

Studien zur Lebensgeschichte des Rostpilzes *Gymnosporangium sabiniae*

Erika RUSKE und Heinrich DÖRFELT

41 Abbildungen

Abstract

RUSKE, E.; DÖRFELT, H.: Studies on the life cycle of the rust fungus *Gymnosporangium sabiniae*. – *Hercynia N. F.* 43 (2010): 277–298.

Gymnosporangium sabiniae is a heteroecious rust fungus of economic importance, which can cause serious damages on pear-trees. Its life cycle was already clarified in the 19th century. In Europe, *Juniperus sabinia* is the main host for the dikaryont and *Pyrus communis* for the haplont. The host plants and the fungus are not autochthonous in Central Europe. *Juniperus sabinia* is a widespread ornamental shrub and medical plant, and *Pyrus communis* is a popular fruit-tree.

The telia, which are conspicuous when mature, contain thick-walled as well as thin-walled teliospores. The thick-walled teliospores germinate with basidia, the thin-walled ones often with hyphae. In rare cases undivided teliospores may germinate with hyphae before the development of the transverse septa. Caryological examinations show that the germination occurs after karyogamy and meiosis in each cell of teliospores. The teliospores that germinate with hyphae are imbedded in a gelatinous mass generated by the gelatinising pedicels of the teliospores, and they are able to develop mycelia in this gelatinous mass. This mass forms mucous drops falling down from the infected twigs of the dikaryont host which often reach, in this way, twigs of lower levels. It is assumed that the germinating hyphae of such teliospores are able to reinfect the dikaryont host after somatogamic dikaryotisation.

The basidiospores germinate with hyphae or repetitively with secondary spores.

Key words: Basidiomycota, Uredinomycetes, Pucciniales, *Gymnosporangium*, life cycle, karyogamy, germination of teliospores, germination by repetition

1 Einführung

Die europäischen Arten der Rostpilz-Gattung *Gymnosporangium* R. HEDW. in DC. bilden auf *Juniperus*-Arten auffallende Telien und auf verschiedenen Rosaceae (Unterfamilie Maloideae) Spermogonien und Aecien. Es sind fast alles Heteropsisformen, ihr Entwicklungsgang ist meist heterözisch und demizyklisch. Uredosporen sind nur von wenigen Arten beschrieben worden und kommen bei *G. sabiniae* nicht vor. Die Entwicklungszyklen wurden eingehend experimentell aufgeklärt (vgl. TUBEUF 1891, SÄVULESCU 1953, BERNAUX 1956, GÄUMANN 1959). Die Mycelien perennieren im Bast der Dikaryontenwirte (GÄUMANN 1951) und erregen Deformationen. Die meist in großen Gruppen gebildeten Telien gehören zu den auffallendsten Sporenlagern, die bei Rostpilzen vorkommen. Durch lange, verschleimende Teliosporenstiele werden sie gallertartig und können mehrere Zentimeter lang und breit werden. Sie erinnern an die Basidiomata mancher Gallertpilze der Ordnung Tremellales. KREISEL (1988, p. 11) schließt sie daher in seine Großpilz-Definition ein. Bereits MICHELI (1729) beschrieb die auffälligen Telien, bildete sie einschließlich ihrer langstieligen Teliosporen ab und begründete für diese Pilze die Gattung *Puccinia* (siehe Abbildung im Anhang S. 298), die später von PERSOON (1794) gültig beschrieben wurde und zunächst die *Gymnosporangium*-Arten einschloss. Der Gattungsname *Gymnosporangium* beruht ebenfalls auf den markanten Telien. Die Teliosporen dienen im Gegensatz zu den meisten Rostpilzen der gemäßigten Zonen nicht der Überwinterung. Sie erscheinen im Frühjahr und keimen ohne Ruhephase unmittelbar nach ihrem Ausreifen normalerweise mit Basidien. Die stets reichlich vorhandenen Basidiosporen infizieren bereits zu Beginn der Vegetationsperiode die Haplontenwirte, auf denen die Spermogonien (Pycnien) und die Aecien gebildet werden. Letztere gehören alle zur Anamorphgattung *Roestelia* REBENT.

In Mitteleuropa kommen – je nach Artauffassung – fünf bis zehn *Gymnosporangium*-Arten vor (vgl. TUBEUF 1891, SÄVULESCU 1953, BERNAUX 1956, BLUMER 1963, BRAUN 1982, BRANDENBURGER 1985).

Die wirtschaftlich bedeutendste und bekannteste Art ist *Gymnosporangium sabinae*, die wegen des charakteristisch längsfaserig-gitterartigen Aufreißens der *Roestelia*-Peridien als Birnengitterrost bezeichnet wird (vgl. Abb. 20–22). Als Dikaryontenwirte sind neben *Juniperus sabina* einige verwandte Wacholderarten und als Haplontenwirte neben *Pyrus communis* zahlreiche weitere *Pyrus*-Arten experimentell ermittelt worden (vgl. GÄUMANN 1959, BLUMER 1963, HILBER & SIEGFRIED 2003).

Gymnosporangium sabinae ist in Mitteleuropa seit dem 18. Jahrhundert als eine allgemein verbreitete Art nachgewiesen, die in manchen Jahren so häufig auftritt, dass sie als Schädling von *Pyrus communis* wirtschaftliche Bedeutung hat.

Die *Gymnosporangium*-Arten wurden in der Pilzliteratur des 18. und 19. Jh. oft als *Tremella juniperina* oder *Puccinia juniperi* geführt. *Tremella juniperina* geht auf LINNAEUS (1753), *Puccinia juniperi* auf PERSOON (1794) zurück. Spezielle Hinweise auf *Gymnosporangium sabinae* sind vor der Entdeckung des Wirtswechsels der *Gymnosporangium*-Arten durch die Angaben der Telien auf *Juniperus sabina* gegeben. LEYSER (1783) gibt z. B. unter *Tremella juniperina* als Wirtspflanzen bereits *J. sabina* in Mitteldeutschland an („In *Junipero communi*, *Sabina frequens*“). PERSOON (1801) nennt *Juniperus sabina* und *J. virginiana* als Wirte seiner *Puccinia juniperi*. FRIES (1829) bezeichnet *Gymnosporangium sabinae* als südeuropäische Art („*Ad ramos Juniperi Sabinae in Europa australi*“). Er trennt von *Gymnosporangium* die Gattung *Podiosoma* ab, in der die Art als *P. juniperi Sabinae* („*Ad ramos vivos Juniperi Sabinae*“) ein zweites Mal aufgeführt ist. FRIES sah nur Bilder und trockenes Material.

Diese und weitere Hinweise belegen, dass die Art bereits im 18. und 19. Jahrhundert eine hohe Abundanz in den Regionen Mitteleuropas erreichte, in denen *Juniperus sabina* und *Pyrus communis* kultiviert wurden. *Juniperus sabina* kommt im südlichen Europa als seltene subalpine bis alpine Gebirgspflanze auf alkalischen bis schwach sauren Böden und in Gesteinsfluren natürlich vor und ist bis in die Gebirge Zentralasiens verbreitet (vgl. HEGI 1981). Im südlichen Mitteleuropa wird die Art seit dem Mittelalter als Ziergehölz, Abortivum, Räuchermittel und als Heilmittel in der Human- und Veterinärmedizin genutzt und kultiviert (vgl. HEGI 1935, SCHÜTT et al. 1984). *Pyrus communis*, die Kultur-Birne, stammt aus den Tertiär-Reliktwäldern Mittelasiens (vgl. WALTER & BRECKLE 1994) und wird ebenfalls seit dem Mittelalter in Europa kultiviert. Wir können davon ausgehen, dass sich in der Kulturlandschaft Mitteleuropas im gesamten synanthropen Verbreitungsgebiet von *Juniperus sabina* Populationen von *Gymnosporangium sabinae* seit dem Mittelalter entwickelt und manifestiert haben. Der Ursprung des derzeitigen Areals der Art liegt wahrscheinlich in den Gebirgslagen mit Wildobstfluren Mittelasiens.

Die Infektion des Haplontenwirtes durch Basidiosporen und des Dikaryontenwirtes durch Aeciosporen von *Gymnosporangium sabinae* sind vielfach experimentell untersucht worden, die Ergebnisse sind bei BERNAUX (1956) und GÄUMANN (1959) zusammenfassend dargestellt. Die Teliosporen auf den *Juniperus*-Arten „werden erst im übernächsten Frühling nach der Infektion gebildet“ (BLUMER 1963), während die Infektion der Haplontenwirte im Frühjahr, bei Blattaustrieb von *Pyrus communis* erfolgt. Der Wirtswechsel wird von GÄUMANN (1951, p. 123) als beispielhaft für eine „Infektionskette“ vorgestellt, die „obligat heterogen“ verläuft, denn „eine Übertragung von Birnbaum zu Birnbaum oder von Sevibaum zu Sevibaum ist normalerweise ausgeschlossen.“ Auf *Pyrus communis* beschränkt sich der Befall normalerweise auf die Blätter (Abb. 10). Bei starkem Infektionsdruck kann es auch zum Befall von Früchten, Blattstielen und jungen Zweigen, zu nekrotischen Blattflecken oder sogar zu vorzeitigem Blattfall kommen. Bei der Infektion von Zweigen sind bei immergrünen *Pyrus*-Arten auch überwinterte Haplonten-Mycelien festgestellt worden (TUBEUF 1906, 1907). Die Unterbrechung des Entwicklungszyklus durch Entfernen des Dikaryontenwirtes in Gartenanlagen ist eine gängige und erfolgreiche Methode der Bekämpfung des Birnengitterrostes (vgl. HILBER & SIEGFRIED 2003).

Unsere Studie beschäftigt sich insbesondere mit dem Erscheinungsbild des Rostes auf dem Haplonten- und dem Dikaryontenwirt, mit normalen und abnormen Teliosporen und deren Keimprodukten. Die zwischen den verschleimenden Sporenstielen in den gallertigen Lagern eingeschlossenen Teliosporen

weisen nicht nur durch ihre Morphologie (vgl. Tafel 4), sondern auch durch ihre Keimung (vgl. Tafel 5) auffallende Anomalien auf. Einige dieser Erscheinungen, die auch bei anderen *Gymnosporangium*-Arten vorkommen, werden bereits seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts diskutiert, ihre Bedeutung im Hinblick auf den Lebenszyklus dieser Pilze ist dennoch unklar geblieben.

Zudem soll durch die fotografische Dokumentation verschiedener Entwicklungsstadien Anschauungsmaterial für die Geländearbeit und für lichtmikroskopische Studien geboten werden, weil bisher in der Literatur instruktive Fotos fehlen.

2 Material und Methoden

Material:

Telien von *Gymnosporangium sabinae* auf *Juniperus sabina*:

Deutschland, Provinz Thüringen, Stadtgebiet Jena (TK 25 5035/3), Wohnanlage auf Muschelkalk, ca. 172 m NN; Erstfund 2007, ganzjährige Beobachtung bis zum Frühjahr 2010.

Spermogonien und Aecien von *Gymnosporangium sabinae* auf *Pyrus communis*:

im Umkreis von bis zu 2 km vom Fundort der Telien.

Die Proben für die mikroskopischen Studien stammen von lebendem Material, lediglich für einige Nachuntersuchungen wurden fixierte Telien verwendet.

Methoden:

Die mikroskopischen Untersuchungen erfolgten an einem Peraval- und einem Jenaval-Mikroskop (Carl Zeiss Jena). Die Fotos wurden mit Canon-Kameras EOS 350D, 450D angefertigt, die Mikrofotos mit Planachromat-Objektiven 25x, 40x, und 100x, die Gelände- und Makrofotos mit Zoomobjektiven EF-S 18–55 mm, einige Makroaufnahmen mit dem Objektiv Flectogon 35 mm in Retrostellung, mit dem Objektiv Pentacon, 29 mm in Retrostellung sowie zusätzlichen Zwischenringen bzw. einem Balgengerät sowie mit dem Lupenobjektiv Luminar $f = 25$ mm und Zwischenringen.

Die Farbfotos wurden bei Bedarf mit „Adobe Photoshop Elements“ in Helligkeit und Kontrast nachbearbeitet. Die mikroskopischen Aufnahmen in Tafel 4 und 5 wurden mit einem Interferenzfilter 574 nm als Farbbilder angefertigt und in Grauwertbilder umgewandelt. Sie wurden bei Bedarf mit einem Medianfilter bzw. Shadowfilter nachbearbeitet. Die Vermessung der mikroskopischen Details und Bearbeitung der Grauwertbilder 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). Wenn nur wenige Messwerte vorlagen, die keine Statistik erlaubten, sind die absoluten Werte angegeben.

Für die Färbung der mikroskopischen Präparate wurde Baumwollblau in Lactophenol, Karminessigsäure oder Jod-Jodkalium benutzt (vgl. Bildtexte). Einige Fotos wurden von fixiertem Material gewonnen (vgl. Bildtexte). Die Fixierung wurde mit einem Gemisch aus Formalin (40 %ig), Essigsäure (10 %ig) und Methanol (96 %ig) im Verhältnis 1 : 1 : 1 vorgenommen.

3 Ergebnisse

3.1 Erscheinungszeit

Am Fundort von *Gymnosporangium sabinae* in Jena erscheinen die Telien alljährlich Ende März. Die Dauer und Intensität der kalten Winterperioden von 2009 und 2010 mit Minimum-Temperaturen von nahezu -20°C wirken sich gegenüber den Vorjahren nicht auf die Erscheinungszeit aus.

Beträchtliche Unterschiede fanden wir hingegen beim Quellvorgang der Teliosporenstiele. Er ist nicht nur von genügender Feuchtigkeit, sondern auch von der Temperatur abhängig. Während die Telien normalerweise nach Regenfällen Anfang bis Mitte April aufquellen, kann dies durch mangelnden Niederschlag verhindert werden. Anfänglich etwas quellende Lager können sogar wieder eintrocknen. Aber auch nach Niederschlag können die Telien unvollständig oder gar nicht aufquellen, wenn die Temperatur niedrig ist.

Ein Vergleich mit den Klimadaten der letzten Jahre ergab, dass es erst nach Tagestemperaturen von durchschnittlich $> 10^{\circ}\text{C}$ in Verbindung mit Regenfällen zum Aufquellen der Telien kommt. Dies war z. B. an unserem Beobachtungsstandort im Jahr 2010 nach einem trockenen, kühlen April stark verzögert erst am 3.5. der Fall.

Versuche bei Zimmertemperatur und leichtem Besprühen im April 2010 ergaben, dass sich die im Freien ungequollenen noch hornförmigen dunklen Telien binnen weniger Stunden zu normal geformten, aufgequollenen Lagern entwickelten.

Die Spermogonien sind bereits kurz nach dem Blattrieb im April / Mai meist auf der Blattoberseite der Birnblätter in der näheren Umgebung nachweisbar. Ende Juli bilden sich blattunterseits im Bereich dieser Blatrflecken tumorartige Deformationen, in denen sich die Aecien entwickeln, die ab Ende August den Tumor aus hypertrophierten Zellen des Mesophylls durchbrechen.

3.2 Telien und Teliosporen

Die Telien von *Gymnosporangium sabinae* entstehen in der Regel an leicht bis auffallend deformierten Zweigen. Die befallenen Stellen befinden sich am häufigsten an 8–15 mm dicken Ästchen, deren Deformationen konisch auslaufende, spindelförmige Verdickungen darstellen, die in der Mitte 30–40 mm Durchmesser erreichen und sich in Wachstumsrichtung des Zweiges alljährlich weiter ausbreiten. Einige junge Seitenzweige, die im oberen Bereich der Deformationen auswachsen können, tragen im Gegensatz zu den übrigen benadelten Zweigen keine schuppenförmigen, sondern nadelförmige Blätter. Die Telien durchbrechen das Periderm des deformierten Zweiges zunächst als polsterförmiges schwarzbraunes Lager (Abb. 1). Die Färbung ist durch die dunkelbraun pigmentierten Teliosporen bedingt. Die Teliosporenstiele sind in diesem Zustand noch relativ kurz, die Polsterform kommt wesentlich durch frisch gebildetes hypertrophiertes Tumorgewebe des Wirtes zustande (Abb. 2). An den Stellen des Befallsherdes, die von Mycel neu durchwachsen wurden, bilden sich die Telien auf kleinen, pustelartigen Verdickungen und durchbrechen das noch gesund erscheinende Periderm des Zweiges. Im Bereich der regulär schuppig beblätterten Endverzweigungen konnten wir keine Telien nachweisen.

Die polsterförmigen Telien wachsen von ihrem ersten Erscheinen an meist binnen ein bis zwei Wochen zu hornförmigen Strukturen heran (Abb. 3). Dies geschieht durch die Streckung der Teliosporenstiele und durch das kontinuierliche Nachwachsen und Dazwischenschieben neuer Teliosporen von der Basis des Lagers aus. Die Stiele wirken in diesem Zustand makroskopisch wie weißliche Waffelfasern (Abb. 3, Teilbild).

Nachwachsende Teliosporen sind zunächst schmal, lang ellipsoid und einzellig. Sie nehmen rasch eine apikal und basal konisch verschmälerte pfriemähnliche Form an. Die Querwandbildung setzt früh ein, in manchen Fällen lange bevor die endgültige Größe erreicht ist (Abb. 23). Die Querwände bilden sich von außen nach innen, an jungen Teliosporen erscheinen sie mitunter wellig gewunden und besitzen einen zentralen Porus. Voll ausgebildet erreichen diese Septen die Dicke der Außenwände. Da die Verdickung der Querwand von beiden Zellen der Teliospore bewerkstelligt wird, kann es im Vergleich mit den Außenwänden zu einer nahezu doppelten Wanddicke kommen. (vgl. Abb. 23, 25, 27, 28). Die beiderseitige Auflagerung von Wandmaterial führt oft zu einem Erscheinungsbild, das an die Mittellamelle zwischen den Zellen mancher Pflanzengewebe erinnert. An stark wandverdickten Teliosporen ist im optischen Schnitt mitunter der zuletzt geschlossene Teil des Zentralporus durch eine abweichende Lichtbrechung (dunkle Linie) zu erkennen (vgl. Abb. 23, 25).

Junge dünnwandige Teliosporen sind cyanophil (Abb. 23). Dickwandige Teliosporen werden vom Farbstoff erst nach mehreren Stunden durchdrungen. Nach dieser Zeit sind oft auch die dünnen Lumina der

Teliosporenstiele gefärbt, bevor sie vollkommen zu Gallertmasse verquellen. In Jodjodkalium färbt sich ein Teil der Granula des Inhaltes der Teliosporen deutlich blau (Abb. 30, die nahezu schwarzen Granula).

Die Teliosporen sind in hohem Maße polymorph. An der Peripherie der Lager erreichen sie meist die normale dickwandige und wandpigmentierte Form, während sie besonders in tiefer liegenden Teilen der Lager – zwischen den Stielen peripherer Teliosporen – dünnwandiger bleiben, nicht zur vollen Breite heranwachsen oder als einzellige, schmal ellipsoide Spore zwischen den Stielen peripherer Sporen eingebettet bleiben. Es handelt sich nicht um „Typen“ von Teliosporen, sondern um manifestierte Entwicklungsstadien. In wenigen Fällen kommen auch einzellige, wandverdickte Teliosporen vor (Abb. 32).

Die Weiterentwicklung der Telien bei Sporenreife erfolgt im Wesentlichen durch das Verschleimen und Aufquellen der Teliosporenstiele. Die gequollenen Lager nehmen eine auffallend gold- bis gelbbraune, orange bis orangegelbe oder goldgelbe Farbe an (Abb. 5–7). Sie sind im gequollenen Zustand unregelmäßig geformt, z. T. apikal konisch verschmälert, mitunter auch verbreitert, manchmal seitlich abgeflacht, wellig verbogen oder anderweitig vielgestaltig (Abb. 5, 6) und fließen schließlich unregelmäßig ineinander (Abb. 7). Die Farbänderung hängt ausschließlich mit der Verteilung der Teliosporen, deren pigmentierten Wänden und goldbraunem Inhalt zusammen.

Die dickwandigen, zweizelligen Teliosporen an der Peripherie der Telien sind $36,6 - 42,7 - 48,7 \times 19,1 - 23,3 - 27,5 \mu\text{m}$ groß. Ihre Außenwände sind $0,9 - 1,6 - 2,2 \mu\text{m}$, im medianen Bereich beim Übergang in die Querwand $1,9 - 3,4 - 5,0 \mu\text{m}$ dick. Die Querwände erreichen eine Stärke von $3,3 - 3,6 - 3,8 \mu\text{m}$. Die beiden Zellen sind meist etwa gleichgroß und an den Polen abgerundet (Abb. 25). Sie sind jedoch sehr vielgestaltig und können apikal etwas abgeflacht oder apikal und polar etwas verschmälert sein. Mitunter ist die basale Zelle stärker gestreckt. Keimpori fanden wir 1–2 pro Teliosporenzelle, oft nahe der Querwand (Abb. 27), aber auch seitenständig weit von dieser entfernt, bei der apikalen Zelle auch seitlich unweit des Scheitels (Abb. 28), in wenigen Fällen auch exakt scheitelständig am Pol der oberen Zelle. Häufig liegt ein Keimporus der oberen und einer der unteren Zelle einer Teliospore unmittelbar nebeneinander dicht an der Scheidewand (Abb. 27), wodurch später die beiden auskeimenden Basidien dicht nebeneinander liegen (Abb. 33, 34). Dies geht wahrscheinlich auf die Anlage eines einzigen Porus im Medianbereich der Spore vor der Vollendung der Querwandbildung zurück.

Die dickwandigen Teliosporen kommen in fließendem Übergang zu den dünnwandigen, ebenfalls zweizelligen Teliosporen vor. Deren Maße liegen häufig bei $48 - 50 \times 20 - 22 \mu\text{m}$, ihre Wände sind oft weniger als $1 \mu\text{m}$ dick (Abb. 26, 29, 31).

Die einzelligen, dünnwandigen Teliosporen sind an den Polen nicht immer konisch verschmälert, sondern haben mitunter nahezu gestreckt-ellipsoide bis zylindrische Formen und sind am Ansatz des Stieles abgeflacht. Sie sind ebenfalls keimfähig. Ihre Größe liegt bei $40 \times 18 \mu\text{m}$ (Abb. 24, 29, 40). Einzellige wandverdickte Teliosporen fanden wir äußerst selten. Sie haben einen Keimporus im Medianbereich (Abb. 32).

3.3 Basidien und Sterigmata

Die dickwandigen, zweizelligen Teliosporen dienen weder der Verbreitung noch der Überdauerung. Sie bilden an der Peripherie der gallertigen Telien unmittelbar nach ihrem Ausreifen Basidien. Auch die dünnwandigen, zweizelligen Teliosporen keimen oft mit Basidien aus, besonders dann, wenn sie sich nahe der Oberfläche des Lagers befinden (Abb. 33–35). Jede Zelle dieser Teliosporen ist eine reguläre Probasidie. Der gesamte granulierten Inhalt fließt bei der Keimung in die Basidie ein. Die Basidien bilden in der Regel zunächst ein zentrales Septum, dann je ein Septum in beiden Hälften. Mitunter, aber nicht immer, wird basal noch eine Wand gebildet, so dass eine Basalzelle vorhanden ist, die nicht keimt. Oft kommt es vor oder während der Basidiosporenbildung zum Zerfall der Basidien in ein- bis dreizellige Teile. Dies ist jedoch teilweise durch das Anfertigen der mikroskopischen Präparate bedingt. Die Keimung der Basidien mit Sterigmata erfolgt selten an allen vier Basidienzellen zur gleichen Zeit. Mitunter sporulieren zwei Basidienzellen bereits, während im anderen Teil der Basidie die Septierung noch nicht abgeschlossen ist (Abb. 34). Reife, d. h. sporulierende Basidien (Abb. 35) sind ca. $55 - 72 \mu\text{m}$ lang und ca. $10 \mu\text{m}$ breit,

Tafel 1 Entwicklung der Telien von *Gymnosporangium sabinae* auf dem Dikaryontenwirt *Juniperus sabina*.

Table 1 Development of telia of *Gymnosporangium sabinae* on the dikaryon host *Juniperus sabina*.

- Abb. 1 Zwei Telien, durch reife, dunkelbraun pigmentierte Teliosporen samtig-schwarzbraun erscheinend; die Oberfläche des Tumors eines *Juniperus-sabina*-Zweiges durchbrechend; Maßstab 1 mm; 25.3.2010.
- Fig. 1 Two telia appearing velvety, black-brown by mature dark brown teliospores erumpent through the surface of the tumour on a branch of *Juniperus sabina*; bar 1 mm; 2010-03-25.
- Abb. 2 Tumor mit einem Telium im Querschnitt (Entwicklungsstadium wie in Abb. 1); mit der Ausbildung des Teliums wächst der Tumor aus hypertrophierten Zellen (1) rasch heran und schiebt das Lager durch die borkenartigen, abgestorbenen äußeren Teile des missgebildeten Zweiges; die Deformation entsteht stets außerhalb des Kambiumringes (2), das Holz (3) ist nicht betroffen; Maßstab 1 mm; 1.4.2010.
- Fig. 2 Tumour with a telium in cross-section (developmental stage as in Fig. 1); with the development of the telium, the tumour grows rapidly from hyper-trophic cells (1) and pushes the sorus through the bark-like dead outer parts of the degenerated branch; the deformation always develops outside of the cambium (2), the wood is not affected; bar: 1 mm; 2010-04-01.
- Abb. 3 Durch Verlängerung der Teliosporenstiele und durch das Einschleichen neuer Sporen von der Basis des Teliums, die teilweise im Inneren des Lagers zwischen den Stielen ausgereifter Teliosporen verbleiben, wächst das Telium zur typisch hornartigen Form heran; Maßstab 1 mm; 6.4.2008. Das Innere der Lager wird von Teliosporenstielen mit dazwischen geschobenen dünnwandigen wenig pigmentierten oder unpigmentierten Teliosporen gebildet und wirkt watteartig (Teilbild) Maßstab 1 mm; 26.4.2010.
- Fig. 3 The elongation of the pedicels of the teliospores and the intrusion of new spores from the base of telium, which partly remain within the sorus between the pedicels of mature teliospores, cause the typical horn-like shape of the telium; bar: 1 mm; 2008-04-06; The inner part of the telia consists of pedicels of teliospores that are thin-walled, little pigmented or unpigmented and appears cottony (inserted fig.); bar: 1 mm; 2010-04-26.
- Abb. 4 und 5 Befallsbilder auf *Juniperus sabina*; Abb. 4: im Zustand der hornartigen dunkelbraunen Telien; 6.4.2010; Abb. 5: bei Beginn der Quellung und Verschleimung der Teliosporenstiele, wobei sich durch die fortgeschrittene Verteilung der dunklen Teliosporen die Farbe von dunkelbraun über goldgelb in gelb verändert; 11.4.2010.
- Fig. 4 and 5 Infections of *Juniperus sabina*; Fig. 4: with dark brown horn-shaped telia; 2010-04-06; Fig. 5: at the beginning of the swelling and gelatinisation of pedicels of teliospores. The colour of the teliospores turns from dark brown via golden yellow to yellow because of the proceeding spread of dark teliospores; 2010-04-11.
- Abb. 6 Zwei Telien bei einsetzender Quellung und Verschleimung der Teliosporenstiele; die Farbe verändert sich von dunkelbraun nach goldgelb; Maßstab 1 mm; 6.4.2008.
- Fig. 6 Two telia at the beginning of the swelling and gelatinisation of pedicels. The colour turns from dark brown to golden yellow; bar: 1 mm; 2008-04-06.
- Abb. 7 Befallsbild mit aufgequollenen, zusammenfließenden Telien; in diesem Zustand keimen ausgereifte Teliosporen mit Basidien, die sofort Basidiosporen bilden; 18.4.2009.
- Fig. 7 Infection with swollen, confluent telia; in this stage mature teliospores germinate with basidia that immediately form basidiospores; 2009-04-18.
- Abb. 8 Telien im Zustand der Basidiosporenreife; die Lager sind zu einer homogenen Gallertmasse zusammengefließen, deren Oberfläche ist fleckenweise mit intensiv gelbem Sporenstaub von Basidiosporen bedeckt (Pfeile), rechts unten ist bereits abgetropfte Gallertmasse zu sehen; 22.4.2009.
- Fig. 8 Telia in the stage of basidiospore maturation; their sori are aggregated in a homogeneous gelatinous mass covered by intensively yellow powder of basidiospores (arrow), on the right side below dropped down gelatinous mass is already visible; 2009-04-22.
- Abb. 9 Homogene braune abtropfende Gallertmasse mit Teliosporen-Wänden, die auf tieferliegende Zweige oder auf den Boden (im Bild auf Steine) tropft; in der Gallerte sind noch reichlich dünnwandige, mit Hyphen keimende Teliosporen vorhanden; 22.4.2009.
- Fig. 9 Homogeneous brown gelatinous mass with teliospore walls dropping down on branches of lower levels or the ground (stones in this picture); in the gelatinous mass there are still abundant thin-walled teliospores that germinate with hyphae; 2009-04-22.



die spitz zulaufenden Sterigmata sind 21 – 35 µm lang und im mittleren Bereich 5,5 – 6 µm breit. Bei der Bildung der Sterigmata fließt der gesamte Inhalt einer Basidienzelle in das Sterigma ein und bei der Basidiosporenbildung vom Sterigma in die Basidiospore.

Die Telien zerfließen nach der Sporulation der Basidien vollständig zu bräunlichem Schleim, der von den befallenen Ästen abtropft (Abb. 8, 9) oder an den Ästen krustig antrocknet. Seine Farbe ist in erster Linie durch die pigmentierten Wände inhaltsloser Teliosporen bedingt.

3.4 Basidiosporen und deren Keimung

Die Basidiosporen sind 11,7 – 15,9 – 20,1 x 7,4 – 9,6 – 11,8 µm groß (Abb. 41). Sie sind als goldgelber Staub auf den zerfließenden Telien gut nachweisbar (Abb. 8) und keimen in der Regel mit Hyphen aus (Abb. 41, Teilbilder oben). Mitunter kommen apikal verbreiterte, an Appressorien erinnernde Keimstadien vor. Außerdem keimen manche Basidiosporen mit je einem sekundären Sterigma, an dem eine Sekundärspore gebildet wird. Letztere erreichen bei Reife nahezu die Größe der ursprünglichen Basidiospore (Abb. 41, untere Teilbilder).

3.5 Kernverhältnisse der Teliosporen

Die Ontogenie von Teliosporen ist mit der Karyogamie des Dikaryons verbunden. Dies wurde von vielen Autoren cytologisch detailliert studiert (vgl. MIMS & THURSTON 1979). Bei *Gymnosporangium juniperivirginianae* untersucht MIMS (1977/2) die Kernverhältnisse. In den zweizelligen Teliosporen von *Gymnosporangium sabinae* ist wie bei anderen Rosten anfangs ein Dikaryon nachweisbar. Die Karyogamie findet in beiden Zellen wahrscheinlich nahezu gleichzeitig statt. Die besten Ergebnisse der Kernfärbung erreicht man in dünnwandigen Teliosporen unmittelbar nach der Karyogamie, die sich nach vollendeter

Tafel 2 Entwicklung der Spermogonien von *Gymnosporangium sabinae* auf dem Haplontenwirt *Pyrus communis*

Table 2 Development of spermogonia of *Gymnosporangium sabinae* on the haplont host *Pyrus communis*

Abb. 10 Typisches Befallsbild auf *Pyrus communis*; rotgoldene, nach außen gelbliche Flecken auf der Oberseite der Blätter; 18.8.2008.

Fig. 10 Typical infection on *Pyrus communis*; red-golden, outwards yellowish spots on the upper side of the leaves; 2008-08-18.

Abb. 11 Spermogonien im Zentrum der Blattflecken; ihre Empfängnishaare sind in Flüssigkeitströpfchen an der Mündung eingebettet; Maßstab 1 mm; 16.5.2008.

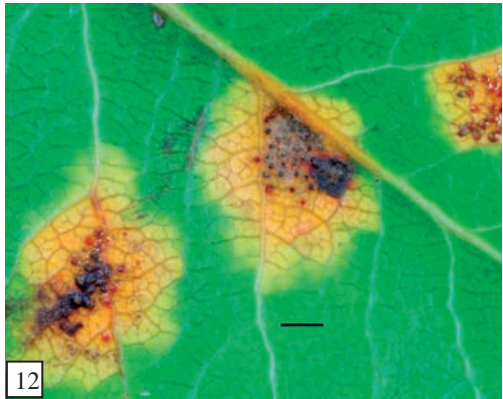
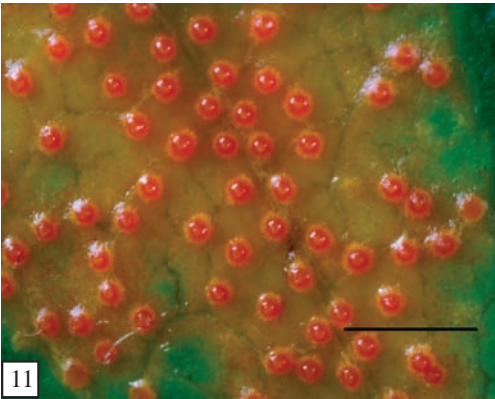
Fig. 11 Spermogonia in the centre of the spots; their conception hairs are embedded in liquid drops at the terminal opening; bar: 1 mm; 2008-05-16.

Abb. 12 und 13 Absterbende Spermogonien; bei starkem Befall entstehen nekrotische Flecken, es kann zu vorzeitigem Blattfall kommen; Abb. 12 Maßstab 1 mm; 29.6.2008; Abb. 13 24.7.2008.

Fig. 12 and 13 Dying spermogonia; severe infections causing necrotic spots that may lead to premature leaf fall; bar: 1 mm; 2008-06-29 and 2008-07-13.

Abb. 14 Blattunterseite desselben Blattes wie in Abb. 13; beginnende Tumorbildung im Mesophyll unter den Spermogonien, verursacht durch die Initialzellen der Aecien, die sich nach der Dikaryotisierung gebildet haben; 24.7.2008.

Fig. 14 Lower side of the same leaf as in Fig. 13; beginning development of the tumour in the mesophyll beneath the spermogonia, caused by the initial cells of aecia that have developed after dikaryotisation, 2008-07-24.



Querwandbildung vollzieht (Abb. 31). Die diploiden Kerne liegen dann zentral in den Probasidien. Die dickwandigen Teliosporen besitzen stets nur einen Kern. Jedoch sind die Ruhekerne oft nicht anfärbbar. Die einzelligen Teliosporen fanden wir mitunter im zweikernigen Stadium (Abb. 40), oft aber auch – wie in den Probasidien zweizelliger Teliosporen – mit zentralem großem Kern. Es ist anzunehmen, dass in allen keimfähigen Teliosporenzellen vor der Keimung Karyogamie stattfindet. Zweikernige Stadien verkörpern entweder Stadien der Karyogamie oder der Meiose 1, in manchen einzelligen Teliosporen konnten auch deutliche Meiosestadien mit sich auflösender Kernmembran gefunden werden (Abb. 31, Teilbild).

3.6 Anomalien der Teliosporen und deren Keimung

3.6.1 Keimung mit Hyphen

Die dünnwandigen zweizelligen Teliosporen, die im Inneren der Lager zwischen den Stielen peripherer Teliosporen eingebettet sind, bilden oft in der Nähe der Querwand ca. 7,5 µm breite Keimhyphen (Abb. 37, 38), die sich deutlich von Basidien unterscheiden. Meist kommen ein (Abb. 37) oder zwei (Abb. 38) Keimhyphen pro Teliosporenzelle an den bereits präformierten Keimpori vor. Es kann auch unregelmäßig im medianen Bereich dünnwandiger Teliosporenzellen oder am Zellpol der oberen Zelle zum Auskeimen mit Hyphen kommen, in diesen Fällen ist noch kein Keimporus angelegt. Die einzelligen, dünnwandigen Teliosporen keimen stets unregelmäßig, mitunter polar mit 2 bis 3 Hyphen aus (Abb. 36, 40). Basidien

Tafel 3 Die Entwicklung der Aecien (Roestelien) von *Gymnosporangium sabinae* auf dem Haplontenwirt *Pyrus communis*; Maßstäbe je 1 mm.

Table 3 Development of aecia (*Roestelia*) of *Gymnosporangium sabinae* on the haplont host *Pyrus communis* (all bars: 1 mm).

Abb. 15 Junger Tumor auf der Blattunterseite (wie in Abb. 14); 24.7.2008.

Fig. 15 Young tumour on the lower leaf side (as Fig. 14), 2008-07-24.

Abb. 16 Heranwachsender Tumor; die abgestorbene Epidermis löst sich in Schollen ab; die am Tumor verbleiben; 5.8.2008.

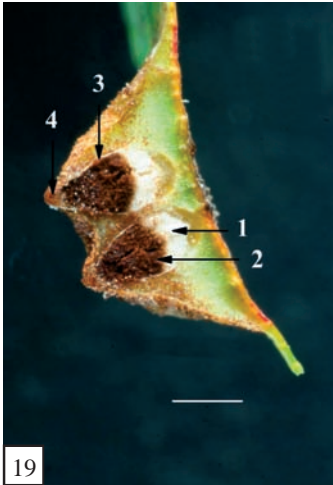
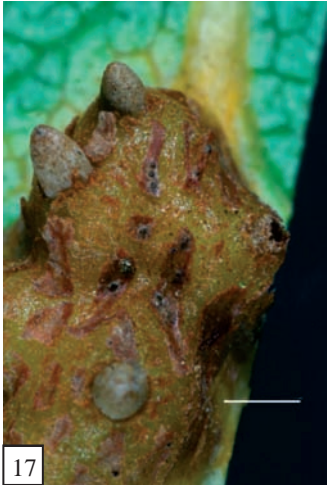
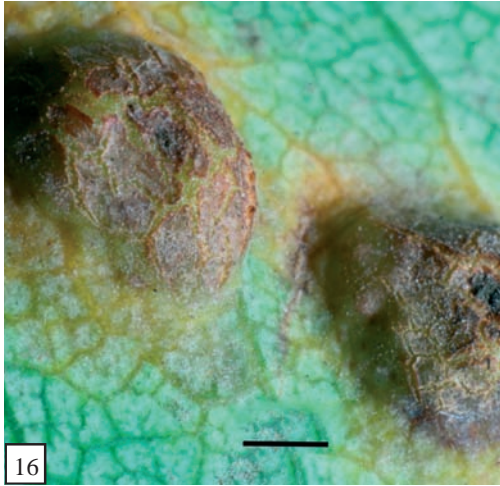
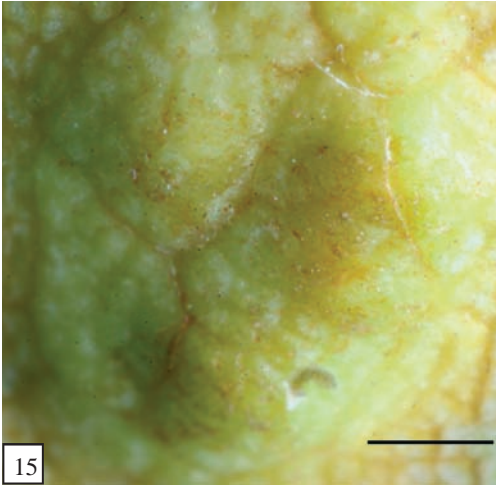
Fig. 16 Growing tumour; dead epidermis dissolving in squamules that remain on the tumour; 2008-08-05.

Abb. 17 – 19 Aecien mit ihrer hornförmigen graubraunen Peridie die Oberfläche des Tumors durchbrechend; Abb. 17 in Aufsicht; 18.8.2008; Abb. 18 in seitlicher Ansicht am Blattrand; 17.8.2008; Abb. 19 im Schnitt; die von den basalen Initialzellen der Aecien (1) in basipedalen Ketten gebildeten Aeciosporen (2) und die randlichen ebenso gebildeten Peridienzellen (3) schieben den stabilen Apex der Peridie (4) durch die Oberfläche des Tumors; 26.8.2008.

Fig. 17 – 19 Aecia with horn-shaped grey-brown peridia erumpent through the surface of the tumour; Fig. 17: viewed from above; 2008-08-18; Fig. 18: laterally viewed at the leaf margin; 2008-08-17; Fig. 19: Cross section; aeciospores formed in basipetal chains from basal initial cells of the aecia (1) as basipetal chains (2) as well as lateral peridium cells formed in the same manner (3) pushing the stable apex of the peridium (4) through the surface of the tumour; 2008-08-26.

Abb. 20 – 22 reife Aecien; die Peridie reißt seitlich längsfaserig auf, während der Apex stabil bleibt; es entsteht das typische Bild eines längsfaserigen „Gitters“, die Aeciosporen können durch die Gitterfasern ausgeweht werden; Abb. 20: Tumor mit Aecien in Seitenansicht; 26.8.2008; Abb. 21: Tumor mit Aecien in Aufsicht; 3.9.2008; Abb. 22: kleine Tumore mit Aecien am Blattrand; 16.9.2009.

Fig. 20 – 22 mature aecia; peridium laterally rupturing and becoming cancellate, but apex remaining bluntly conic; causing characteristic longitudinally fibrous, cancellate habit; the aeciospores can be disseminated through the lateral slits; Fig. 20: Tumour with aecia in lateral view; 2008-08-26; Fig. 21: Tumour with aecia viewed from above; 2008-09-03; Fig. 22: Small tumours with aecia at leaf margin; 2009-09-16



Tafel 4 Strukturen der Teliosporen (alle Aufnahmen mit Interferenzfilter angefertigt, alle Maßstäbe 10 µm).

Table 4 Structure of teliospores (all pictures taken with interference filter; all bars 10 µm).

Abb. 23 – 25 Teliosporen aus der Peripherie und dem Inneren nahezu ausgereifter Teliien; Färbung mit Bauwollblau; 18.4.2010; Abb. 23: Teliosporen mit dickwandigen, nicht anfärbbaren (1) und dünnwandigen angefärbten (2) Teliosporen, letztere teilweise im Zustand der Septierung mit noch unvollständigen Septen (3); 18.4.2010; Abb. 24: einzellige Teliosporen zwischen den Stielen peripherer Teliosporen eines nahezu ausgereiften Lagers; einige Teliosporenstiele im optischen Schnitt (Pfeile); 18.4.2010; Abb. 25: zweizellige dickwandige nicht angefärbte Teliosporen an der Peripherie eines Lagers; 30.3.2010.

Fig. 23 – 25 Teliospores from the periphery and the interior of almost mature telia; stained by cotton blue; 2010-04-18; Fig. 23: Teliospores with thick-walled, not stainable (1) and thin-walled stained (2) teliospores, the latter partly in the stage of septation, but still with incomplete septa (3); 2010-04-18; Fig. 24: One-celled teliospores between the pedicels of peripheral teliospores of an almost mature telium; some few pedicels of teliospores in the optical cross-section (arrows); 2010-04-18; Fig. 25: Two-celled thick walled, unstained teliospores at the periphery of a telium; 2010-03-30.

Abb. 26 Teliosporen aus der Peripherie eines heranreifenden Lagers, mit bereits verdickten, pigmentierten Wänden im Übergang zu dünnwandigen Sporen, die Stiele sind noch unverschleimt; 25.3.2010.

Fig. 26 Teliospores from the periphery of a ripening telium, with already thickened, pigmented walls in transition to thin-walled spores, with pedicels which are not yet gelatinised; 2010-03-25.

Abb. 27–28 Dickwandige Teliosporen; Abb. 27: im optischen Schnitt mit einem Keimporus je Zelle in normaler Lage nahe der Scheidewand (Pfeile); 5.4.2008; Abb. 28: im optischen Schnitt mit einem Keimporus je Zelle in abnormaler Lage (subbasal und subapical) (Pfeile); 5.4.2008.

Fig. 27 – 28 Thick-walled teliospores; Fig. 27: In optical cross-section with a single germ-pore per cell in normal position close to the septum (arrows); 2008-04-05; Fig. 28: In optical cross-section with a germ-pore per cell in anomalous position (subbasal and subapical) (arrows); 2008-04-05.

Abb. 29 Teliosporen aus dem Bereich unter der Peripherie eines heranreifenden Lagers mit dünnwandigen Teliosporen (1), einzelligen Teliosporen (2) und in Einzelzellen zerfallenden Teliosporen (3); 18.4.2010

Fig. 29 Teliospores from a portion below the periphery of a ripening telium with thick-walled teliospores (1), one-celled teliospores (2) and teliospores disintegrating into single cells (3); 2010-04-18

Abb. 30 Teliosporen aus der Peripherie eines nahezu ausgereiften Lagers mit amyloiden Granula nach Färbung mit Jodjodkalium; 18.4.2010.

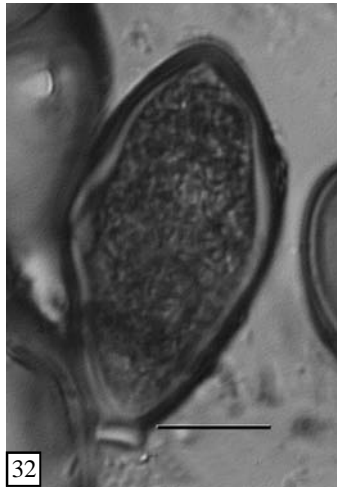
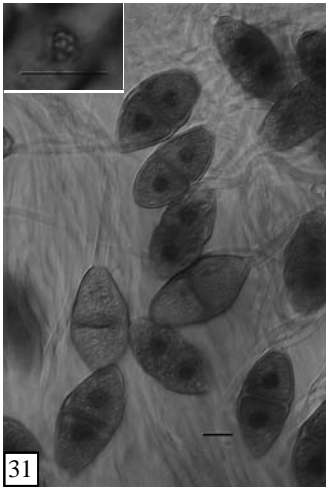
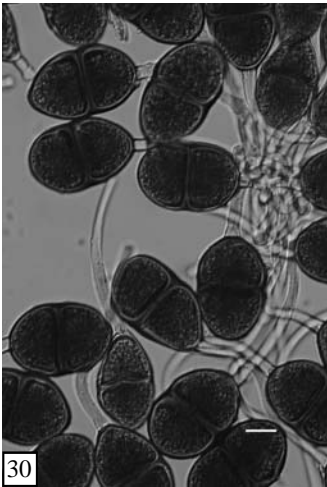
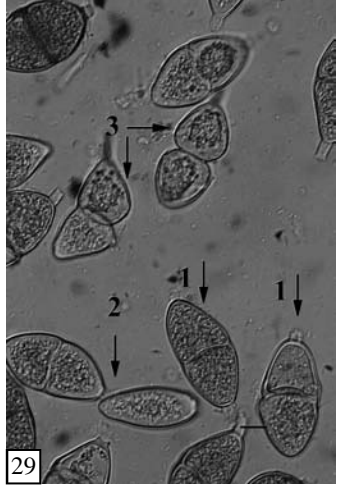
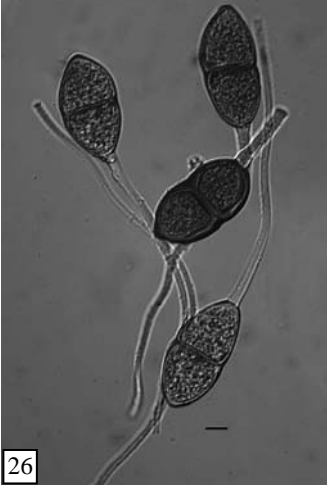
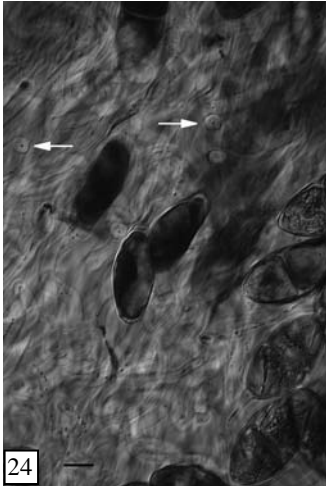
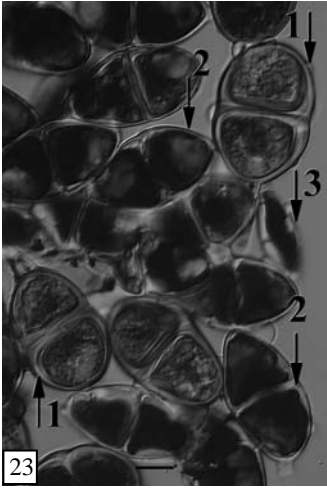
Fig. 30 Teliospores from the periphery of an almost mature sorus with amyloid granules after staining by Lugol's solution; 2010-04-18.

Abb. 31 Dünnwandige Teliosporen aus dem Bereich unter der Peripherie eines heranreifenden Lagers nach abgeschlossener Wandbildung und Karyogamie; die aus dem Dikaryon hervorgegangenen diploiden Kerne sind unmittelbar nach der Karyogamie mit Karminessigsäure gut anfärbbar; 24.4.2010; Teilbild: diploider Nucleus während der Prophase der Meiose aus einer dünnwandigen, einzelligen Teliospore bei beginnender Keimung; 18.5.2010; (fixiertes Material vom 6.5.2010).

Fig. 31 Thin-walled teliospores from a portion below the periphery of a ripening sorus after terminated wall generation and karyogamy; the diploid nuclei of the dikaryon are easily stainable by carmine-acetic acid; 2010-04-24; inserted fig.: diploid nucleus from a thin-walled, one-celled teliospore in the prophase of meiosis; 2010-04-18 (fixed material from 2020-05-06).

Abb 32 Dickwandige, einzellige Teliospore mit einem medianen Keimporus; 18.5.2010 (fixiertes Material vom 26.4.2010).

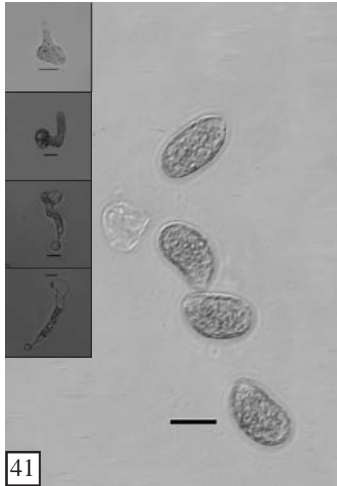
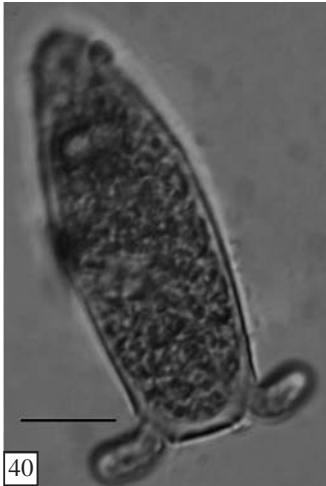
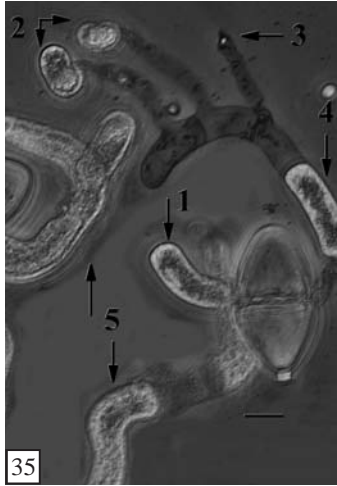
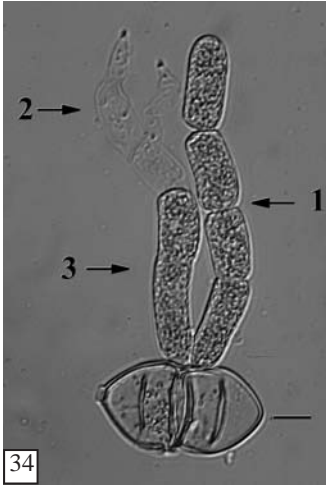
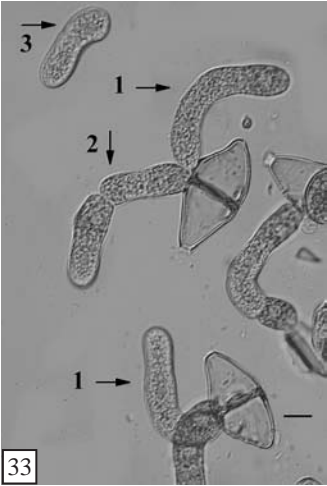
Fig. 32 Thick-walled, one-celled teliospore with a median germ-pore; 2010-05-18 (fixed material from 2010-04-26).



Tafel 5 Keimung der Teliosporen (alle Aufnahmen mit Interferenzfilter angefertigt, alle Maßstäbe 10 µm).

Table 5 Germination of teliospores (all micrographs taken with interference filter, all bars 10 µm).

- Abb. 33 – 35 mit Basidien keimende Teliosporen aus der Peripherie eines reifen Teliums; jede Zelle ist eine Probasidie und bildet eine Basidie (3);
- Abb. 33 noch ungeteilte Basidien (1), Basidie mit medianem Septum (2), eine von der Teliospore abgelöste ungeteilte Basidie (3); 18.4.2009.
- Abb. 34 rechts vierzellige Basidie vor der Bildung der Sterigmata (1); links Basidie mit zwei Sterigmata (2), deren Basidiosporen bereits abgeschleudert sind und basalem, noch unseptiertem Teil (3); der Inhalt der oberen Zellen ist vollständig in die Basidiosporen eingeflossen; 22.4.2010.
- Abb. 35 Teliospore mit einer vierzelligen Basidie an der basalen Zelle und einer auskeimenden ungeteilten Basidie an der apicalen Zelle (1), die geteilte Basidie mit zwei Basidiosporen (2), einem Sterigma mit bereits abgeschleudelter Basidiospore (3), einer noch ungekeimten Basidienzelle (4) und einer inhaltslosen Basalzelle (unter der mit 4 bezeichneten Zelle); die übrigen Basidienteile (5) gehören zu benachbarten Teliosporen; Phasenkontrast; 22.4.2010.
- Fig. 33 – 35 Germinating teliospores with basidia from the periphery of a mature telium; each cell being a probasidium forming a basidium;
- Fig. 33 Still undivided basidia (1), basidium with median septum (2), undivided basidium detached from the teliospore (3); 2009-04-18
- Fig. 34 On the right side a four-celled basidium prior to the development of sterigmata (1); on the left basidium with two sterigmata (2) with discharged basidiospores and basal still non-septated part (3); the content of the upper cells is completely spread into the basidiospores; 2010-04-22.
- Fig. 35 Teliospore with four-celled basidium at the basal cell and a germinating undivided basidium at the apical cell (1), the divided basidium with two basidiospores (2), a sterigma with discharged basidiospore (3) and a still not germinated cell of a basidium (4); the other parts of basidia pertain to adjacent teliospores; phase contrast; 2010-04-22.
- Abb. 36 – 38 Mit Hyphen keimende Teliosporen aus der Gallertmasse eines reifen Teliums;
- Abb. 36 einzellige, dünnwandige Teliospore ohne erkennbare Keimpore mit zwei seitlichen Keimhyphen und einer subapicalen Keimhyphne gegenüber des Stielansatzes; 22.4.2009.
- Abb. 37 Keimung der beiden Teliosporenzellen mit je einer Hyphe an den bereits angelegten Keimpore der noch unverdickten Sporenwand; 18.4.2009.
- Abb. 38 Keimung der beiden Teliosporenzellen mit je 2 Keimhyphen an den bereits angelegten Keimpore der noch unverdickten Sporenwand; 22.4.2009 und Keimung zweier Teliosporenzellen einer zerfallenden Teliospore (Teilbild); 4.5.2010.
- Fig. 36 – 38 Teliospores germinating with hyphae from the gelatinous mass of a mature telium;
- Fig. 36 One-celled, thin-walled teliospore without visible germ tube with two lateral germ hyphae and a subapical germ hypha opposite to the pedicel basis; 2009-04-22.
- Fig. 37 Germination of the two cells of the teliospore with a single hypha per cell at the already formed germ pores of the still unthickened spore wall; 2009-04-18.
- Fig. 38 Germination of the two cells of a teliospore with two germ hyphae per cell at the already formed germ pores of the still unthickened spore wall; 2009-04-22 and germination of two cells of a disintegrating teliospore (inserted fig.); 2010-05-04.
- Abb. 39 zwei dünnwandige Teliosporen, die untere mit einer Hyphe und mit einer in conidienähnliche Teile zerfallenden Hyphe (Pfeil); 6.4.2008; und weitere in sporenenähnliche Teile zerfallende Keimhyphen von Teliosporen (Teilbilder); oben endständig, unten interkalar zerfallend; 5.6.2010.
- Fig. 39 Two thin-walled teliospores, the lower one with a single hypha and an additional hypha disintegrating into conidium-like fragments (arrow); 2008-04-06; and further germinating hyphae from teliospores disarticulating into spore-like fragments (inserted figs); above terminally, below intercalarily disarticulating; 2010-06-05.
- Abb. 40 Einzellige Teliospore mit zwei Kernen bei beginnender Keimung mit Hyphen; Färbung mit Karminessigsäure (vgl. Text 4.1.); 23.4.2010.
- Fig. 40 One-celled dikaryotic teliospore in the stage of beginning germination with hyphae (see text 4.1.); stained with carmine-acetic acid; 2010-04-23.
- Abb. 41 Freigesetzte Basidiosporen (Hauptbild), mit Hyphen keimende (Teilbilder oben); und repetitiv keimende Basidiosporen (Teilbilder unten); 16.4.2008 (Hauptbild); 26.4.2010, 3.5.2010 (Teilbilder oben), 3.5.2010; (Teilbilder unten).
- Fig. 41 Released basidiospores (main fig.), basidiospores germinating with hyphae (inserted figs above) and repetitively germinating basidiospores (inserted figs below); 2008-04-16 (main fig.); 2010-04-26, 2010-05-03 (inserted figs above), 2010-05-03 (inserted figs below)



haben wir an einzelligen Teliosporen nicht beobachtet, haben jedoch die sehr selten vorkommenden dickwandigen einzelligen Teliosporen (Abb. 32) niemals keimend vorgefunden.

Die längsten, noch an einer Teliospore befestigten Hyphen waren ca. 300µm lang. Im abtropfenden Schleim fanden wir jedoch auch Hyphen, die wesentlich länger und unregelmäßig septiert, verzweigt und mitunter mycelartig vernetzt sind.

3.6.2 Zerfall der Teliosporen

Relativ häufig kommt es zur Aufspaltung der in der Gallertmasse eingebetteten zweizelligen, dünnwandigen Teliosporen in ihre beiden Zellen. Die noch dünnwandigen, aber bereits zweizelligen Sporen spalten sich von der Scheidewand her auf. Zunächst kommt es zu einer anormalen Einschnürung im Bereich der Wand, dann zur Aufspaltung, oft von einer Seite her. In diesem Zustand sind die beiden Zellen im optischen Schnitt abgerundet dreikantig (Abb. 29). Die basale Zelle verbleibt am Rest des Stieles, während die apikale völlig frei wird. Beide runden sich ab. Die Keimung dieser Zellen erfolgt mit Hyphen (Abb. 38, Teilbild), die den beschriebenen Keimhyphen dünnwandiger Teliosporen entsprechen. Wir haben niemals eine Keimung mit Basidie an zerfallenen Teliosporenzellen beobachtet. Die abgerundeten apikalen Zellen können als „Uredosporen“ missgedeutet werden. Möglicherweise beruhen Angaben von Uredosporen bei *Gymnosporangium* spp. auf derartigen Stadien oder auch auf einzelligen Teliosporen.

3.6.3 Zerfall der Keimhyphen

In einigen Fällen fanden wir ein abnormes Auskeimen einzelner Zellen von Teliosporen, wobei weder Basidien noch normale Keimhyphen entstanden, sondern sich abrundende sporenähnliche Strukturen. Diese können sich basal am Keimporus dünnwandiger Teliosporen aus einer Keimhyphne bilden (Abb. 39), aber auch apikal oder interkalar (Abb. 39, Teilbilder) an Keimhyphen. Diese Form des Hyphenzerfalles erweckt den Eindruck einer arthrischen Conidiogenese.

3.7 Die Spermogonien und Aecien auf *Pyrus communis*

Die Spermogonien bilden sich blattoberseits auf dem Haplontenwirt in etwa kreisförmig angeordneten Gruppen von 4 – 5 mm Durchmesser auf auffallend rotgoldenen, randlich gelben Blattflecken (Abb. 10). Sie sind im Mesophyll eingesenkt, ihre apikalen Empfängnishaare durchbrechen die Epidermis und sind bei Reife in ein Flüssigkeitströpfchen von 162 – 215 – 268µm eingebettet (Abb. 11). Nach der Spermatogamie sind die Mündungen der abgestorbenen Spermogonien mit den toten Empfängnishaaren noch als schwarze Pünktchen auf den Blattflecken zu erkennen (Abb. 12, 13).

Die Bildung der Rostelien auf der Blattunterseite erfolgt meist unter den oberseitigen Blattflecken mit den abgestorbenen Spermogonien. Zunächst bilden sich im Mesophyll tumorartige Anschwellungen (Abb. 14 bis 16). Die Epidermis stirbt an diesen Stellen ab und in den Tumoren aus hypertrophierten Zellen des Mesophylls entwickeln sich die Rostelien (Abb. 17 bis 22). Ihr im Tumor eingesenkter Teil hat einen Durchmesser von ca. 0,8 mm (Abb. 19). Die heranwachsende Peridie und die von ihr umschlossenen Sporenketten durchdringen als hornförmige Strukturen die Oberfläche des Tumors (Abb. 17 – 20). Die zunächst geschlossene Peridie bleibt apikal stabil und reißt bei Sporenreife seitlich faserig-netzig auf (Abb. 20 bis 22). Die in langen Ketten gebildeten Aeciosporen werden vom Wind herausgeweht. Sie keimen auf dem Dikaryontenwirt mit Infektionshyphen. Ihre Entwicklung ist hinreichend bekannt (vgl. GÄUMANN 1959).

4 Diskussion

4.1 Teliosporenkeimung

Im Normalfall keimt nach der Karyogamie des Dikaryons jede Teliosporenzelle (Probasidie) mit einer Basidie aus, wobei während der Keimung die Meiose stattfindet, so dass die junge Basidie zunächst vier

haploide Kerne enthält (vgl. MENDGEN 1983). Bei *Gymnosporangium clavipes* untersuchte MIMS (1980) diesen Vorgang cytologisch. Er kann als allgemeingültiger Normalfall für alle Roste mit Basidienbildung angesehen werden. Die sich anschließenden Kernverhältnisse bei der Basidiosporenbildung wurden u. a. von MIMS (1977/1), METZLER (1982), BAUER (1988), BAUER & OBERWINKLER (1988) untersucht.

Die bei verschiedenen Rosten zahlreich vorkommenden Abweichungen von dieser normalen Basidien- und Basidiosporenbildung sind als abnormale Ausnahmefälle aufgrund äußerer Bedingungen zu betrachten (s. u. 4.4.)

Die Keimung dünnwandiger Teliosporen mit Hyphen ist zwar im Hinblick auf andere Rostpilze eine Anomalie, aber in der Gattung *Gymnosporangium* ein regulärer Vorgang in der Gallertmasse der Telien. KÖRNIGE (1877), KIENITZ-GERLOFF (1888), DIETEL (1889) und FISCHER (1892) bemerkten bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts das Vorkommen morphologisch unterschiedlicher Teliosporen. Die Keimung mit Basidien („Promycelien“) oder fakultativ mit Hyphen wurde von KIENITZ-GERLOFF (l.c.) zuerst beschrieben. Er vermutete, dass diese Keimhyphen ihrerseits *Juniperus*-Arten und nicht den Haplontenwirt befallen und betrachtete die dünnwandigen Sporen als Uredosporen. DIETEL (l.c.) akzeptierte, dass sie allenfalls bezüglich ihrer „Biologie“ Uredosporen gleichkommen, während FISCHER (l.c.) keine funktionellen Unterschiede zwischen den morphologisch verschiedenen Teliosporentypen akzeptiert und auf DE BARY (1884) zum Modus der Sporenkeimung in Abhängigkeit vom Reifegrad im Allgemeinen verweist. MIMS et al. (1974, Fig. 4, 9) stellen bei *Gymnosporangium juniperi-virginianae* das Auskeimen von Teliosporenzellen an zwei Keimpori, das der Keimung mit Hyphen entspricht, elektronenmikroskopisch dar.

Das Zerfallen dünnwandiger Teliosporen in Einzelzellen, das in einem Zustand geringer Wandverdickung stattfindet, ist ebenfalls im Kontext mit der Verschleimung der Telien als regulärer Vorgang anzusehen. MIMS et al. (1974, Fig. 2, 8) demonstrieren diesen Zerfall durch das Aufspalten der inneren Schicht der Trennwand der beiden Sporenzellen. Das Material ihrer Untersuchung wurde ebenfalls im gelatinösen Zustand gesammelt und fixiert.

Das Auskeimen von Teliosporen und getrennten Teliosporenzellen mit Hyphen im Inneren der gelatinösen Lager hat im Bau der Lager, insbesondere mit deren Verschleimung und dem sukzessiven Einschieben von Teliosporen während des Reifungsprozesses, eine strukturelle Grundlage und ist in diesem Zusammenhang als regulär anzusehen. Dieser Keimungsmodus ist nicht allein mit dem Grad der Sporenreife zu erklären.

Dass auch regulär einzellige Teliosporen vorkommen und mit Hyphen keimen, wurde noch nicht beschrieben. Man könnte vermuten, dass bei einzelligen Teliosporen noch keine Karyogamie und auch noch keine abschließende konjugierte Mitose des Dikaryons stattgefunden hat, so dass die Keimhyphen dikaryotisch wären. Wir fanden jedoch, dass diese einzelligen Teliosporen oft ähnlich den Probasidien zweizelliger Teliosporen nur einen einzigen großen Kern aufweisen und gehen davon aus, dass in allen Teliosporen stets die Karyogamie und mit der Keimung die Meiose vonstatten geht. Zweikernige Stadien (Abb. 40) dürften Stadien der Karyogamie oder der Meiose 1 verkörpern (vgl. Abb. 31, Teilbild).

Da der Dikaryontenwirt nicht vom Haplonten des Pilzes befallen werden kann, und die Keimhyphen nicht auf den Haplontenwirt gelangen können, sind zwei Möglichkeiten der Erklärung der Hyphenkeimung von Teliosporen wahrscheinlich. Entweder ist dieser, in der Gattung *Gymnosporangium* allgemein vorkommende Modus der Hyphenkeimung ein funktionsloser genetischer Ballast und die haploiden Hyphen sterben ab, oder es gibt in der gelatinösen Masse der Telien die Möglichkeit einer somatogamen Bildung des Dikaryonten, der zur Infektion des Dikaryontenwirtes befähigt ist. Letzteres halten wir für wahrscheinlicher, da es auch die Verschleimung der Telien erklärt und in den Mycelien der Keimhyphen auch Hyphenfusionen beobachtet wurden.

Das Auskeimen einzelner Teliosporenzellen mit Hyphen, die abnormale, sporenhähnliche Segmente bilden (Abb. 39), wurde bereits von KIENITZ-GERLOFF (1888) beschrieben. Es erinnert an eine Arthroconidienbildung und an die von DIETEL (1912) beschriebenen „Endconidien“ abnormer Basidien. Dass die abgegliederten Hyphenteile keimfähig sind und den Haplontenwirt befallen können, ist jedoch unwahr-

scheinlich, zumal diese Bildungen ebenfalls nur im Inneren der Gallertmassen vorkommen. Wir sehen den Vorgang als Degenerationserscheinung der Keimhyphen an.

4.2 Die Polymorphie der Teliosporen und deren Keimungsmodus im Kontext mit dem Lebenszyklus

Das regelmäßige Vorkommen unterschiedlich wandverdickter Teliosporen in der Gattung *Gymnosporangium* sehen wir als ein Ergebnis der phylogenetischen Entwicklung an, das zu einem Vorteil im Lebenszyklus führte und mit dem Vorgang der Verschleimung der gesamten Telien in funktionellem Zusammenhang steht. Der Verlust der Uredosporen in stammesgeschichtlicher Vergangenheit und deren Ersatz durch Keimhyphen, die sich im Schleim der Teliosporenstiele entwickeln und wahrscheinlich den Dikaryonten bilden, führte zu einer effektiveren Verbreitung auf dem Dikaryontenwirt, als es durch Neuinfektion über die Uredosporen möglich war, was zu deren Rückbildung führte. Die „Lebensstrategie“ der *Gymnosporangium*-Dikaryonten ist auf ein konsequentes Vereinnahmen des einmal befallenen Wirtes gerichtet, was durch die Dauerhaftigkeit des perennierenden Mycel, als auch durch Neuinfektion des bereits befallenen Wirtes erreicht wird. Die Neuinfektion über Aecisosporen ist langwierig, der Erfolg problematisch. Der Neubefall über somatogam dikaryotisierte Keimhyphen aus Teliosporen konnte sich wahrscheinlich als erfolgreichere Alternative etablieren, bei der auch die Rekombination des genetischen Materials durch die Prozesse der Karyogamie und der Meiose in den Teliosporen wie im vollständigen Zyklus mit Wirtswechsel erhalten bleibt.

4.3 Die repetitive Keimung der Basidiosporen

Bei *Gymnosporangium sabiniae* ist der Modus der repetitiven Basidiosporenkeimung fakultativ. Von den primären Basidiosporen werden Keimhyphen, appressorienartige Keime oder Sekundärsporen nebeneinander auf der Oberfläche der Gallertmasse gebildet. Eine Abhängigkeit von bestimmten Bedingungen, wie sie u. a. bei HANSEN & PATTON (1975), METZLER (1982) und BAUER (1988) für verschiedene Rostpilze experimentell nachgewiesen wurde, konnten wir nicht ermitteln. Sekundärsporen entstehen stets an sekundären Sterigmata, in die jeweils der gesamte Inhalt der Primärsporen einfließt (Abb. 41, Teilbilder unten). Diese Erscheinung wurde u. a. an *Gymnosporangium juniperi-virginianae* von MIMS (1977/2), an *Gymnosporangium sabiniae* von METZLER (1982) und an verschiedenen weiteren Rosten von BAUER (1986) untersucht. Zusammenfassend sind viele Fakten der Sekundärsporenbildung bei GOLD & MENDGEN (1991) dargestellt. Durch die Möglichkeit der repetitiven Basidiosporenkeimung wird die Chance einer Abschleuderung mit anschließender Anemochorie erhöht. Auslösend könnte das Festliegen der Basidiosporen in der Gallertmasse, möglicherweise auch der Kontakt zu anderen Keimhyphen bzw. zur Oberfläche der Gallertmasse sein. Repetitive Keimung von Basidiosporen fanden wir besonders an Stellen, an denen reichlich Basidiosporenpulver den bereits völlig verschleimten und abtropfenden Telien massenhaft anhaftete (vgl. Abb. 8). Der Vorgang kann als ein reduziertes basidiogenes Hefestadium aufgefasst werden (vgl. BAUER & OBERWINKLER 1988).

4.4 Abnormes Keimverhalten von Rostpilz-Teleomorphen im Allgemeinen

Abweichungen im Keimungsmodus von Teliosporen, die normalerweise Basidien bilden, werden in verschiedenen Arbeiten über Rostpilze diskutiert, z.B. von DIETEL (1912), GOLD & MENDGEN (1984), DRIESEN et al. (2005) und DÖRFELT & RUSKE (2010). Dietel (l.c.) beobachtete bereits bei Rostpilzen mit Teliosporen ohne Ruhephase neben normalen Basidien („Promycelien“) mit Basidiosporen („Sporidien“) auch abnorme „reduzierte Basidien“, die auf anormale Weise Basidiosporen bilden, oder apical Sporen („Endconidien“) abschürfen. Diese erinnern an die beschriebenen zerfallenden Keimhyphen von *Gymnosporangium sabiniae* (s. o. 4.1., Abb. 39). GOLD & MENDGEN (l.c.) beschreiben das seltene Vorkommen abnormen Keimverhaltens von Teliosporen bei *Uromyces appendiculatus*. Sie zeigen das direkte Auskeimen von Teliosporen oder Basidienzellen („direct teliospore germination from the spore itself or from a single

metabasidial cell.“). Letzteres ist durch eine Abbildung belegt, Teliosporen mit Keimhyphen sind lediglich erwähnt. Außerdem beschreiben diese Autoren das plötzliche Absterben von Basidienzellen oder ganzen Basidien („sudden death of a portion or the whole metabasidium“) und sie fanden in situ an Keimprodukten von Basidienzellen eine „secondary basidiospore production“. Die als Basidiospore 1 und Basidiospore 2 bezeichneten Strukturen (GOLD & MENDGEN l.c., p. 151 und Fig. 14) besitzen je einen Kern und werden nicht freigesetzt. DRIESSEN et al. (l.c.) beschreiben abnorme Basidiosporenbildung und abnormes Keimverhalten von Basidiosporen bei *Puccinia boroniae*. DÖRFELT & RUSKE (l.c.) diskutieren das abweichende Keimverhalten der Basidien von *Hyalopsora aspidiotus* und vermuten, dass durch die Dikaryotisierung der Keimhyphen eine Infektion des Dikaryontenwirtes im Rahmen der Herausbildung einer Hemiform möglich ist, bei der die genetische Rekombination durch Karyogamie und Meiose erhalten bleibt.

4.5 Überwinterung des Haplonten

Wir haben keine überwinternden Haplonten feststellen können. Die Befallsbilder von *Pyrus communis* sind fast überall auf die Blattspreiten beschränkt. Befall von Blattstielen und Früchten fanden wir nicht. Es gibt jedoch Hinweise auf derartige Befallsbilder aus besonders niederschlagsarmen Regionen Mitteldeutschlands, z.B. mehrfach in Hausgärten bei Freyburg / Unstrut, wo die Früchte im Bereich der früheren Kelchblätter und auch Blatt- und Fruchtsiele befallen waren. Ein Fruchtbefallsbild ist bei HILBER & SIEGFRIED (2003) bildlich dargestellt.

Angaben zur abnormen Überwinterung des Haplonten von *Gymnosporangium sabinae* auf *Pyrus*-Arten beruhen auf den Untersuchungen in Topfkulturen von TUBEUF (1906, 1907). Die Originalabbildung (TUBEUF 1907), die GÄUMANN (1959) übernommen hat, zeigt allerdings auf *Pyrus*-Zweigen Aecien, die nicht mit den normalen Rostelien von *Gymnosporangium sabinae* übereinstimmen. Sie sind zylindrisch und ihre Peridien apikal nicht müthenförmig verbunden, sondern faserig aufgespaltet, so wie dies charakteristischerweise bei *Gymnosporangium confusum* der Fall ist, dessen Haplont auch auf *Pyrus*-Arten vorkommen kann. Auch BERNAUX (1956) fand abnorme Tumorbildung auf *Pyrus*-Zweigen durch den Haplonten von *Gymnosporangium sabinae* (ut *G. fuscum*). Nach beiden Autoren sterben befallene *Pyrus*-Zweige jedoch nach der Aecien-Bildung bald ab, der Pilz kann sich nicht dauerhaft auf dem Haplonten-Wirt etablieren.

5 Zusammenfassung

RUSKE, E.; DÖRFELT, H.: Studien zur Lebensgeschichte des Rostpilzes *Gymnosporangium sabinae*. – Hercynia N. F. 43: 277–298.

Gymnosporangium sabinae ist ein wirtschaftlich bedeutungsvoller, heterözischer Rostpilz, der an Birnbäumen beträchtliche Schäden verursachen kann. Sein Entwicklungszyklus wurde bereits im 19. Jahrhundert aufgeklärt. Die wichtigsten Wirtspflanzen in Europa sind für den Dikaryonten *Juniperus sabina* L. und für den Haplonten *Pyrus communis*. Der Pilz ist in Mitteleuropa im Wesentlichen eine Art der Kulturlandschaft. *Juniperus sabina* ist als Ziergehölz, *Pyrus communis* als Obstgehölz weit verbreitet, beide sind in Mitteleuropa nicht autochthon.

Die bei Reife auffallenden Telien enthalten neben dickwandigen, mit Basidien keimenden, auch dünnwandige Teliosporen, die oft mit Hyphen auskeimen. Im Extremfall keimen noch ungeteilte Teliosporen vor der Querwandbildung mit Hyphen. Karyologische Untersuchungen zeigen, dass die Keimung stets nach Karyogamie und Meiose in der Teliosporenzelle erfolgt. Die mit Hyphen keimenden Teliosporen sind in der Gallertmasse, die aus den verschleimenden Teliosporenstielen hervorgeht, eingebettet und können in diesem Substrat Mycelien bilden. Diese Masse tropft als Schleim von den befallenen Zweigen des Dikaryontenwirtes ab und gelangt häufig auf tieferliegende Zweige. Es wird angenommen, dass die Keimhyphen solcher Teliosporen nach somatogamer Dikaryotisierung den Dikaryontenwirt neu infizieren können.

Die Basidiosporen keimen mit Hyphen oder repetitiv mit Sekundärsporen.

6 Danksagung

Wir danken M. Huth und U. Richter (beide Freyburg/Unstrut) für die Mitteilung über abnorme Befallsbilder des Haplontenwirtes im Mitteldeutschen Trockengebiet und Fr. Dr. H. Heklau (Martin-Luther-Universität Halle) für Literaturrecherchen zur Einschleppung und Nutzung von *Juniperus sabina*. Prof. Dr. U. Braun gilt unser Dank für die Gesamtdurchsicht des Manuskriptes.

7 Literatur

- BAUER, R. (1986): Basidiosporenentwicklung und -keimung bei Heterobasidiomyceten. Teil A Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an keimenden Rostpilzbasidiosporen. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **99**: 67–81.
- BAUER, R.; OBERWINKLER, F. (1988): Nuclear degeneration during ballistospore formation of *Cronartium asclepiadeum* (Uredinales). – Botanica Acta **101**: 272–282.
- BERNAUX, P. (1956) Contribution à l'Etude de la biologie des *Gymnosporangium*. – Ann. Épiphyties, Ser. C **1**: 1–210.
- BARY, A. DE (1884): Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien. – Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- BLUMER, S. (1963): Rost- und Brandpilze auf Kulturpflanzen. – Gustav Fischer, Jena.
- BRANDENBURGER W. (1985): Parasitische Pilze an Gefäßpflanzen in Mitteleuropa. – Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- BRAUN, U. (1982): Die Rostpilze (Uredinales) der Deutschen Demokratischen Republik. – Feddes Repert. **93**: 213–331.
- DRIESSEN, S. A.; O'BRIEN, P. A.; HARDY, G. E. ST.-J. (2005): Morphology of the rust fungus *Puccinia boroniae* revisited. – Mycologia **97**: 1330–1334.
- DIETEL, P. (1889): Über das Vorkommen zweierlei Teleutosporen bei der Gattung *Gymnosporangium*. – Hedwigia **28**: 99–103.
- DIETEL, P. (1912): Über die Abschleuderung der Sporidien bei den Uredineen. – Mycologisches Centralblatt **1** (11): 355–359.
- DÖRFELT, H.; RUSKE, E. (2010): Studien zur Lebensgeschichte des Rostpilzes *Hyalopsora aspidiotus*. – Hercynia N.F. **43**: 71–83.
- FISCHER, E. (1892): Über *Gymnosporangium Sabinae* (DICKS.) und *Gymnosporangium confusum* (PLOWRIGHT). – Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten **1**: 193–208, 261–283.
- FRIES, E. M. (1829): Systema mycologicum: vol. 3. – Sumptibus Ernesti Mauriti, Gryphiswaldae [Greifswald].
- GÄUMANN, E. (1951): Pflanzliche Infektionslehre / Lehrbuch der allgemeinen Pflanzenpathologie für Biologen, Landwirte, Förster und Pflanzenzüchter. – Birkhäuser, Basel.
- GÄUMANN, E. (1959): Die Rostpilze Mitteleuropas. – Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Band 12. – Bümchler & Co., Bern.
- GOLD, R. E.; MENDGEN, K. (1984): Cytology of teliospore germination and basidiospore formation in *Uromyces appendiculatus* var. *appendiculatus*. – Protoplasma **119**: 150–155.
- GOLD, R. E.; MENDGEN, K. (1991): Rust basidiospore germlings and disease initiation. – In: COLE, G.T.; HOCH, C. (ed.): The fungal spore and disease initiation in plants and animals. – Plenum Press, New York.
- HANSEN, E. M.; PATTON, R. F. (1975): Types of germination and differentiation of vesicles by basidiospores of *Cronartium ribicola*. – Phytopathology **65**: 1061–1071.
- HEGI, G. [Begr.] (1935): Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, 2e. 2 Pteridophyta, Gymnospermae und Monokotyledones I; Bearb. BORGDOLT, E.; ZIMMERMANN J.; SUESSGUT, K. – J. F. Lehmanns, München.
- HEGI, G. [Begr.] (1981): Pteridophyta, Spermatophyta, Bd. 1, Teil 2, ed. 3. In: CONERT, H. J.; HAMANN, W.; SCHULTZE-MOTEL, W.; WAGENITZ, G. (eds.) – Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- HILBER, U. W.; SIEGFRIED, W. (2003): Gitterrost auf Birnbaum und Wacholder – Sanierungsmaßnahmen bei starkem Befall. Neuauflage 3/2003. – Eidg. Forschungsanstalt, Wädenswil.
- KIENITZ-GERLOFF, F. (1888): Die Gonidien von *Gymnosporangium clavaraeforme*. – Bot. Zeitung **46** (25): 390–393.
- KIRK, P. M.; CANNON, P. F.; MINTER, D. W.; STALPERS, J. A. (2008): Dictionary of fungi, ed. 10. – CAB International, Wallingford UK, Cambridge USA.
- KÖRNIGE, F. (1877): Mykologische Beiträge (Fortsetzung). – Hedwigia **16**: 17–31.
- KREISEL, H. (1988): Die Gattungen der Großpilze Europas – In: MICHAEL, E.; HENNIG, B.; KREISEL, H.: Handbuch für Pilzfreunde, Bd. 6, ed. 2. – Gustav Fischer, Jena.

- LEYSER, F. W. VON (1783): Flora Hallensis exhibens plantas circa Halam Salicam crescentes secundum systema sexuale Linneanum distributas, ed. 2. – C. G. Taeubel, Hallae Salicam [Halle /Saale].
- LOZÁN, J. L.; KAUSCH, H. (1998): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler, ed. 2. – Paul Parey, Berlin.
- MENDGEN, K. (1983): Development and physiology of teliospores. – In: BUSHNELL, Q. R. (ed.): The Cereal Rust. – Tampa, Acad. Pr., 375–398.
- METZLER, B. (1982): Untersuchungen an Heterobasidiomyceten (23): Basidiosporenkeimung und Infektionsvorgang beim Birnengitterrost. – Phytopath. Z. **103**: 126–138.
- MICHELLI, P. A. (1729): Nova plantarum genera iuxta Tournefortii methodum disposita. – Bernardi Paperini, Florentiae [Florenz].
- MIMS, C. W. (1977/a): Fine structure of basidiospores of the cedar apple rust fungus *Gymnosporangium juniperi-virginiae*. – Can. J. Bot. **55**: 1057–1063.
- MIMS, C. W. (1977/b): Ultrastructure of teliospore formation in the cedar apple rust fungus *Gymnosporangium juniperi-virginiae*. – Can. J. Bot. **55**: 2319–2329.
- MIMS, C. W. (1980): Ultrastructure of teliospore germination and basidiospore formation in the rust fungus *Gymnosporangium clavipes*. – Can. J. Bot. **59**: 1041–1049.
- MIMS, C. W.; SEABURY, F.; THURSTON, E. L. (1974): Fine structure of teliospores of the cedar-apple rust *Gymnosporangium juniper-virginianae*. – Can. J. Bot. **53**: 544–552.
- MIMS, C. W.; THURSTON (1979): Ultrastructure of teliospore formation in the rust fungus *Puccinia podophylli*. – Can. J. Bot. **57**: 2533–2538.
- PERSON, CH. H. (1794): Neuer Versuch einer systematischen Einteilung der Schwämme. – Neues Magazin für die Botanik in ihrem ganzen Umfang, Zürich **1**: 63–128.
- PERSON, CH. H. (1801): Synopsis methodica fungorum. – APVD Henricum Dietrich, Gottingae [Göttingen].
- SĂVULESCU, T. (1953): Monografia Uredinalelor din republica Populară Română. – ed. Academiai Reipublicae Populare Romanicae [ohne Verlagsort].
- SCHÜTT, P.; LANG, K. J.; SCHACK, H. J. (1984): Nadelhölzer in Mitteleuropa. – Gustav Fischer, Jena.
- TUBEUF, C. VON (1891): Generations- und Wirthswechsel unserer einheimischen *Gymnosporangium*-Arten und die hierbei auftretenden Formveränderungen. – Centralblatt für Bacterien und Parasitenkunde **9**: 89–98, 167–171.
- TUBEUF, C. VON (1906): Überwinterung des Birnenrostes auf dem Birnbaum. – Naturwiss. Z. Land- u. Forstwirtschaft **4**: 150–152.
- TUBEUF, C. VON (1907): Perennieren des Äcidienmycels vom Birnenrostpilz. – Naturwiss. Z. Land- u. Forstwirtschaft **5**: 217–219.
- WALTER, H.; BRECKLE, S.-W. (1994): Ökologie der Erde, Bd. 3, Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Sibiriens. – Gustav Fischer, Stuttgart, Jena.

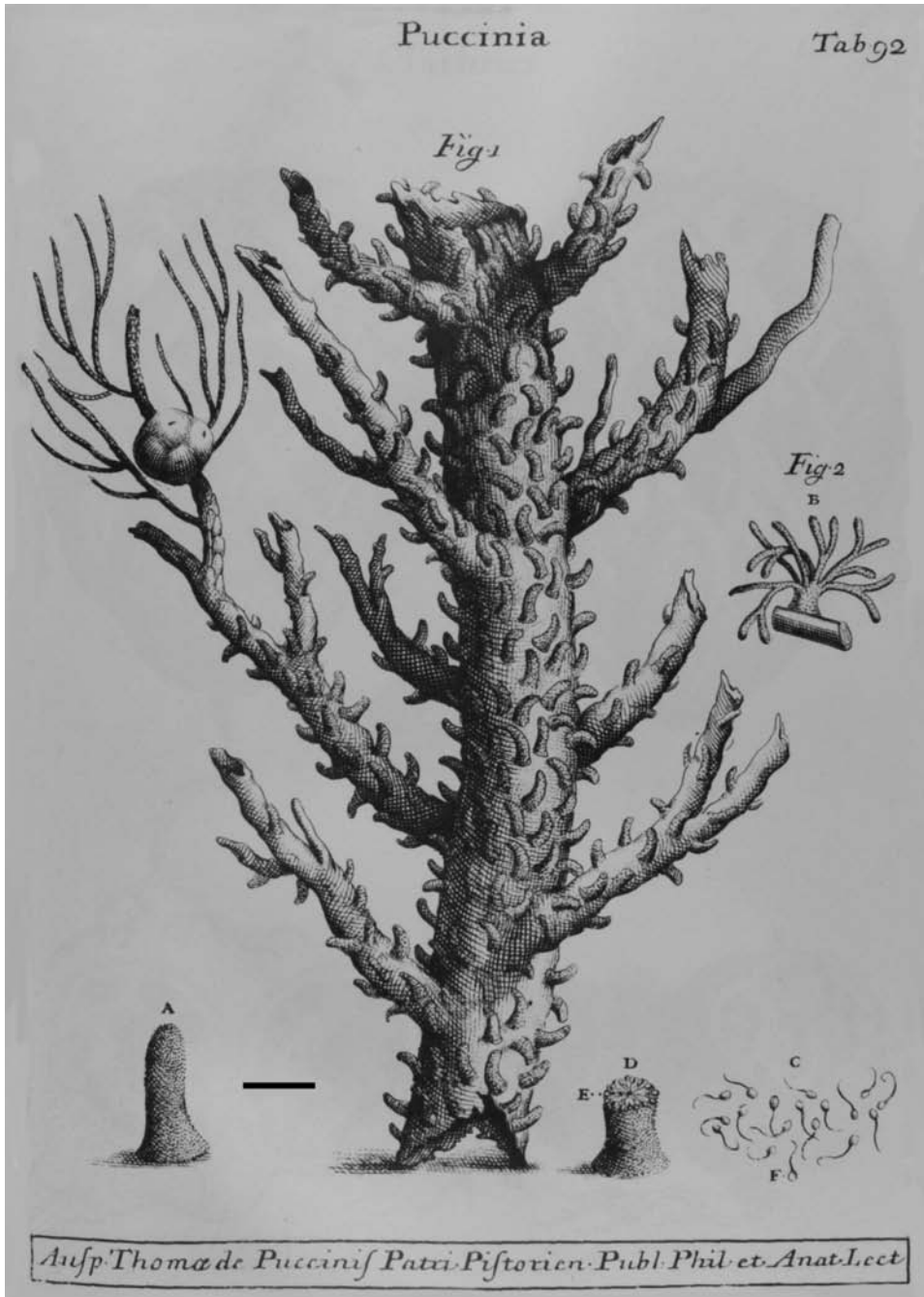
Manuskript angenommen: 10. September 2010

Anschriften der Autoren:

Dr. Erika Ruske
 Wilhelm-Stade-Str. 4
 D–07749 Jena
 Germany
 E-Mail: Erika.Ruske@t-online.de

HD Dr. habil. Heinrich Dörfelt (corresponding author)
 Friedrich-Schiller-Universität, Institut für Mikrobiologie; Mikrobielle Phytopathologie
 Neugasse 25
 D–07743 Jena
 Germany
 E-Mail: Heinrich.Doerfelt@t-online.de

Anhang

MICHELI (1729) – Darstellung des Genus *Puccinia*. Maßstab 1 cm des Originals