

Studien zur Lebensgeschichte des Rostpilzes *Hyalopsora aspidiotus*

Heinrich DÖRFELT und Erika RUSKE

18 Abbildungen

Abstract

DÖRFELT, H.; RUSKE, E.: Study of the life history of the rust fungus *Hyalopsora aspidiotus*. – *Hercynia N. F.* 43 (2010): 71–83.

The holarctic, heteroecious and macrocyclic rust fungus *Hyalopsora aspidiotus* mainly occurs in Central Europe in the dicaryontic phase on the fern *Gymnocarpium dryopteris*. The experimentally proven host change with *Abies* spp. as haplont is not obligate since this fungus is perennial in *Gymnocarpus* spp., i. e. its reproduction is mainly accomplished by means of uredospores and hibernating amphispores, so that this fungus also occurs far outside of the distribution areas of *Abies* spp. in the Holarctic.

The teliospores occur in spring as first spore form and germinate immediately with basidia. They produce, in some cases in an anomalous manner, basidiospores or germinate with hyphae.

It is possible that these hyphae are able to undergo dikaryosis and perhaps attack the dicaryont host. Thus *Hyalopsora aspidiotus* represents a developmental line from a heter-euform to a hemiform, possibly maintaining the ability of genetic recombination via meiosis, despite the lost host change.

Key words: Basidiomycota, Uredinomycetes, Pucciniales, *Hyalopsora*, life cycle

1 Einführung

Bei den Rostpilzen mit einem Wirtswechsel zwischen Farnpflanzen (Pteridophyta) und Nacktsamern (Gymnospermae) sind gegenüber den Sippen, die auf bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermae) parasitieren, mehr ursprüngliche Merkmale zu erwarten (vgl. ARTHUR 1924, GÄUMANN 1949). Zu ihnen gehört der in Europa relativ häufige Farnrost *Hyalopsora aspidiotus* (PECK) MAGNUS (= *Hyalopsora polypodii Dryopteridis* MAGNUS) mit einer heterözischen, makrozyklischen Entwicklung. Als Haplontenwirte sind *Abies alba* MILL. und *Abies balsamea* (L.) MILL. nachgewiesen. Dikaryontenwirt ist *Gymnocarpium dryopteris* (L.) NEWMAN und nach GÄUMANN (1959) auch *Gymnocarpium robertianum* (HOFFM.) NEWMAN (vgl. z. B. FISCHER 1904, GROVE 1913, GÄUMANN 1959, CUMMINS 1959). Der Entwicklungszyklus wurde anhand von Infektionsversuchen aufgeklärt (KLEBAHN 1916, MAYOR 1922, 1925, BELL 1924, HUNTER 1927, KAMEI 1940) und von GÄUMANN (1959) zusammenfassend dargestellt. Auf den *Abies*-Arten bildet der Rost auf zwei- bzw. dreijährigen Nadeln Spermogonien und Aecien, letztere sind Nadelperidermien. Sie sind – wie auch die anderer Farnroste – aus forstwirtschaftlicher Sicht ohne wirtschaftliche Bedeutung für die Tannen (vgl. BLUMER 1963). Auf den *Gymnocarpium* spp. werden Uredien mit Uredo- und reichlich Amphisporen und die Telien mit den intrazellulären Teliosporen gebildet. Die wesentliche Fortpflanzung und Verbreitung geschieht durch Uredo- und Amphisporen auf dem Dikaryontenwirt, wodurch der Pilz auch weit außerhalb des Tannenareals in seinem holarktischen Verbreitungsgebiet existieren kann.

H. aspidiotus wurde zunächst aufgrund der Uredien als *Uredo aspidiotus* PECK beschrieben und, nachdem MAGNUS (1895) die intrazellulären Telien in den Epidermiszellen des Farnes entdeckt hatte, in die Gattung *Melamporella* als *M. aspidiotus* (PECK) MAGNUS gestellt. Schließlich begründete MAGNUS (1901) aufgrund der Struktur der Haustorien und der Uredien die Gattung *Hyalopsora*. Seine Auffassung der Gattungsumgrenzung wird im Prinzip bis heute akzeptiert (vgl. z. B. GROVE 1913, SÄVULESCU 1953, GÄUMANN 1959), nachdem sie durch morphologische (MOSS 1926) und ultrastrukturelle (BERNDT et al. 1994) Merkmale gestützt wurde. Dies trifft prinzipiell auch für die systematische Einordnung der Gattung in die Familie Pucciniastraceae zu. Molekularbiologische Studien (MAIER et al. 2003, WINGFIELD et al. 2004.) zeigen jedoch, dass die gegenwärtig gebräuchliche Familienstruktur (vgl. KIRK et al. 2008) problematisch

ist und man besser zur groben Einteilung der Pucciniales in nur zwei Familien, den Melampsoraceae und Pucciniaceae zurückkehren sollte, wie dies in vielen Standardwerken noch bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts üblich war (vgl. SĂVULESCU 1953, ENGLER 1954).

Ziel unserer Studie ist es, einigen widersprüchlichen Angaben in der Literatur nachzugehen. Wichtig war uns dabei, durch Langzeitbeobachtung an einem ausgewählten Standort die Erscheinungszeiten der verschiedenen Sporentypen und der Basidien zu ermitteln, sowie den Modus der anormalen Sporenbildung an den Basidien zu studieren. Schließlich dient unsere Arbeit der fotografischen Dokumentation der makro- und mikroskopischen Strukturen, da solche Bilder in der Literatur fehlen und für die Gelände- und Bestimmungsarbeit instruktiver als manche Zeichnungen in den Standardwerken sind.

Terminologisch bleiben wir bei den gegenwärtig im deutschsprachigen Raum am häufigsten benutzten Begriffen (vgl. DÖRFELT 1989), obgleich in den zitierten Werken vielfach andere Termini benutzt werden, die meist auf die Vorschläge von DE BARY (1884) zurückgehen. Wir bezeichnen die aus Teliosporen unter Meiose entstehenden Strukturen als Basidien (nicht als Promycelien), die daran gebildeten Meiosporen als Basidiosporen (nicht als Sporidien). Aus Sporen gebildete Pilzfilamente nennen wir Hyphen (nicht Keimschläuche). Als Teliosporen (nicht Teleutosporen) sehen wir auch die aus einer einzigen Hyphe gebildeten zwei- oder mehrzelligen Strukturen der Teleomorphen an und bezeichnen diese nicht als Sporenpaar oder Sporengruppe. Die Uredosporenlager bezeichnen wir als Uredien (nicht als Uredinien), die Teliosporenlager als Telien.

2 Material und Methoden

Untersuchtes Frischmaterial:

Hyalopsora aspidiotus auf *Gymnocarpium dryopteris*:

Deutschland, Prov. Thüringen, ca. 6 km ssw. Stadtroda (TK 25: 5136/3), Melico-Fagetum, Braunerde über Buntsandstein, ca. 290 m NN (Abb. 1, vgl. WALTHER & DÖRFELT 1993, Fundort 2);

Erstfund am 23.7.1993, beobachtet und Probenentnahme am Fundort in mehreren Jahren von 1993 bis zum Sommer 2009; Belege in JE und HAL.

Einige befallene Exemplare von *Gymnocarpium dryopteris* wurden im Mai 2005 und im Mai 2009 an diesem Fundort entnommen und im Gewächshaus als Kübelkultur beobachtet.

Herbarmaterial:

Hyalopsora aspidiotus auf *Gymnocarpium dryopteris*, Nr. 848 (gesammelt 1868) des Exsikkatenwerkes „Fungi Europaei“ von RABENHORST aus HAL.

Ergebnisse der Untersuchung des Herbarmaterials, das bei WALTHER & DÖRFELT (1993) zitiert ist, flossen in die vorliegende Arbeit ein.

Untersuchungsmethoden:

Die mikroskopischen Untersuchungen erfolgten an einem Peraval und einem Jenaval-Mikroskop (Carl Zeiss Jena). Die Gelände- und Makrofotos wurden mit Canon-Kameras EOS 300D, 350D und 450D, Zoomobjektiven EF-S 18-55 mm, teilweise mit Zwischenringen angefertigt, die Makroaufnahmen zudem mit dem Objektiv Pentacon, 29 mm in Retrostellung und Zwischenringen und mit dem Lupenobjektiv Luminar f=25 mm; die Mikroaufnahmen wurden an einem Jenaval-Mikroskop mit Planachromat-Objektiven (3,2x, 12,5x, 25x, 40x und 100x), zum Teil in Kombination von Durch- und Auflicht angefertigt. Die Färbung der mikroskopischen Präparate erfolgte teilweise mit Baumwollblau in Lactophenol.

Die Fotos wurden bei Bedarf mit „Photoshop Elements“ in Helligkeit und Kontrast nachbearbeitet. Die Vermessung der mikroskopischen Details erfolgte mit dem Bildverarbeitungsprogramm „Image Tool

Version 2“, des „Department of Dental Diagnostic Science“ der Universität des „Texas Health Science Center“, San Antonio, Texas. Die statistischen Größen wurden mit dem Programm WINSTAT, einem Zusatzprogramm von EXCEL, ermittelt. Angegeben ist der Vertrauensbereich für den Beobachtungswert unter Annahme einer t-Verteilung. Er umfasst 95 % der Werte (LOZÁN & KAUSCH 1998).

3 Ergebnisse

3.1 Erscheinungszeit

Bei einer mykofloristischen Studie (WALTHER & DÖRFELT 1993) wurden an Herbarmaterial von *Hyalopora aspidiotus* Teliosporen nur an Farnwedeln eines einzigen Beleges gefunden, der bereits im Mai gesammelt worden war. An allen anderen Belegen waren ausschließlich Uredien vorhanden. Am Thüringer Fundort bei Stadtroda, unserer Dauerbeobachtungsfläche, konnte zwischen 1994 und 2009 nachgewiesen werden, dass die Telien alljährlich ausschließlich an frisch austreibenden Wedeln und generell unmittelbar vor dem Ausreifen der ersten Uredosporen erscheinen. *Gymnocarpium dryopteris* treibt in Mitteldeutschland je nach Witterung zwischen Mitte April und Mitte Mai die ersten Wedel (Abb. 2 – 5), etwa gleichzeitig mit dem Ergrünen von *Fagus sylvatica*. Beim Aufbrechen der ersten Uredien sind die Telien zwar noch nachweisbar (Abb. 10), es werden aber im Verlaufe der weiteren Vegetationsperiode keine weiteren Telien gebildet. Da die Teliosporen unmittelbar nach ihrer Entstehung keimen, ist es geboten, sie bereits während der Entfaltung der Wedel zu suchen und vor dem Ausreifen der ersten Uredien (Abb. 6) zu untersuchen. Später wird durch das massenhafte Auftreten von Uredo- und Amphisporen das Auffinden der Telien erschwert. Die Erscheinungszeit der Telien zeigt, dass der Pilz seinen Wirt systemisch befällt und in den Rhizomen überwintert, dies hat bereits PADY (1935) bei cytologischen Studien zur Teleomorphie der Art nachgewiesen.

Telien für die mikroskopische Untersuchung wurden Anfang Mai 1994, 1995 und 1997, dann wieder am 2.5.2005 (Reste noch am 16.5.2005) und am 27.4.2009 gesammelt. Im Beobachtungszeitraum haben sich die Befallsherde deutlich vermehrt und vergrößert.

3.2 Struktur der Telien und der Teliosporen

Vor der Keimung der Teliosporen sind die Telien schwer zu erkennen Sie erscheinen als feine etwas heller als die Umgebung gefärbte Flecken an der Unterseite der Wedel. Die Epidermiszellen der Wirtspflanze sind dort häufig mit den dünnwandigen unpigmentierten Teliosporenzellen so ausgefüllt, dass nicht zu erkennen ist, was zu einer einzigen Teliospore gehört (Abb. 8, 9). Einzelne Sporen erkennt man an den etwas dickeren Außenwänden. Sie sind in vielen Fällen bei Aufsicht auf die Epidermis der Wirtspflanze aus vier gleichgroßen Zellen aufgebaut (Abb. 9 a). Die Querwände sind kreuzförmig angeordnet. Teliosporen dieser Form erreichen in der Aufsicht auf die befallenen Epidermiszellen ca. 25 µm Durchmesser und sind an den Septen etwas eingeschnürt. In den mit Teliosporenzellen ausgefüllten Epidermiszellen werden z. T. weitere Septen in einzelnen Zellen der zunächst regulär vierzelligen Teliosporen gebildet, außerdem sind oft so viele Sporen eingewachsen, dass durch das Aneinanderdrängen eckig-kantige unregelmäßige Zellformen überwiegen, unter ihnen kommen Zellen von nur ca. 5 µm Durchmesser vor. Große Zellen von über 20 µm gehören zu Teliosporen, deren Septenbildung noch nicht abgeschlossen ist.

Befallene Epidermiszellen bekommen bräunliche Wände, sind schließlich plastidenfrei und völlig mit Pilzzellen angefüllt (Abb. 8). Sie liegen oft unmittelbar neben normalen, plastidenführenden Epidermiszellen (Abb. 8). Befallene Schließzellen von Spaltöffnungen haben wir nicht beobachtet.

Nach Literaturangaben sind die einzelnen Sporen zwei- bis siebenzellig (GÄUMANN 1959); SĂVULESCU (1953) bezeichnet sie als meist vier-, selten drei- bis fünfzellig. MAGNUS (1895) hatte sie als einzellig beschrieben, wobei er jede Pilzzelle in den Epidermiszellen als eine einzige Teliospore aufgefasst hat. Die von diesem Autor beschriebenen, in den Epidermiszellen tiefer liegenden „Sporen“ gehören wahrscheinlich zu den sporenbildenden Hyphen.

3.3 Teliosporenkeimung und Morphologie der Basidien

Die Keimhyphen jeder Teliosporenzelle durchdringen die Wand der Epidermiszellen und wachsen außerhalb der Wirtszellen zu Basidien aus. Die Basidien sind meist leicht gekrümmt, bei Reife regulär vierzellig und cyanophil (Abb. 12). Der gesamte Inhalt der keimenden Teliosporenzelle dringt in die auskeimende Basidie, so dass die in der Epidermiszelle verbleibenden Teliosporenwände inhaltslos und nicht mehr anfärbbar sind.

Die Basidien sind zunächst ungeteilt (Abb. 13 a). Ihre Septierung erfolgt meist durch ein erstes medianes Septum (Abb. 12 a, 13 b) und einer nachfolgenden Septierung der beiden Hälften durch je eine weitere Querwand. Reife Basidien sind größtenteils von den Teliosporen gelöst und liegen frei auf der Blattoberfläche (Abb. 12 b, 13 c), sie sind 23–35–47 µm lang und 6,8–7,6–8,9 µm breit, ihre beiden mittleren Zellen sind um 8 µm lang und ebenso breit, die apikalen und basalen Zellen meist etwas gestreckt, basal oft ein wenig verschmälert und apikal stumpf abgerundet. Die Basidien haben in den gefärbten Präparaten oft relativ dicke ungefärbte Wände (Abb. 12). Das Aneinanderhaften in Gruppen lässt eine gewisse Klebrigkeit vermuten.

Tafel 1 / table 1

- Abb. 1 Naturnahes Melico-Fagetum mit reichlichen Beständen von *Gymnocarpium dryopteris*, die in vielen Bereichen nesterweise systemisch von *Hyalopsora aspidiotus* befallen sind; Deutschland, Prov. Thüringen, bei Stadtroda; alle folgenden Bilder stammen von Proben, die an diesem Standort gesammelt wurden; 27.4.2009.
- Fig. 1 Melico-Fagetum with a large population of *Gymnocarpium dryopteris*; the fern is systemically attacked by *Hyalopsora aspidiotus*; Germany, Thuringia, near of Stadtroda; all following pictures were made based on samples collected at this location; 2009-04-27.
- Abb. 2 Frisch austreibender Wedel von *Gymnocarpium dryopteris*, in diesem Zustand entwickeln sich bereits Telien an der Unterseite der Wedel und sind durch eine etwas hellere silberne schillernde Verfärbung wahrnehmbar; 2.5.2005.
- Fig. 2 Developing fern frond of *Gymnocarpium dryopteris*; in this early stage the telia develop on the underside of the frond where they are discernible by a somewhat lighter, silvery, shining discoloration; 2005-05-02.
- Abb. 3 Frisch entfaltete Wedel von *Gymnocarpium dryopteris*, die unauffälligen Telien in den Epidermiszellen der Unterseite der Wedel sind oberseits allenfalls durch leichte Deformationen und eine etwas hellere Färbung zu erkennen (Pfeile); 2.5.2005.
- Fig. 3 Fern fronds of *Gymnocarpium dryopteris* just spread out; the inconspicuous telia in the hypophyllous epidermis cells of the frond are epiphyllously at most visible as slight deformations and a lighter green color; 2005-05-02.
- Abb. 4 Voll entfaltete Wedel von *Gymnocarpium dryopteris* mit unreifen Uredien, die sich ober- und unterseits entwickeln (Pfeile); 16.5.2005.
- Fig. 4 Fully developed fern fronds of *Gymnocarpium dryopteris* with immature hypo- and epiphyllously developing uredinia (arrows); 2005-05-16.
- Abb. 5 Durch den Rostbefall geschädigte und teilweise absterbende Wedel, die reichlich mit Uredien besetzt sind (Pfeile); 21.6.2009.
- Fig. 5 Fern fronds with abundant uredinia (arrow) damaged and partly dying off due to the rust fungus; 2009-06-21.



3.4 Die Weiterentwicklung der Basidien

Die Basidien, die teilweise frei auf der Blattfläche liegen, entwickeln sich unmittelbar nach ihrer Entstehung weiter. Sie sind oft an ihren Septen etwas eingeschnürt und es kann zu einem Zerfallen in ein-, zwei- oder dreizellige Teile kommen (Abb. 17). Sehr häufig wachsen aus den Zellen der Basidien Hyphen von 2,5–3,5–4,5 µm Durchmesser aus, deren Länge bis zu 55 µm verfolgt werden konnte. Sie entstehen an der Scheitelzelle meist apikal, an den übrigen Zellen meist nahe der Septen (Abb. 13 d, 14), sind vorn stumpf abgerundet, selten etwas verschmälert, nahezu überall von gleicher Dicke und unregelmäßig septiert.

Tafel 2 / table 2

Abb. 6 Unterseite eines Wedels mit reichlichen Telien in der Epidermis und teilweise bereits ausgewachsenen Basidien, beides verursacht den weißlichen Schimmer, unreife subepidermale Uredien (Pfeile) erscheinen als helle orangefarbene Pustel; 27.4.2009; Maßstab 1 mm.

Fig. 6 The lower side of a frond with abundant telia in the epidermis, partly with basidia; both causing the whitish glimmer; immature subepidermal uredinia (arrows) appear as light orange pustules; 2009-04-27; scale 1 mm.

Abb. 7 Unterseite eines Wedels mit aufbrechenden Uredien; 16.5.2005.

Fig. 7 The lower side of a fern frond with rupturing uredinia; 2005-05-16.

Abb. 8 Aufsicht auf die Epidermis der Unterseite eines Wedels, rechts eine Spaltöffnung; die rotbräunlich gefärbten Zellen enthalten ausschließlich Teliosporen, deren Wände sind unter der Epidermiswand der Wirtspflanze zu erkennen, oberflächlich aufgetragenes Baumwollblau hat die noch nicht durchbrochene Epidermiswand nicht durchdrungen; die grünlichen Zellen sind unbefallen und enthalten Plastiden; 29.4.2009; Maßstab 10 µm.

Fig. 8 View on the hypophyllous epidermis of the fern frond; on the right hand side with a stoma; the reddish brown cells just contain teliospores; the walls of these spores are visible just below the epidermis wall of host plant; the superficially applied cotton blue has not yet penetrated the epidermis wall; the greenish cells are not infected and contain plastids; 2009-04-29; scale 10 µm.

Abb. 9 Aufsicht auf die Telien der Unterseite eines Wedels; die Epidermis ist weitgehend zerstört, oberflächlich aufgetragenes Baumwollblau hat die Zellen der Teliosporen bei beginnender Auskeimung der Basidien teilweise angefärbt. Einzelne Teliosporen (a) sind meist vierzellig. Die Uredien beginnen sich im Mesophyll zu entwickeln und sind als orangefarbene Pustel zu erkennen (Pfeile); 17.5.2005, Maßstab 10 µm.

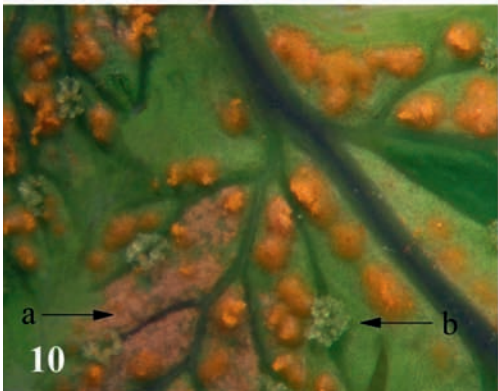
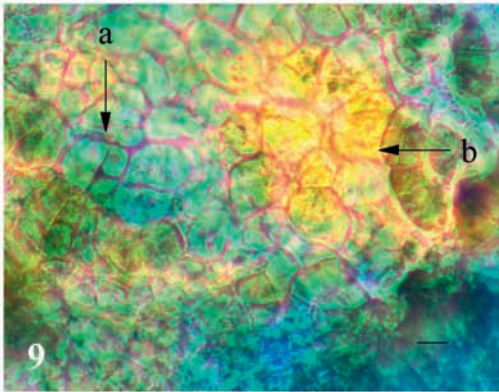
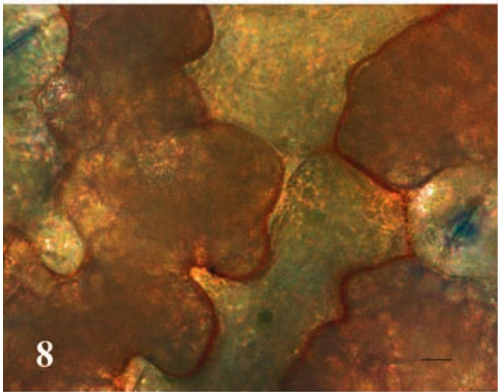
Fig. 9 View of the lower side of a fern frond with telia; the epidermis is largely destroyed; the superficially applied cotton blue has stained the cells of the teliospores; the basidia are just begin to germinate in this stage; single teliospores (a) mostly with four cells; the uredinia begin to develop in the mesophyll, they are visible as orange pustules (arrows); 2005-05-17; scale 10 µm.

Abb. 10 Aufbrechende Uredien auf der Unterseite eines Wedels; Reste eines kleinen Teliums (a) sind als feiner blassvioletter Filz zu erkennen, dieser besteht aus Basidien, Basidienteile, einzelnen Basidienzellen, Basidiosporen und Keimhyphen; die Uredien durchbrechen größtenteils die ungeschädigte Epidermis; die Sporangien (b) der Wirtspflanze sind in diesem Zustand noch nahezu ungeschädigt; 27.4.2009.

Fig. 10 Rupturing uredinia on the lower side of a fern frond, remnants of a small telium (a) are visible as pale violet felt-like spot composed of basidia, parts of basidia, single cells of basidia, basidiospores and germinating hyphae; the uredinia are erumpnet through the intact epidermis; the sporangia of the host plant (b) are still undamaged; 2009-04-27.

Abb. 11 Aufbrechende Uredien auf der Unterseite eines Wedels; die weißen, von die Nervatur begrenzten Regionen sind stark geschädigt und verursachen die oberseits gelben Flecken; 21.6.2009; Maßstab 1 mm.

Fig. 11 Rupturing uredinia on the lower side of fern frond; the white regions limited by nerves are strongly damaged and cause the yellow spots on the upper side; 2009-06-21; scale 1mm.



Tafel 3 / table 3

(alle Präparate mit Baumwollblau gefärbt)
(all slides are stained by cotton blue)

Abb. 12 Basidien auf der Unterseite eines Wedels; a – noch mit der Teliospore verbundene Basidie mit dem ersten, zentralen Septum im Zustand der weiteren Septierung; b – frei auf der zerstörten Epidermis der Wirtspflanze liegende vierzellige Basidien; 17.5.2005; Maßstab 10 µm.

Fig. 12 Basidia on the lower side of a frond; a – basidium still in connection with teliospore, with the first central septum in the stage of continuing septation; b – basidium with four cells free on the damaged epidermis of the host plant; 2005-05-17; scale 10 µm.

Abb. 13 Keimende Basidien auf der Unterseite eines Wedels; die Keime entwickeln sich meist zu Hyphen, nur selten bilden sie reguläre Sterigmata mit einer Basidiospore; a – Basidien noch ohne Septum; b – Basidie mit dem ersten zentralen Septum; c – vierzellige Basidien; d – vierzellige, keimende Basidien; 29.4.2009; Maßstab 10 µm.

Fig. 13 Germinating basidia on the lowerside of a fern frond; the products of the germination mostly emerge as hyphae, rarely as genuine sterigmata and basidiospores; a – young basidia without septa; b – basidium with a central septum; c – basidia with four cells; d – basidia with four germinating cells, 2009-04-29; scale 10 µm.

Abb. 14 Zu Sporen abgerundete Zellen zerfallener Basidien und einige wenige Basidiosporen (Pfeil); diese beiden Sporentypen sind etwa gleich groß und im ausgereiften Zustand schwer zu unterscheiden; 29.4.2009; Maßstab 10 µm.

Fig. 14 Basidia disarticulating in rounded cells, and a few genuine basidiospores with hilar appendices (arrows); both types of spores have about the same size and are barely distinguishable; 2009-04-29; scale: 10 µm.

Abb. 15 Mit Hyphen keimende Basidie (a) und ein dichter Filz von Keimhyphen (Pfeile); 29.4.2009; Maßstab 10 µm.

Fig. 15 Basidium germinating with hyphae (a) and a dense felt of germinating hyphae (arrows); 2009-04-29; scale 10 µm.

Abb. 16 Uredo- und Amphisporen aus einem jungen, noch nicht stäubenden Uredium; Übergangsformen zeigen, dass die Entwicklung zu dünnwandigen Uredosporen oder dickwandigen Amphisporen nicht primär festgelegt ist; 17.5.2005; Maßstab 50 µm.

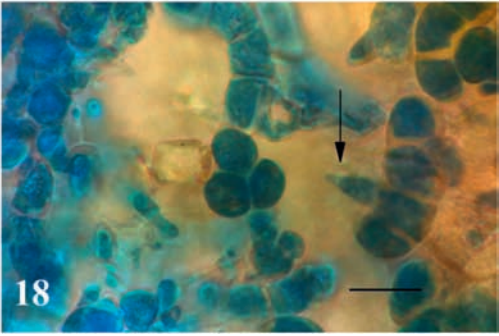
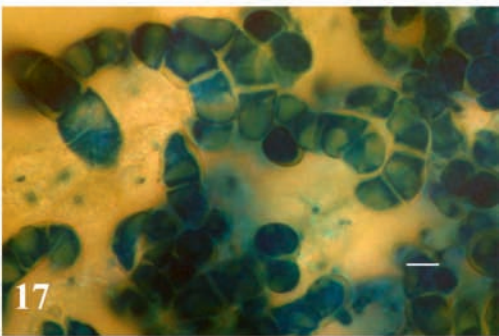
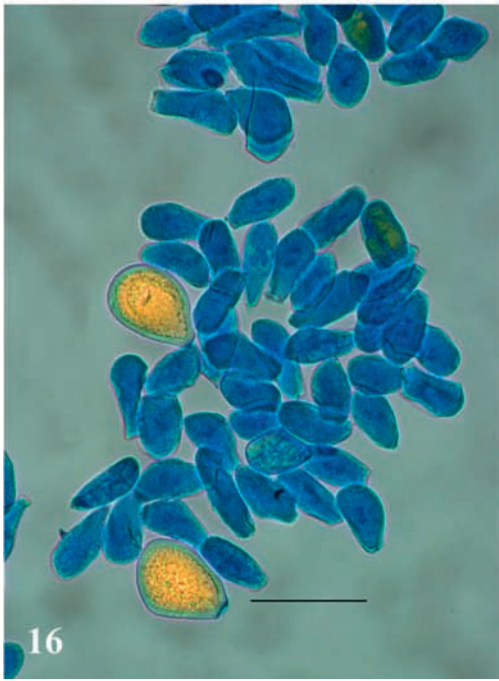
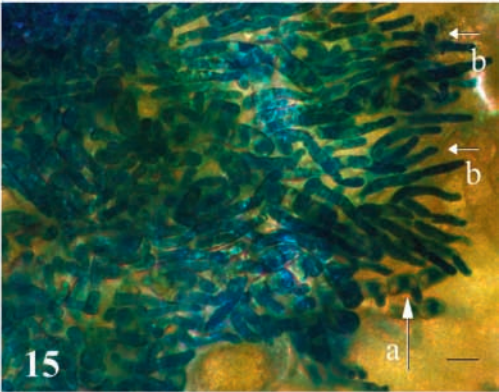
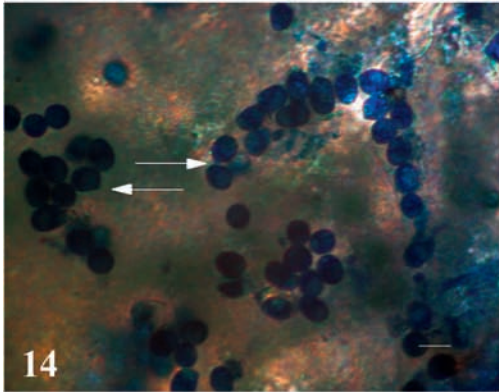
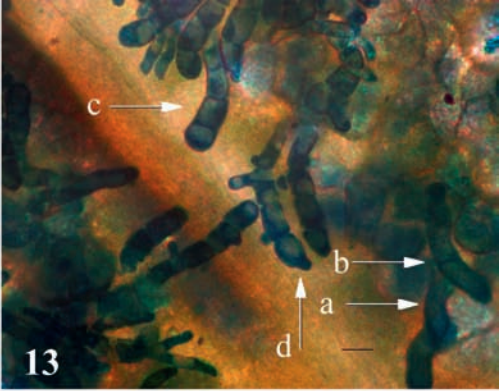
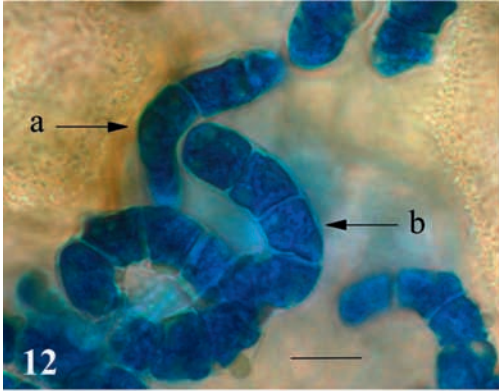
Fig. 16 Uredo- and amphispores from a young uredinium; transitional stages show that the development to thin-walled uredospores and thick-walled amphispores is primarily not yet fixed; 2005-05-17; scale 50 µm.

Abb. 17 In Einzelzellen zerfallende Basidien vermischt mit exogen und endogen entstandenen Basidiosporen; 18.5.2005; Maßstab 10 µm.

Fig. 17 Basidia disarticulating in separate cells mixed with exo- and endogenously developed basidiospores; 2005-05-18; scale: 10 µm.

Fig. 18 Spitz zulaufendes Sterigma ohne Basidiospore (Pfeil) und ein Konglomerat von drei sporenbildenden Zellen, die aus einer Basidie hervorgegangen sind; 18.5.2005; Maßstab 10 µm.

Fig. 18 A sterigma without basidiospore (arrow) and a conglomeration of three cells that are a product of a basidium; 2005-05-18; scale 10 µm.



Eine reguläre Bildung von Basidiosporen konnten wir nur selten beobachten. Hierbei wächst die apikale Basidienzelle oft direkt zu einem spitz zulaufenden Sterigma aus. Auch die Sterigmata der medianen Zellen (Abb. 18) sind basal fast so breit wie ihre Mutterzelle und laufen spitz zu (Abb. 18). Schmal ansitzende Sterigmata, wie bei PADY (1935) dargestellt, haben wir nicht gefunden.

In vielen Fällen rundet sich der Inhalt der Basidienzellen ab, und es entstehen auf direktem Wege ohne Bildung von Sterigmata Basidiosporen. Nach Verwitterung der Basidienwände werden sie frei. Dieser Vorgang ist oft damit verbunden, dass sich zunächst aneinanderhaftende Sporenballen bilden. Mit einer gewissen Regelmäßigkeit fanden wir dreizellige Ballen (Abb. 18), die vermutlich aus den oberen drei Zellen der Basidie entstanden sind. Die Sporen erreichen etwa die Größe der Basidienzellen (Abb. 14), und sind 8,2 - 10,3 - 12,5 / 6,8 - 7,9 - 8,9 µm groß.

Die Basidien und Basidienbruchstücke bilden zusammen mit den auswachsenden Hyphen und den dazwischen liegenden Sporen einen weißen, leicht violetten Belag auf der Blattunterseite, an dem die Telien in diesem Zustand makroskopisch gut zu erkennen sind. (Abb. 10). Derartige Beläge waren aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit Befallsbildern mancher Sippen der Peronosporales Ursache für die Beschreibung von *Peronospora filicum* RABENH. (vgl. MAGNUS 1895). Dieser ungültige Name (vgl. CONSTANTINESCU 1991) wird mitunter als Synonym von *Hyalopsora aspidiotus* geführt. Er beruht auf der Beschriftung der Nummer 848 des Exsikkatenwerkes Fungi Europaei aus dem Jahr 1868. Das Exemplar dieser Nummer in HAL enthält den Abschnitt eines *Gymnocarpium-dryopteris*-Wedels, auf dem noch Reste von Telien und unreife Uredien nachweisbar sind.

3.5 Die Uredien

Die Uredien erscheinen unmittelbar nach den Telien auf der Unterseite (Abb. 7, 9, 10, 11) und weniger häufig, aber dennoch reichlich auch auf der Oberseite, selten an den Stielen der Wedel. Sie werden sowohl an den von den Telien geschädigten Regionen als auch an weiteren Teilen der Wedel gebildet und entstehen oft in so großer Zahl, dass es zum Absterben von Teilen der Wedel oder von ganzen Wedeln kommen kann (Abb. 5). Dünnwandige Uredosporen sind von Anfang an mit einem hohen Anteil von dickwandigen Amphisporen untermischt (Abb. 16). Die Uredosporen sind im Gegensatz zu den Amphisporen cyanophil (Abb. 16). Unsere Messungen ergaben für die Uredosporen: 25,1-33,0-40,8 / 14,1-17,2-20,3 µm, Wanddicke: ca. 1,5 µm; für die Amphisporen: 37,6-43,8-50,0 / 28,1-32,8- 37,6 µm, Wanddicke: 4,3-4,6-4,9 µm.

Die Uredien, Uredosporen und die davon abgeleiteten Amphisporen sind in der Literatur detailliert und prinzipiell übereinstimmend beschrieben (BELL 1924, MOSS 1926). Ihre Priorität bei der Fortpflanzung des Rostes steht außer Zweifel.

4 Diskussion

4.1 Dikaryontenwirt, Erscheinungszeit der Sporen und Befallsbilder

Bei Herbar- und Geländestudien (vgl. WALTHER & DÖRFELT 1994) konnten wir Belege des Pilzes nur auf *Gymnocarpium dryopteris* finden. Gezieltes Nachforschen an *Gymnocarpium robertianum*-Fundorten blieb erfolglos. BRAUN (1982) gibt für Ostdeutschland ebenfalls nur *Gymnocarpium dryopteris* als Wirtspflanze an. Es gelang uns auch nicht, Natur- oder Herbarmaterial mit Nadelperidermien zu finden.

Nach GÄUMANN (1959) erscheinen die Teliosporen „im Mai oder Juni auf den überwinterten Wedeln“ gleichzeitig mit den Uredosporen, „die den Pilz auf die neu sich entfaltenden Wedel übertragen“. Dies trifft nach unseren Beobachtungen nicht zu. *Gymnocarpium dryopteris* ist sommergrün (vgl. HAEUPLER & MUER 2000), überwinterte Wedel haben wir niemals beobachtet. Nach unseren Beobachtungen sterben stark befallene Wedel im Sommer oder Herbst sogar früher ab als unbefallene (Abb. 5). Auch bei unseren Kalthauskulturen sterben die Wedel im Herbst ab, befallene Wedel ca. ein- bis zwei Wochen früher als unbefallene. Die Telien werden ausschließlich an frisch ausgetriebenen Wedeln gebildet. Die von

PADY (1935) korrekt nachgewiesene Überwinterung des Pilzes in den Rhizomen gibt GÄUMANN (l. c.) als zusätzliche Möglichkeit der Entwicklung an.

Die Neuinfektion durch die Uredo- bzw. Amphisporen ist unbestritten. WEIR & HUBERT (1918) weisen durch Infektionsversuche nach, dass die Amphisporen überwintern können und sehen den Rost daher als autözische Hemiform an, was im Prinzip an den meisten Standorten in Mitteleuropa der Fall ist. KAMEI (1940) widerlegt jedoch die These dieser Autoren, dass der Pilz generell autözisch ist. Der genetisch fixierte Wirtswechsel mit *Abies*-Arten, der experimentell nachgewiesen wurde (KLEBAHN 1916, MAYOR 1922, 1925, BELL 1924, HUNTER 1927, KAMEI 1940), steht außer Zweifel. Negative Ergebnisse von Infektionsversuchen, wie die von WEIR & HUBERT (l. c.), lassen es jedoch nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass bei einzelnen Populationen die Fähigkeit zum Wirtswechsel bereits verloren gegangen ist.

Nach GÄUMANN (l. c.) entwickeln sich die Telien „auf ausgedehnten gelben Zonen“. Nach unseren Beobachtungen sind sie jedoch sehr unauffällig und schwer zu erkennen (Abb. 3). Erst nach Heranreifen der Uredien entstehen die gelben Flecken, die meist von der Nervatur der Wedel umgrenzt sind (Abb. 4). Uredien bilden sich aber nicht zwangsläufig an den Stellen, wo sich Telien entwickelt haben. Die typischen, auffallenden Schadbilder der gelben Flecken hängen stets mit der Entwicklung der Uredien zusammen.

4.2 Basidien und deren Entwicklung

Die Entwicklung der Teliosporen und Basidien („Promycelien“) und deren Weiterentwicklung wurde morphologisch zuerst von MAGNUS (1895) und cytologisch von PADY (1935) verfolgt. PADY fand an den Basidien regulär gebildete Basidiosporen. Dieser Autor stellt auch die Kernpassage von den Basidienzellen in die Sterigmata dar. Seine Basidiosporen sind im Mittel $8,3 / 5,9 \mu\text{m}$ groß (Messung nach den Zeichnungen und angegebenen Vergrößerungen) und damit etwas kleiner als die von uns gemessenen Sporen. Es ist denkbar, dass bei der direkten Umbildung des Zellinhaltes der Basidien in Sporen diese etwas größer als reguläre Basidiosporen sind. In unsere Messungen sind hauptsächlich solche nicht auf Sterigmata entstandenen Sporen eingegangen. MAGNUS (1895) beschreibt ebenfalls keine Sterigmata und fand ein direktes Auskeimen der Basidienzellen mit „Sporidien“. Dies fassen wir als weiteren Hinweis auf die sehr hohe Variabilität der Sporen- und Hyphenbildung aus den Basidienzellen auf.

Nach unseren Befunden bilden die Basidien von *Hyalopsora aspidiotus* am häufigsten Keimhyphen (Abb. 15). Dieser auffallende Modus der Weiterentwicklung der Basidien ist in der Literatur nicht beschrieben. Die von PADY (l. c.) dargestellten Bilder der Kernpassage von den Basidienzellen in die Sterigmata erinnert jedoch sehr stark an unsere Bilder der Hyphenbildung aus den Basidienzellen. Sehr häufig zerfallen die Basidien in Einzelzellen, die ihrerseits mit Hyphen keimen. Nur selten werden außerdem reguläre Basidiosporen gebildet. Freiliegende Basidien, Zellgruppen oder in Einzelzellen zerfallende Basidien und Basidiosporen sind als Diasporen aufzufassen, die bei Wirtswechsel den Haplontenwirt befallen. Bei den zitierten positiven Infektionsversuchen wurde mit den gesamten Telien, nicht mit Sporensuspensionen gearbeitet.

4.3 Entwicklungszyklus

Hyalopsora aspidiotus gilt aufgrund der langen Zeit zwischen der Infektion des Haplontenwirtes und der Entwicklung der Spermogonien (nach einem Jahr) und der Aecien (nach 2 Jahren) als ein Beispiel für abnorme „arteigene Besonderheiten“ (FISCHER & GÄUMANN 1929). Der für den makrozyklischen Entwicklungsgang erschwerende Umstand der langen Latenzzeit könnte neben anderen Faktoren für die Herausbildung von Populationen verantwortlich sein, die sich ohne Wirtswechsel fortzupflanzen vermögen.

Die gesamte Teleomorphe an Wuchsorten ohne *Abies* spp. als Haplonten-Wirt ist dadurch entweder überflüssiger genetischer Ballast oder die Keimhyphen der Teliosporen sind zur Dikaryotisierung und zum Befall des Dikaryontenwirtes befähigt. Letzteres halten wir für sehr wahrscheinlich. Dies wäre ein Beispiel für die Entwicklung einer Hemiform, die inklusive der genetischen Rekombination durch meiotische Kernteilungen aus einer ursprünglichen Heter-Euform hervorgeht.

5 Zusammenfassung

DÖRFELT, H.; RUSKE, E.: Studien zur Lebensgeschichte des Rostpilzes *Hyalopsora aspidiotus*. – *Hercynia* N. F. **43** (2010): 71–83.

Der holarktische, heterözische und makrozyklische Rostpilz *Hyalopsora aspidiotus* kommt in Mitteleuropa hauptsächlich mit seiner Dikaryontenphase auf *Gymnocarpium dryopteris* vor. Der experimentell nachgewiesene Wirtswechsel mit *Abies*-Arten ist nicht obligat, da der Pilz im Farn perenniert und sich überwiegend mit Uredo- und überwinternden Amphisporen fortpflanzt. Dadurch ist er auch weit außerhalb der Tannenareale in der Holarktis verbreitet.

Die Teliosporen erscheinen im Frühjahr als erste Sporenform und keimen ohne Ruhephase mit Basidien aus. Diese entwickeln – z. T. auf anormale Weise – Basidiosporen oder jede Basidienzelle keimt direkt mit einer Hyph aus.

Möglicherweise sind diese Keimhyphen zur Dikaryotisierung befähigt und vermögen den Dikaryontenwirt zu befallen. *Hyalopsora aspidiotus* verkörpert damit eine Entwicklungslinie, die von einer Heteroform zu einer Hemiform führt, bei der eventuell die genetische Rekombination durch Meiose trotz Verlust des Wirtswechsels erhalten bleibt.

7 Danksagung

Für hilfreiche Hinweise zum Manuskript, Bereitstellen von Herbarmaterial und Korrekturen danken wir Prof. Dr. Uwe Braun (Halle), Fr. Dr. Heike Heklau (Halle), und Dr. Hans-Joachim Zündorf (Jena).

8 Literatur

- ARTHUR, J. C. (1924): Fern rusts and their aecia. – *Mycologia* **16**: 245–251.
- BARY, A. DE (1884): Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. – Leipzig.
- BELL, H. P. (1924): Fern rusts of *Abies*. – *The Bot. Gazette* **77**: 1–31, Plate 1–5.
- BERNDT, R.; BAUER, R.; OBERWINKLER, F. (1994): Ultrastructure of the host-parasite interfase in the fern rusts *Milesia*, *Uredinopsis* and *Hyalopsora* (Puccinastreae, Uredinales). – *Can. J. Bot.* **74**: 1084–1094.
- BLUMER, S. (1963): Rost- und Brandpilze auf Kulturpflanzen. – Gustav Fischer, Jena.
- BRAUN, U. (1982): Die Rostpilze (Uredinales) der Deutschen Demokratischen Republik. – *Feddes Repert.* **93**: 213–331.
- CONSTANTINESCU, O. (1991): An annotated list of *Peronospora* names. – *Thunbergia* **15**: 1–110.
- CUMMINS, G. B. (1959): *Illustrated genera of rust fungi*. – APS Press, St. Paul, Minnesota.
- DÖRFELT, H. [ed.] (1989): *Lexikon der Mykologie*. – Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- ENGLER, A. [Begr.] (1954): *Syllabus der Pflanzenfamilien* – ed. 12, bearb. von H. MELCHIOR und E. WERDEMANN. – Berlin.
- FISCHER, E. (1904): Die Uredineen der Schweiz. – *Beitr. Kryptogamenflora d. Schweiz*, Band 2, Heft 2, Bern.
- FISCHER, E.; GÄUMANN, E. (1929): *Biologie der pflanzenbewohnenden Pilze*. – Gustav Fischer, Jena.
- GÄUMANN, E. (1949): *Die Pilze / Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie*. – Birkhäuser, Basel.
- GÄUMANN, E. (1951): *Pflanzliche Infektionslehre / Lehrbuch der allgemeinen Pflanzenpathologie für Biologen, Landwirte, Förster und Pflanzzüchter*. – Birkhäuser, Basel.
- GÄUMANN, E. (1959): Die Rostpilze Mitteleuropas. – *Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz*, Band 12, Büchler & Co., Bern.
- GROVE, W. B. (1913): *The British rust fungi (Uredinales) / Their biology and classification*. – Cambridge.
- HAEUPLER, H.; MUER, T. (2000): *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- HUNTER, L. M. (1927): Comparative study of rusts of *Abies*. – *The Botanical Gazette* **83**: 1–23, Plate 1–4.
- KAMEI, S. (1940): Studies on the cultural experiments of the fern rusts of *Abies* in Japan. – *J. Fac. Agriculture, Hokkaido Imperial University, Sapporo* **47**(1): 1–91.
- KIRK, P. M.; CANNON, P. F.; MINTER, D. W.; STALPERS, J. A. (2008): *Dictionary of fungi*, ed. 10. – CAB International, Wallingford UK, Cambridge, USA.

- KLEBAHN, H. (1916): Kulturversuche mit Rostpilzen. XVI. Bericht (1914 und 1915). – Z. Pflanzenkrankheiten **26**: 257–277.
- LOZÁN, J. L.; KAUSCH, H. (1998): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler, 2. überarb. und ergänzte Auflage, Parey, Berlin.
- MAIER, W.; BEGEROW, D.; WEISS, M.; OBERWINKLER, F. (2003): Phylogeny of the rust fungi: an approach using nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. – Can. J. Bot. **81**: 12–23.
- MAGNUS, P. (1895): Die Teleutosporen der *Uredo Aspidiotus* PECK. – Ber. Dt. Bot. Ges. **13**: 285–289.
- MAGNUS, P. (1901): Weitere Mittheilung über die auf Farnkräutern auftretenden Uredineen. – Ber. Dt. Bot. Ges. **19**: 578–584.
- MOSS, E.H. (1926): The Uredo stage of the Puccinastraceae. – Ann. Bot. **40** (Nr. 160): 813–847.
- MAYOR, E. (1922): Étude expérimentale d'urédinées hétéroïques. – Bull. Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles Neuchâtel Soc. **47**: 67–78.
- MAYOR, E. (1925): Étude expérimentale de quelques Urédinées. – Bull. Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles Neuchâtel Soc. **50**: 82–94.
- PADY, S. M. (1935): A cytological study of the development and germination of the teliospores of *Hyalopsora aspidiotus* (Pk.) Magn. – Ann. Bot. **49**: 71–93.
- SĂVULESCU, T. (1953): Monografia Uredinalelor din Republica Populară Română. – ed. Academiei Republicii Populare Române [ohne Verlagsort].
- WALTHER, G.; DÖRFELT, H. (1993): *Hyalopsora aspidiotus* in Südostdeutschland. – Boletus **17**: 89–94.
- WEIR, J. R.; HUBERT, E. E. (1918): A note on *Hyalopsora* sp. – Phytopathology **8**: 37–38.
- WINGFIELD, B. D.; ERICSON, L.; SZARO, T.; BURDON, J. (2004): Phylogenetic patterns in the Uredinales. – Austr. Plant Pathology **33**: 327–335.

Manuskript angenommen: 23. März 2010

Anschrift der Autoren:

HD Dr. Heinrich Dörfelt

Friedrich-Schiller-Universität, Institut für Mikrobiologie, Phytopathologische Mikrobiologie,

Neugasse 25, 07743 Jena

E-Mail: Heinrich.Doerfelt@t-online.de

Dr. Erika Ruske

Wilhelm-Stade-Str. 4, 07749 Jena

E-Mail: erika.ruske@t-online.de

Fortsetzung von S. 4

Anempfohlen sei der Titel vor allem zur Information und Entscheidungsfindung bei Vorhaben in der Bauindustrie, der Wasserwirtschaft, der Abfallbeseitigung u.a. Gebieten. Ebenso finden z.B. Institutionen der Rohstofferkundung in Sachsen, aber auch anderswo wertvolle Hinweise und Anregungen für ihre künftige Erkundungstätigkeit. Für Touristik und Bildungsarbeit, insbesondere an Universitäten, ist der Titel eine Fundgrube geowissenschaftlicher Fakten und Informationen.

Das Buch gehört wegen seiner fachlichen Qualität, seiner prägnanten Aussagekraft und Übersichtlichkeit in jede geowissenschaftliche Bibliothek, aber ebenso in die kommunaler Institutionen.

Das Autorenteam, den Herausgeber und den Verlag kann man zu seiner vorliegenden Leistung beglückwünschen.

Günter KRUMBIEGEL, Halle (Saale)

Mojib LATIF (2009): Klimawandel und Klimadynamik. – UTB, Eugen Ulmer, Stuttgart. 8 Tabellen, 101 Abbildungen, 219 Seiten. – ISBN 978-8252-3178-1. Preis: 24,90 Euro.

Die bisherigen und noch zu erwartenden Klimaveränderungen bewegen die Öffentlichkeit wie kaum ein anderes naturwissenschaftliches Thema. Seit dem 2006 von N. Stern vorgestellten Bericht zu möglichen ökonomischen Folgen des Klimawandels reißt die Aufmerksamkeit nicht ab, und das ohnehin schon immer als Thema beliebte Wetter dient nun allenthalben als Startpunkt für Spekulationen über vom Menschen verursachte Klimaveränderungen. Hier zeigt sich auch gleich ein Kernproblem der laufenden Diskussion: Häufig wird von Einzelphänomenen, die für sich genommen so meist nichts Neues sind, auf eine letztlich statistische Größe geschlossen – eben das Klima. Natürlich zeigt ein warmes Jahr noch keinen Klimawandel an, eine längere Kette von warmen Jahren aber vielleicht doch. Sehr große Teile der aktuellen Auseinandersetzung über den Klimawandel haben eben auch damit zu tun, das wir es einerseits mit nur langfristig bewertbaren Trends zu tun haben, andererseits schnelle Schlüsse gezogen werden (müssen), die dann naturgemäß von Fachleuten, aber eben auch von Lobby-Gruppen attackiert werden. Die Diskussion ist entsprechend politisch aufgeladen.

Ein aktuelles Beispiel ist der Versuch, wegen einer einzelnen unseriösen Schätzung zum Abschmelzen der Himalaya-Gletscher der ganzen Klimawandelforschung die Glaubwürdigkeit abzusprechen. Die entstandene Unsicherheit wirkt dabei weit auch in informierte Kreise hinein, wobei offenbar befürchtet wird, dass nicht nur die eine Prognose sondern auch alle anderen Daten in den relevanten Publikationen, allen voran den IPCC-Berichten (z. B. 2007), fragwürdig sein könnten. Auch in diesem Zusammenhang ließe sich wieder einwenden, dass man aus Einzelbeobachtungen nicht zu allgemeine Schlüsse ziehen sollte, aber dies ist gerade bei politisch relevanten Themen offensichtlich schwer zu beherzigen. Die Situation kann durchaus als aufgeheizt beschrieben werden, so dass weiterhin Bedarf an fundierten aber auch besonnen argumentierenden Informationsquellen besteht.

Insofern ist das von Mojib Latif vorgelegte Fachbuch sicher ein zeitgemäßer Beitrag. Der jetzt in Kiel tätige Meteorologe und Ozeanograph hat sich in den letzten Jahren bemüht, durch eine Vielzahl von Vorträgen, aber auch durch Sach- und Lehrbücher Klimaphänomene einer breiteren, nicht nur wissenschaftlichen Öffentlichkeit, verständlich zu machen. Zwar ist solch ein Engagement unter führenden Klimaforschern erfreulicherweise häufiger zu beobachten, doch ist es in der heutigen, von arbiträr definierten *Impact Factors* beherrschten naturwissenschaftlichen Publikationskultur nicht selbstverständlich, dass herausragend publizierende Wissenschaftler auch noch durch Bücher und Vorträge den Kontakt zu einem Publikum außerhalb ihres engeren wissenschaftlichen Umfeldes suchen.

Anders als die letzten Bücher des Autors wendet sich der neue UTB-Band nun ausdrücklich an Studenten und soll als Lehrbuch für die Fächer Geographie, Geologie, Meteorologie, Ozeanographie und verwandte Gebiete dienen. Die Zielgruppen sind also angehende Klimatologen, denen wissenschaftliches Basiswissen vermittelt werden soll. Entsprechend hat das Buch auch den Schwerpunkt auf im engeren Sinne klimatischen Phänomenen. Diese werden in fünf Hauptkapiteln abgehandelt.

Fortsetzung S. 148