatsache, daß in demselben Klima die Teleutosporenbildung nicht nur je nach Entwicklungszustand, sondern auch nach Art der Nährpflanze verschieden ist, zu äußerster Vorsicht allen Angaben gegenüber, in denen direkte Beziehungen zwischen Klima und etwaiger Unterdrückung der Teleutosporenbildung behauptet werden.

Die Mitteilungen Lagerheims über das Verhalten von *Uromyces Fabae* in Ecuador gaben mir nun Veranlassung, auf diesen Rostpilz im La Plata-Gebiet ganz besonders zu achten. Ebenso wie in Ecuador tritt *Uromyces Fabae* im La Plata-Gebiet sehr regelmäßig und meist außerordentlich stark schädigend auf; und zwar habe ich in der Zeit Februar 1907 bis November 1909 ebenfalls stets nur Uredobildung beobachtet, eine Feststellung, welche mit den von Lagerheim bereits zitierten entsprechenden Angaben Spegazzinis über das Auftreten von *Uromyces Fabae* in Argentinien gut übereinstimmt.

Im Winter und Frühjahr 1909 habe ich dann weiter auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago mit *Vicia Faba* zu verschiedenen Zeiten Aussaaten gemacht, so daß im Sommer 1909/10 Pflanzen verschiedener Entwicklungsstadien zu Beobachtungszwecken zur Verfügung standen.

Bis Anfang November 1909 waren an allen diesen Aussaaten ebenfalls stets nur Uredosporen festzustellen; dagegen ergaben die Ablesungen Ende November eine schwache Teleutosporenbildung. Und zwar zeigten die zu dieser Zeit vorhandenen noch nicht blühenden, gerade blühenden und die erst kleine Hülsen zeigenden Pflanzen ausschließlich Uredo, die älteren Pflanzen mit großen, voll ausgewachsenen, aber noch grünen Früchten dagegen beginnende Teleuto. An diesen Pflanzen überwog dann von Anfang Dezember an die Teleutobildung, während die später gesäten Beete noch Mitte Dezember ausschließlich Uredo aufwiesen.

Die Teleutobildung von *Uromyces Fabae* setzt also erst in einem sehr späten Entwicklungsstadium der Nährpflanze ein. Da nun *Vicia Faba* im La Plata-Gebiet, wahrscheinlich wohl auch in Ecuador, in der Regel zu Gemüse Zwecken angebaut wird, in welchem Fall die Samen jung und noch klein ver-

¹⁾ Lagerheim, l. c., S. 115.

wendet werden, so gehören Felder mit älteren, wirklich reif werdenden *Vicia Faba*-Pflanzen, an denen eine Teleutobildung zu beobachten wäre, zu den Ausnahmen. Schon aus diesem Grunde ist also die Teleutobildung nur selten zu beobachten.

Es kommt aber noch ein zweites Moment hinzu. Während sich auf dem Versuchsfeld Montevideo-Sayago im November und Dezember 1909 an reifenden *Vicia Faba*-Pflanzen Teleutobildung beobachten ließ, zeigten die später gesäten und erst im Januar bis Februar 1910 zur Reife kommenden Pflanzen im allgemeinen keine Teleutobildung. Der ganze äußere Befund deutet darauf hin, daß ein vorzeitiges Vertrocknen der Blätter stattfand, und so infolge des Nichteintretens des erforderlichen Entwicklungsstadiums die Teleutobildung ausgeschlossen wurde. In diesem Sinne dürfte auch das Ergebnis eines im Januar 1910 durchgeführten Versuches zu deuten sein. Ein Teil der zu dieser Zeit reifenden Pflanzen wurde vom 13. Januar an reichlich gegossen und während der Mittagsstunden durch Überdecken eines mit Leinwand bespannten Holzrahmens (in $1\frac{1}{4}$ Meter über dem Erdboden) der Einwirkung der direkten Sonnenstrahlen entzogen. Diese Pflanzen welkten ungleich langsamer ab und zeigten am 26. Januar in der Tat Teleutosporenbildung, allerdings ebenfalls nur schwach.

Auf Grund dieser im La Plata-Gebiet gemachten Beobachtungen erscheint es mir sehr wahrscheinlich, daß auch die in Ecuador von Lagerheim beobachtete Unterdrückung der Teleutobildung von *Uromyces Fabae* in keiner Weise durch eine direkte Einwirkung des Klimas auf den Pilz zustande kommt, sondern daß das Klima in irgendeiner Weise das Eintreten des für die Teleutobildung nötigen spezifischen Entwicklungsstadiums der Nährpflanze verhindert.

Ebensowenig vermag ich vorläufig für andere Rostpilze eine etwa beobachtete Unterdrückung der Teleutosporenbildung als durch direkte Einwirkung auf den Pilz hervorgerufen und bewiesen anzuerkennen. Wenn in dem Klima eines bestimmten Landes Teleutosporen eines Pilzes nicht entwickelt werden, so besteht doch zum mindesten die Möglichkeit, daß in diesem Lande Nährpflanzen mit dem für die Teleutobildung nötigen Ent-

wicklungsstadium infolge irgendeiner Eigenart des Klimas nicht vorhanden sind.

Neben dem angeblichen und bisher in keiner Weise bewiesenen direkten Einfluß des Klimas auf die Teleutosporenbildung werden weiter noch innere, in Verschiebungen der Organisation des Rostpilzes bestehende Veränderungen verantwortlich gemacht, auf die im folgenden noch kurz eingegangen sei.

An erster Stelle sei die u. a. von Jaczewski¹⁾ geäußerte Ansicht erwähnt, daß »das Alter des Myzels« die Teleutobildung bestimmt. »In der Jugend erzeugt das Myzel ausschließlich Uredosporen, dann tritt eine Periode ein, während welcher es ausschließlich Teleutosporen bildet.«

Diese von Jaczewski speziell für *Puccinia graminis* gemachte Annahme muß als unzutreffend abgelehnt werden. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe einiger besonderer Versuchsbeobachtungen aus Montevideo-Sayago. Getreidepflanzen wurden rostfrei bis zur Blüte bzw. bis zu einem noch späteren Stadium herangezogen; derartige Pflanzen enthalten dann bekanntlich ältere und jüngere Teile nebeneinander. Infiziert man nun die ganze Pflanze gleichzeitig und in gleicher Weise, so findet, so weit eine Infektion eingetreten ist, später auch Teleutobildung statt, diese aber nicht gleichmäßig auf allen Teilen, also nicht in Abhängigkeit vom »Alter des Myzels«, sondern genau entsprechend dem Entwicklungszustand der betr. Pflanzenteile. Bei den jüngeren Pflanzenteilen dauert die Uredobildung noch längere Zeit an, während es bei den älteren gerade noch zur Ausbildung von sich öffnenden Uredolagern kommt, und der Uredobildung die Teleutobildung auf dem Fuße folgt. In einem Versuch vom 1. Dezember 1909 wurden rostfrei herangezogene Weizenpflanzen, die kurz vor der Blüte waren, reichlich auf allen Blättern mit *Uredo triticina* infiziert; an den drei jüngsten (oberen) Blättern traten Infektionen ein. Während sich auf dem drittjüngsten Blatt am 10. Dezember die ersten Uredolager und bereits am 12. Dezember die ersten Teleutosporen zeigten, wurde an dem zweitjüngsten Blatt die erste

¹⁾ Jaczewski, A. v., Studien über das Verhalten des Schwarzrostes des Getreides in Rußland. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten Bd. XX, 1910, S. 321—359.

Uredobildung am 8. Dezember, die erste Teleutobildung aber erst am 18. Dezember, an dem obersten (jüngsten) Blatt die erste Uredobildung ebenfalls am 8. Dezember, die erste Teleutobildung aber erst am 21. Dezember beobachtet. Die zeitlichen Unterschiede der Teleutobildung entsprechen also in keiner Weise dem Alter des Myzels, sondern ausschließlich den Verschiedenheiten der Entwicklungsstadien der infizierten Blattspreiten.

Sodann sei im folgenden auf die vor allem von Plowright¹⁾ vertretene und anscheinend auch experimentell gestützte Ansicht eingegangen, daß Art und Zeit des Eintretens der Teleutosporenbildung in hohem Maße von dem Eintreten oder Nichteintreten eines etwaigen Wirtswechsels abhängig sind. Wenn *Puccinia graminis* auf Gräsern sich aus Äcidiosporen entwickelt hat, so soll die Teleutobildung ungleich reichlicher und früher auftreten, als wenn der Pilz längere Zeit bereits in Uredo vorhanden war. Eintretender Wirtswechsel soll also die Teleutobildung beschleunigen, längere Uredodauer dieselbe abschwächen und hinauszögern.

Diese Beobachtungen Plowrights können aber schon deswegen als einwandsfrei nicht angesehen werden, weil Verschiedenheiten des Entwicklungsstadiums der Nährpflanze nicht in entsprechendem Maße berücksichtigt sind, was bei der unzweifelhaft feststehenden Bedeutung dieses Faktors für die Teleutosporenbildung unbedingt notwendig wäre.

Im übrigen kann ich auch hier auf meine tatsächlichen Beobachtungen im La Plata-Gebiet hinweisen. Bei keiner der dort vorkommenden Getreiderostarten, mit alleiniger Ausnahme vielleicht von *Puccinia Maydis*, spielt der Wirtswechsel unter den dortigen Verhältnissen eine Rolle. *Puccinia coronifera* und *P. triticina* bilden in Uruguay und den benachbarten Ländern trotz ihrer ständigen, nun wohl schon Jahrhunderte dauernden Uredoexistenz²⁾ und Uredoüberwinterung und trotz des

¹⁾ Plowright, Ch. B., Monograph of the British Uredineae and Ustilagineae, London 1889. Weitere Literaturangaben siehe bei Klebahn, Die wirtswechselnden Rostpilze, 1904, S. 53 und 185.

²⁾ Nach freundlicher Mitteilung des Direktors des Naturhistorischen Museums zu Montevideo, Prof. Archavaleta, läßt sich der Beginn des Getreidebaus im La Plata-Gebiet, speziell in Uruguay, bis in den Beginn des 17. Jahrhunderts zurück-

Fehlens jeglichen Wirtswechsels jahraus, jahrein in durchaus gleicher Weise ihre Teleutosporen; und auch für *Puccinia graminis* liegt eine Unterdrückung oder Verzögerung der Teleutosporenbildung in keiner Weise vor, obwohl ebenso wie für die beiden erstgenannten Rostarten ein Wirtswechsel in diesem Teil der Erde bisher nicht beobachtet worden ist. Ebensowenig ließen sich für *Puccinia Maydis* irgendwelche Tatsachen feststellen, welche auf eine Abhängigkeit der Teleutosporenbildung von der Zahl der Uredogenerationen oder vom Wirtswechsel hindeuten könnten.

So müssen wir denn den von Plowright und anderen Autoren¹⁾ gemachten Angaben über die Bedeutung des Wirtswechsels für die Teleutobildung so lange ablehnend gegenüberstehen, bis in neueren Versuchen das Entwicklungsstadium der Nährpflanze sowie dessen Abhängigkeit von den besonderen klimatischen Verhältnissen eines Landes entsprechend berücksichtigt sind, und so ein tatsächlicher Nachweis eines derartigen Verhaltens der Rostpilze erbracht ist. —

Wenn ich im obigen als Grundbedingung der Auslösung der Teleutosporenbildung das Eintreten eines gewissen Entwicklungsstadiums der Nährpflanze und ihrer Teile bezeichnet habe, so kann dieses Entwicklungsstadium mit »Erschöpfungsstadium« identisch sein und ist es wohl auch in der Regel, so z. B. bei den Getreiderosten, wo unzweifelhaft Beziehungen zwischen Stoffabwanderung aus den Blättern und der auf diesen Blättern eintretenden Teleutobildung bestehen. Eine derartige Identifizierung von Entwicklungsstadium eines bestimmten Pflanzenteils mit Erschöpfungsstadium braucht jedoch, worauf ich noch hinweisen muß, durchaus nicht immer oder wenigstens nicht in der gleichen Weise vorzuliegen. Es ist schon darauf hingewiesen, daß beim Mais die Teleutosporenbildung von *Puccinia Maydis* vielfach schon an noch völlig grünen Blättern, die allerdings ein bestimmtes Altersstadium erreicht haben verfolgen. Damit ist allerdings noch nicht gesagt, daß die heute dort anzutreffenden Getreideroste nun schon ebensolange dort vorkommen. Daß sie jedoch schon seit fünf Jahrzehnten dort bestehen, konnte ich nachweisen: im Herbarium Arechavaleta befinden sich Weizen- und Haferpflanzen mit *Puccinia triticina* und *Puccinia coronifera* aus den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts.

¹⁾ Vgl. Klebahn, Die wirtswechselnden Rostpilze, 1904, S. 53.

müssen, einsetzt; die »Erschöpfung« der Maisblätter macht sich also zunächst nicht in so äußerlicher Weise kenntlich, wie die der anderen Getreidearten.

Bei einigen Rostpilzen findet jedoch nun auffallenderweise die Teleutosporenbildung nicht an funktionslos werdenden, mehr oder weniger »erschöpften« Pflanzenteilen statt, sondern an solchen, die mit dem Übergang von der Winterruhe zum Frühling ihre durch das winterliche Klima unterbrochenen Lebensfunktionen von neuem aufnehmen. *Chrysomyxa Rhododendri* und *C. Ledi* bilden ihre Teleutosporen auf den wintergrünen Blättern von *Rhododendron*-Arten bzw. *Ledum palustre* nicht im Herbst, sondern erst im Frühling. Da diese Blätter zum mindesten noch einige Wochen, meist aber Monate ihre normalen Funktionen ausüben, so kann zur Zeit der Teleutobildung natürlich von einem eigentlichen Erschöpfungsstadium noch nicht die Rede sein. Und doch dürfte auch hier eine ähnliche Änderung des Substrates wie beim Eintreten eines dem Absterben unmittelbar vorausgehenden Erschöpfungszustandes vorliegen und die Ursache der Teleutosporenbildung sein. Es besteht die Möglichkeit, daß beim Wiedererwachen der Lebensfunktionen im Frühjahr doch eine gewisse, äußerlich allerdings nicht wahrnehmbare Entleerung der Blätter in die übrigen Pflanzenteile stattfindet. Näheres hierüber wissen wir leider noch nicht. Es besteht auch noch eine andere Möglichkeit; ich verweise auf die von Lidforss¹⁾ für eine große Zahl von wintergrünen Pflanzen festgestellte plötzliche Abnahme der in den Zellen vorhandenen löslichen Kohlehydrate beim Übergang vom Winter in die wärmere Jahreszeit, die in ihrer Wirkung natürlich einer plötzlichen Entleerung dieser Zellen von Kohlehydraten gleichkommt. Allerdings muß wieder berücksichtigt werden, daß es sich im allgemeinen bei der Entleerung und Erschöpfung absterbender Blätter nicht gerade nur um die Fortwanderung von Kohlehydraten handelt²⁾. Wir müßten dann also weiter annehmen, daß diese Pilze speziell auf Verringerung der löslichen Kohlehydrate mit einem Ein-

¹⁾ Lidforss, B., Die wintergrüne Flora, Lunds Universitets Aarskrift, N. F., Bd. 2, 1907, S. 1—78.

²⁾ Vgl. Swart, N., Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern, Jena 1914.

setzen der Teleutosporenbildung reagieren. Bestimmtes läßt sich natürlich erst sagen, wenn wir die Stoffwechselvorgänge der im Frühjahr austreibenden Pflanzen näher kennen, die übrigens gerade bei Rhododendron-Pflanzen sehr eigenartige zu sein scheinen; ich weise nur noch darauf hin, daß der Laubfall der vorjährigen überwinterten Blätter hier oft im Sommer, zuweilen aber noch früher, schon während der Blüte der Pflanzen selbst stattfindet.

Auf keinen Fall braucht die Teleutobildung der beiden eben erwähnten Rostpilze, *Chrysomyxa Rhododendri* und *C. Ledi* einen Widerspruch zu der sonst beobachteten Gesetzmäßigkeit der Teleutosporenbildung zu bedeuten; nur dürfte sie die Veranlassung dazu abgeben, das zur Teleutobildung erforderliche Entwicklungsstadium der Nährpflanze nicht ohne weiteres mit einem dem Absterben der betreffenden Teile unmittelbar vorangehenden »Erschöpfungsstadium« zu identifizieren.

Das Verhalten von *Chrysomyxa Rhododendri* und *C. Ledi* ist noch aus einem anderen Grunde besonders interessant. *Chrysomyxa Rhododendri* bildet ihre Äcidien auf *Picea excelsa*, ihre Uredo- und Teleutosporen auf Rhododendron-Arten. An denjenigen Stellen nun, an denen Fichten und Alpenrosen in natürlichem Zustande nebeneinander vorkommen, werden Äcidien und Teleutosporen gebildet, Uredosporen gar nicht oder sehr selten. Andererseits werden an Orten, wo der Träger der Äcidiengeneration fehlt, reichlich Uredosporen beobachtet, während die Teleutosporenbildung spärlicher zu werden scheint. Ähnliche Verhältnisse scheinen für *Chrysomyxa Ledi* vorzuliegen.

De Bary¹⁾, der sich mit den vorstehenden Rostpilzen näher beschäftigte und auch ihren Wirtswechsel aufklärte, hat auch bereits darauf hingewiesen, daß das Auftreten der Uredosporen und Zurückgehen oder Unterdrücken der Teleutosporenbildung sowie der umgekehrte Vorgang nicht durch das Ausbleiben oder Vorhandensein der Äcidienbildung und des Wirtswechsels verursacht sein kann, daß vielmehr die »klimatischen Verhält-

¹⁾ De Bary, *Aecidium abietinum*, Bot. Ztg. 37, S. 761—774, 777—789, 801 bis 811, 825—830, 841—847.

nisse der Standorte für die Art der Sporenbildung verantwortlich zu machen sind.

De Bary ist mit dieser seiner Ansicht trotz des von ihm angeführten Beobachtungsmaterials nicht durchgedrungen. Wenigstens sagt z. B. Klebahn¹⁾ in seinen allgemeinen Ausführungen über die Entbehrlichkeit des Wirtswechsels unter Erwähnung des Verhaltens von *Chrysomyxa Rhododendri*: »Wenn der Pilz in Gegenden auftritt, wo der Äcidienwirt selten ist oder ganz fehlt«, so wird im letzteren Falle »die Teleutosporenbildung überflüssig, und sie unterbleibt auch vielfach; ob aber infolge des Ausbleibens der Äcidienbildung oder infolge der klimatischen Einflüsse, ist nicht ausgemacht«.

Es muß zugegeben werden, daß die Beobachtungen De Barys einen absoluten Beweis von der Bedeutungslosigkeit des Wirtswechsels für die Art der Sporenbildung im vorliegenden Fall nicht enthalten; andererseits muß aber m. E. doch zugestanden werden, daß diese Beobachtungen mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit darauf hindeuten, daß die klimatischen Verhältnisse das ausschlaggebende Moment darstellen. »Inwieweit dieselben auf den Pilz ganz direkt verändernd einwirken, oder insofern indirekt, als sie zunächst in den *Rhododendren* Änderungen der Wasserverteilung, der Assimilation, Bildung und Ansammlung von Reservestoffen, usw. bewirken, welche dann erst ihrerseits den Pilz beeinflussen«, diese Frage wird von De Bary ebenfalls bereits aufgeworfen und dahin beantwortet, daß eine »indirekte Einwirkung der klimatischen Agentien wenig wahrscheinlich« sei. In diesem Punkt vermag ich nun De Bary im Hinblick auf die im obigen dargelegten Momente, nicht zu folgen; vielmehr halte ich gerade auch für *Chrysomyxa Rhododendri* die Einwirkung des Klimas als eine »indirekte«, d. h. auf dem Umweg einer Beeinflussung des Entwicklungsstadiums der Nährpflanze sich vollziehende für vorliegend.

Wenn das Entwicklungsstadium der Nährpflanze die Teleutosporenbildung sehr vieler, vielleicht aller Rostpilze bestimmt, so muß diese Feststellung naturgemäß auch für die Beurteilung der Entstehung von Rostformen mit abgekürztem Entwicklungs-

¹⁾ Klebahn, Wirtswechselnde Rostpilze, 1904, S. 47.

gang, bei denen also die eine oder andere Sporenform unterdrückt wird, von Bedeutung sein. Ich würde auf diese schwierige und naturgemäß vorläufig nur mehr oder minder hypothetisch zu beantwortende Frage hier nicht eingehen, wenn nicht unlängst Morgenthaler¹⁾, dessen Untersuchungen über die Teleutosporenbildung einiger Rostpilze zu ähnlichen Ergebnissen geführt haben, wie die meinen, gerade die Bedeutung des Entwicklungsstadiums der Nährpflanze für die Teleutosporenbildung zum Ausgangspunkt von Betrachtungen genommen hätte, gegen welche gewisse Bedenken geltend gemacht werden müssen.

Morgenthaler erwähnt zunächst das bereits von Johanson²⁾ für den Norden und vor allem von Ed. Fischer³⁾ für die Alpenregion festgestellte Überwiegen der sog. Mikroformen (nur Teleutosporen und Basidiosporen bildenden Rostpilze) in gewissen Ländern. Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, und ist auch bereits von P. Magnus⁴⁾ ausgesprochen worden, daß hier klimatische Verhältnisse, vor allem die Verkürzung der Vegetationszeit in irgendeiner Weise im Spiele sind. Während Ed. Fischer⁵⁾ die Frage offen läßt, ob die Abkürzung der Entwicklung der Rostpilze »durch Selektion zu erklären«, oder aber »durch direkte Einwirkung klimatischer Faktoren hervorgerufen sei«, hält Morgenthaler⁶⁾ es für »sehr wahrscheinlich, daß bei der Entstehung dieser Formen direkte Anpassung im Spiel war, indem das frühe Absterben der Blätter direkt die Unterdrückung

¹⁾ Morgenthaler, O., Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen. Centralbl. f. Bakt., Par.-K. u. Inf.-Krankh. II. Teil, Bd. 27, 1910, S. 73—92.

²⁾ Johanson, C. J., Über die in den Hochgebirgen Jämtlands und Härjedalens vorkommenden Peronosporaceen, Ustilagineen und Uredineen. Bot. Centralbl. Bd. 28, 1886, S. 347, 377.

³⁾ Fischer, Ed., Die Uredineen der Schweiz. Bern 1904, S. XIX ff.

⁴⁾ Magnus, P., Über die auf Compositen auftretenden Puccinien mit Teleutosporen vom Typus der Puccinia Hieracii, nebst einigen Andeutungen über den Zusammenhang ihrer spezifischen Entwicklung mit ihrer vertikalen Verbreitung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XI, 1893, S. 453—464.

Ders.: Über den Zusammenhang der Entwicklung einiger Rostpilze mit klimatischen Verhältnissen ihrer Standorte. Naturwiss. Rundschau, Jahrg. XI, S. 1—2.

⁵⁾ Fischer, Ed., l. c.

⁶⁾ Morgenthaler, l. c.

der Uredobildung bewirkte. So käme man also auch für diese Fälle auf die Möglichkeit einer Neo-Lamarckistischen Erklärung«. Allerdings muß Morgenthaler zugeben, »daß das frühe Welken der Nährpflanze nicht in allen Fällen zur Erklärung der Mikroformen ausreicht, denn wir kennen auch zahlreiche solche Formen auf Pflanzen mit langlebigen Blättern, besonders unter den alpinen. . . . Bei diesen Formen muß bis auf weiteres doch die Verkürzung des Entwicklungsganges auf klimatische Faktoren zurückgeführt werden, wie dies Johanson, Magnus, Ed. Fischer und Iwanoff getan haben«.

Ich habe oben bereits darauf hingewiesen, daß ein direkter Einfluß klimatischer Faktoren auf die Art der Sporenbildung, wie er hier auch von Morgenthaler behauptet wird, bisher zum mindesten nicht nachgewiesen ist, weswegen wir ihn vorläufig als unbewiesen ablehnen müssen, und beschränke mich im übrigen auf folgende Bemerkungen.

Die Bildung der Uredo- und Teleutosporen ist bei sehr vielen Rostpilzen nachweislich an einen verschiedenen Entwicklungszustand der Nährpflanze gebunden; wird das spezifische »Teleutostadium« der Nährpflanze in dem Klima eines bestimmten Landes und auf einer bestimmten Pflanze nicht erreicht (*Uromyces Fabae* in Ecuador, *Puccinia Prunispinosae* auf Pfirsich im La Plata-Gebiet), so unterbleibt die Teleutobildung; es besteht so die Möglichkeit des Auftretens isolierter Uredoformen, ohne daß von einer wirklichen Unterdrückung der Teleutosporen die Rede ist: die Teleutosporenbildung ist nur latent.

Wird nun in umgekehrter Weise in einem Lande infolge klimatischer Anpassungen oder sonst in irgendeiner Weise die Nährpflanze so verändert, daß sie das »Uredostadium« überhaupt nicht mehr durchläuft, sondern sofort oder doch noch im Beginn ihrer Entwicklung ein Stadium erreicht, auf welches der Rostpilz mit Teleutosporenbildung reagiert, so kann naturgemäß keine Uredobildung, sondern muß ausschließlich und sofort Teleutobildung erfolgen; mit anderen Worten: die Uredosporenbildung braucht nicht wirklich unterdrückt, sie braucht nur latent zu sein, genau wie die Teleutosporenbildung es in vielen Fällen unzweifelhaft ist.

Auf das Bestehen dieser Möglichkeit einer latenten statt einer unterdrückten Uredobildung will ich hiermit hingewiesen haben und noch erwähnen, daß sie im Hinblick auf das Verhalten gewisser Rostpilze [*Uromyces Ficariae* Lév, *U. Scillarum* Wint. u. a.]¹⁾, welche in der Regel nur Teleuto, jedoch hin und wieder aber ungleich seltener oder nur ganz ausnahmsweise auch Uredo bilden, durchaus nicht ohne weiteres abzulehnen ist. Wenn daher unter bestimmten klimatischen Verhältnissen, nämlich bei starker Verkürzung der Vegetationsperiode, in besonders hohem Maße Mikroformen auftreten, so braucht es sich hierbei durchaus nicht, wie Morgenthaller will, um eine »direkte Anpassung« des Rostpilzes an klimatische Verhältnisse zu handeln; der Rostpilz kann vielmehr durchaus derselbe sein, nur ist vielleicht die Nährpflanze durch die klimatischen Verhältnisse so verändert, daß der für die Uredobildung nötige Entwicklungszustand nicht mehr oder zu schnell durchlaufen wird, als daß eine Bildung von Uredosporen erfolgen könnte, wobei wir noch gar nicht an das zu zeitige Erreichen eines Erschöpfungsstadiums zu denken brauchen. Wird dann eine derartige Veränderung der Entwicklung der Nährpflanze erblich fixiert, so kann ohne jede Änderung der Eigenschaften des Rostpilzes aus einer früher in Uredo und Teleuto existierenden Rostart eine isolierte Teleutoform, eine Mikroform werden. Ob das nun tatsächlich und bei allen Mikroformen in der eben angegebenen Weise der Fall ist, wage ich nicht zu entscheiden; auf jeden Fall tut man aber gut, gerade bei der Beurteilung des Pleomorphismus der Rostpilze nicht nur den Rostpilz, sondern vor allem auch die Nährpflanze als variable und unbekannte Größe anzusehen. Auch für die etwaige Unterdrückung der Äcidiosporen dürfte es sich empfehlen, diese Betrachtungsweise anzuwenden, denn das Auftreten dieser Sporenformen hängt ebenfalls sichtlich von der Art des Nährbodens, von der Beschaffenheit der befallenen Pflanzenteile ab.

So eröffnet die nähere Feststellung der Bedingungen der

¹⁾ Vgl. die bei Lagerheim angegebenen Daten und Beispiele. Lagerheim, Über Uredineen mit variablem Pleomorphismus, Tromsø Museums Aarshefter 16, 1893, S. 129.

Teleutosporenbildung, wie ich sie im obigen im Anschluß an die in Südamerika daraufhin untersuchten Getreideroste versucht habe, auch Ausblicke auf die Entstehung des Pleomorphismus der Rostpilze und damit auf die Entwicklungsgeschichte dieser eigenartigen Organismen; sie ermöglicht vor allem in höherem Maße die Einführung der kausalen Betrachtung der Anpassungserscheinungen der Rostpilze neben und an Stelle der bisher meist in den Vordergrund gestellten finalen Momente.

Rostock i. M., Botanisches Institut der Universität.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Gaßner Gustav

Artikel/Article: [Die Teleutosporenbildung der Getreiderostpilze und ihre Bedingungen. 65-120](#)