

**BEOBACHTUNGEN ÜBER DURCH  
PILZINFEKTION VERURSACHTE  
ANTHOCYANINBILDUNG**

VON

**THEODOR LIPPMAN**

---

TARTU 1927



## I. Einleitung.

Mehrere Autoren — Wakker<sup>1)</sup>, Ludwig<sup>2)</sup>, Lüdi<sup>3)</sup>, Tubeuf<sup>4)</sup>, Sorauer<sup>5)</sup>, Gertz<sup>6)</sup> — haben vorübergehend wertvolle Beobachtungen über die durch Pilzinfektion verursachte Anthocyaninbildung gemacht, ohne sich jedoch mit dieser Frage speziell zu befassen. Während meiner Untersuchungen betreffend die Pigmenttypen der höheren Pflanzen sammelte ich gleichzeitig Material über Anthocyaninbildung infolge von pathologischen Veränderungen, wobei ich mir die Frage stellte, ob zwischen dem Pigmenttypus einer Pflanze und der Anthocyaninbildung infolge von Infektion irgendwelche Beziehungen bestünden.

Wenn zum Beispiel eine Pflanze in ihren Assimilationsorganen normalerweise nie Anthocyanin bildet, sich also wie ein Vertreter des *Botrychium lunaria*-Typus — [000] — verhält, so konnte man vermuten, dass eine derartige Pflanze auch infolge von Pilzinfektion nie Anthocyanin bildet. Andererseits erschien es höchst wahrscheinlich, dass eine solche Anthocyaninbildung bei den Vertretern des *Populus tremula*-Typus A [1(1)1] sehr verbreitet sei<sup>7)</sup>.

---

1) Wakker, J. H., Untersuch. über d. Einfl. parasit. Pilze auf ihre Nährpflanze, Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1892.

2) Ludwig, F., Verhandl. d. botan. Vereins d. Provinz Brandenburg, 31 (1889) p. 11.

3) Lüdi, R., Beiträge zur Kenntnis d. Chytridiaceen, Hedwigia, 40 (1901) pp. 1—44.

4) Tubeuf, K., Freiherr von, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht, Berlin 1895.

5) Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Berlin 1886, Bd. I, p. 324.

6) Gertz, O., Studier öfver Anthocyan, Lund 1906.

7) Ich halte es für notwendig, die in dieser Arbeit erwähnten Pigmentkombinationen mit einigen Worten zu charakterisieren: *Botrychium lunaria*-Typus: [000]. Sowohl die jungen und erwachsenen als die alternden Assimilationsorgane sind stets frei von roten Pigmenten. *Saxifraga tridactylitis*-Subtypus: i A [111]. Permanentrote Formen gewöhnlich grüner Pflanzen. Die gesteigerte Anthocyaninbildung ist eine direkte Reaktion auf die ungünstigen Aussen-

Auch war es notwendig, Beobachtungen bei Formen anzustellen, die sich von dem betreffenden Normaltypus durch den Mangel des Vermögens Anthocyanin zu bilden unterscheiden. Können derartige Pflanzen (Albinos) bei Pilzinfektion Anthocyanin bilden? Der Fleckenbildung ist besonders bei den *Fungi imperfecti* ein taxonomischer Wert beigelegt worden. Deshalb erschien es wichtig, die Bildung der Farbringe näher zu verfolgen, um die Bedingungen festzustellen, unter denen sich diese vollzieht. Schon oberflächliche Beobachtungen hatten gezeigt, dass die Ringbildung verschieden verlaufen kann. Es war von Interesse, die hier vorliegenden typischen Fälle näher zu untersuchen.

Meinen tiefsten Dank spreche ich an dieser Stelle Herrn Professor Dr. J. Ivar Liro in Finnland (Helsinki) aus für sein freundliches Entgegenkommen bei der Kontrolle bzw. Bestimmung vieler Proben von Pilzarten, die in dieser Arbeit erwähnt werden. Einige Fälle von Anthocyaninbildung infolge von Pilzinfektion wurden mir durch die Aufmerksamkeit von Herrn Mag. Elmar Lepik (Tartu) bekannt.

## II. Angaben über Anthocyaninbildung bei den untersuchten Arten.

### *Nephrodium dryopteris* (L.) Mchx.

Diese Pflanze verhält sich wie [000], also bilden ihre Blätter nie rote Zellsaft- oder Plastidenpigmente. *Hyalospora polypodii*

bedingungen. *Populus tremula*-Typus: A [1 (1) 1]. Sowohl die jungen als die alternen Blätter enthalten roten Zellsaft, während das grüne Zwischenstadium das Vermögen zur Anthocyaninbildung besitzt. *Anemone nemorosa*-Typus: A [1(1)(1)]. Die jungen Blätter enthalten Anthocyanin, erwachsene und alternde Blätter sind in der Regel anthocyaninfrei, besitzen jedoch das Vermögen Anthocyanin zu bilden. *Betula verrucosa*-Typus: A [1 (1) 0]. Die jungen Blätter führen Anthocyanin, die erwachsenen sind grün und besitzen anfangs noch das Vermögen Anthocyanin zu bilden. Nachher verschwindet dieses, weshalb die Herbstblätter stets gelb gefärbt sind. *Primula officinalis*-Typus: A [000]. Die Pflanzen besitzen das Vermögen in gewissen Teilen (Stengel etc.) Anthocyanin zu bilden, ihre Blattspreiten jedoch nicht. *Rhododendron dahuricum*-Typus: A [1 (1) 1 . . 1]. Mehrjährige Assimilationsorgane, die in dem Jugendstadium, während der Winterruhe und vor dem Absterben Anthocyanin enthalten. (Aus Th. Lippman, Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta, Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis, Tartu 1926, Vol. I. p. 71 + 229.)

*dryopteridis* (Moug. et Nestl.) Magnus ruft bei *N. dryopteris* bräunlichgelbe Flecke an den infizierten Stellen der Blattspreite hervor. Die gelbliche Farbe ist durch Chlorophyllschwung verursacht. Rote Pigmente werden nicht gebildet. (16. 6. 1925.)

### *Majanthemum bifolium* (L.) F. M. Schmidt.

Obwohl diese Pflanze das Vermögen besitzt, in den Blattstielen und im Stengel in subepidermalen Zellen Anthocyanin zu bilden, ist die Blattspreite stets anthocyaninfrei und bei alternen Blättern gelb gefärbt; sie verhält sich also wie A [000].

*Ramularia rubicunda* Bresad. verursacht Fleckenbildung. Die gelbliche Zone, die das abgestorbene zentrale Gewebe umgibt, enthält Xanthoplasten.<sup>1)</sup> Anthocyanin wird in dieser Zone nie gebildet.

### *Urtica dioeca* L.

Junge Blätter dieser Pflanze bilden Anthocyanin in den Epidermiszellen, zum Teil auch in den Mesophyllzellen der Spreite. Nachher ergrünen die Blätter; die alternden Blätter sind gelb. Das Vermögen Anthocyanin zu bilden wird bis zum Absterben der Blätter beibehalten. Häufige Pigmentkombination: A [1 (1) (1)].

*Puccinia caricis* (Schum.) Rebent. ruft Hypertrophie des Blattgewebes der Nährpflanze hervor. Die Aecidienlager sind auf der Blattoberseite flach und enthalten hier gewöhnlich nur wenig Anthocyanin. Auf der Blattunterseite ist das Blattgewebe zwischen den Aecidien und in der nächsten Nähe des Aecidienlagers violettrot gefärbt. Anthocyanin führen hier Epidermiszellen, zum Teil auch — an stärker hypertrophierten Stellen — die Palissadenzellen und die Zellen des Schwammparenchyms. (17. 4. 1925, Bot. Gart. Tartu.)

Es ist sicher, dass das Anthocyanin sich in der Nähe der infizierten Stellen viel länger hält als in den unberührten. Also ist der violettrote Saum grösstenteils dadurch entstanden, dass die vorher violettrote Blattunterseite ihre Färbung hier beibehalten hat, während die übrigen Teile der Spreite grün geworden sind. Dass jedoch auch Neubildung von Anthocyanin stattfindet, ist u. a. daraus deutlich zu ersehen, dass das Mesophyll hier auch in mitt-

1) Lippman, Th., Sur les Hématocarotinoïdes et les Xanthocarotinoïdes, C. R. Acad. Sc. Paris, 182 (1926) p. 1350—1352.

leren Teilen der Spreite anthocyaninführend auftritt, während dieses bei den „Frühlingsblättern“ nur am Blattrande stattfindet.

### *Rumex acetosa* L.

Die jungen und die alternden Blätter bilden reichlich Anthocyanin in den Epidermis- und Mesophyllzellen. In letzterem Gewebe sind gewöhnlich nur die zentralen Zellschichten pigmentfrei. Häufige Pigmentkombination: A [1(1)1].

*Ramularia pratensis* Sacc. ruft Fleckenbildung hervor. Die kleinen, einige mm messenden Flecke sind in den abgestorbenen zentralen Teilen trockenhäutig, bräunlich. Das umgebende, noch lebende Blattgewebe ist bräunlichviolett gefärbt. Die Fleckenbildung verläuft hier folgendermassen. Auf grüner Blattfläche bildet sich zunächst ein gleichmässig bräunlichrot gefärbtes, unscharf konturiertes Fleckchen, das erst später, infolge Absterbens des zentralen Gewebes, sich vergrössert und ringförmig wird. Also bilden die umgebenden Zellen nach und nach Anthocyanin, während die zentralen, bereits anthocyaninführenden, absterben. Deshalb ist der braunrote bis bräunlichviolette Saum nach innen zu scharf begrenzt. Anthocyanin führen besonders reichlich Epidermiszellen. Am äusseren Rande des Ringes bilden sie sogar den ausschliesslichen Sitz des violettroten Zellsaftes, während die inneren Teile des Ringes auch in den Palissadenzellen und den Zellen des Schwammparenchyms reichlich Anthocyanin führen. (12. 8. 1923, unw. Tartu.)

### *Rumex acetosella* L.

Die jungen und alternden Blätter verhalten sich so wie bei der vorigen Art, auch ist die Pigmentlokalisation wie bei dieser.

*Ramularia pratensis* Sacc. ruft hier ebensolche Fleckenbildung wie bei *R. acetosa* hervor. Alles dort Gesagte bezieht sich auch auf den vorliegenden Fall. (26. 8. 1923, nahe Tartu.)

### *Polygonum bistorta* L.

Diese Pflanze führt in ihren jungen Blättern oft Anthocyanin, wobei die Spreite braunrot erscheint. Anthocyanin enthalten vorwiegend die Epidermiszellen, zum Teil jedoch auch das Mesophyll. Gewöhnliche Pigmentkombination: A [1 (1) (1)].

*Ovularia bistortae* (Fuck.) Sacc. bildet bis 1 cm grosse Flecke, die in den mittleren Teilen trocken und gebräunt sind und

hier zuletzt nicht selten durchbrochen werden. Dieser gebräunte Teil ist von einem lebhaft violettrot bis braunrot gefärbten, 1—2 mm breiten Saume umgeben. Dieser ist nach innen zu scharf, nach aussen verschwommen abgegrenzt. Die Entstehung und Grössenzunahme des Fleckes verläuft hier ganz so wie bei den Flecken, die durch *Ramularia pratensis* auf *Rumex acetosa* hervorgerufen werden. Oft vergilbt die Blattspreite in der Nähe der Flecke. Was die Anthocyaninbildung betrifft, so beginnt sie stets in der Epidermis, weshalb in dieser die Zellen mit violettrotem Inhalt zentrifugal am weitesten reichen. Die Schliesszellen sind anthocyaninfrei, die diese umgebenden Epidermiszellen führen oft besonders reichlich Anthocyanin. In den inneren Teilen des violettroten Ringes führen auch die Palissadenzellen reichlich Anthocyanin. (27. 7. 1923, 14. 6. 1925, nahe Tartu.)

### *Anemone nemorosa* L.

Im Frühling führen Exemplare dieser Art von gut belichteten Standorten oft mehr oder minder reichlich Anthocyanin. In der Spreite der Hüll- und Laubblätter findet sich Anthocyanin vorwiegend in den Epidermiszellen. Besonders am Blattrande führen auch subepidermale Zellen den violettroten Zellsaft. Das Vermögen Anthocyanin zu bilden wird bis zum Absterben der Blätter beibehalten, wenschon die Blätter im Sommer grün, vor dem Vertrocknen aber gelb sind. Beobachtete Pigmentkombinationen: A [1(1)(1)], A [(1)(1)(1)].

*Pycnochytrium anemones* (De Bary et Woronin) Woronin ruft Bildung von kleinen Blattgallen hervor, die als violettrote, fast schwarze, kleine hervortretende Wärzchen sowohl auf dem Stengel als auf der Blattunterseite auftreten. Da, wo sie sich auf den Stengelteilen oder Blattstielen befinden, hat eine Hypertrophie der primären Rinde stattgefunden, auch haben sich die Epidermiszellen — besonders jene, die den Pilz enthalten — sehr merklich vergrössert. Besonders reich an karmin- bis violettrotem Zellsaft sind die Epidermiszellen, doch auch das subepidermale Gewebe führt in der Nähe der infizierten Stellen Anthocyanin.

Wo die Gallen auf der Blattspreite sich befinden, haben die Epidermiszellen beträchtlich an Grösse zugenommen, so dass die Epidermis hier oft von dem tieferliegenden Mesophyll durch grosse Interzellulare getrennt ist. Anthocyanin führen hier stets die Epi-

dermiszellen, die den Parasit enthalten, ebenso die benachbarten Zellen (Fig. 1). An besonders stark befallenen Stellen führen auch die in der Nähe befindlichen Mesophyllzellen Anthocyanin. (27. 4. 1925, nahe Tartu.)

*Puccinia fusca* (Pers.) Winter ruft bei *Anemone nemorosa* ähnliche Veränderungen hervor wie *Uromyces alchemillae* bei *Alchemilla*: auch hier verlängern sich die Blattstiele beträchtlich, wobei es auch in diesem Falle in den infizierten Stellen nie zu einer Anthocyaninbildung kommt, obwohl die Blattspreite ohne Zweifel bei den untersuchten Exemplaren das Vermögen dazu besass, was

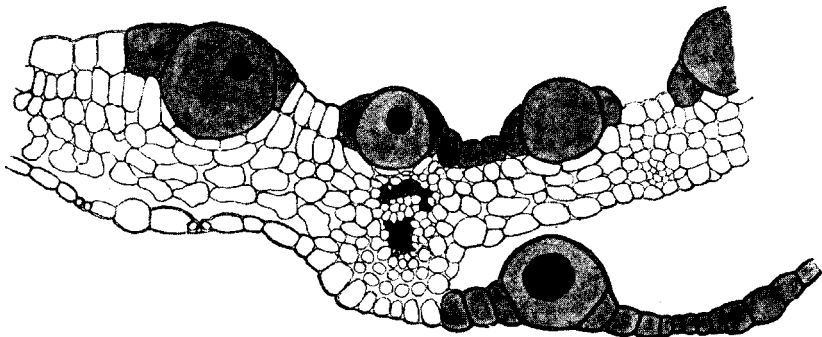


Fig. 1. Blattquerschnitt von *Anemone nemorosa* mit *Pycnochytrium anemones* in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite. Die infizierten Epidermiszellen, ebenso die diese umgebenden Zellen, enthalten karmin- bis violett-roten Zellsaft. Vergr. 95 mal.

unter anderem daraus hervorging, dass auf denselben Blättern zusammen mit *Puccinia fusca* nicht selten *Pycnochytrium*-Gallen auftraten, die reichlich Anthocyanin enthielten.

Die Teleutosporenlager sind auf der Blattoberseite als gelbliche Flecke angedeutet. Das Blattgewebe ist hier hypertrophiert, jedoch ist das Palissadenparenchym nur schwach ausgebildet, auch sind die Interzellulare in dem infizierten Gewebe grösser als in dem unberührten. (27. 4. 1925, Vasula, nahe Tartu.)

### *Ranunculus auricomus* L.

Diese Pflanze, die sich wie A[1(1)0] verhält, führt in den jungen Blättern Anthocyanin in den Epidermiszellen und den peripheren Mesophyllzellen.

Die die schwarzen Sporenmassen enthaltenden Brandpusteln von *Tubercinia ranunculi-auricomi* Liro an den Blättern,

Blattstielen und Stengeln von *R. auricomus* sind schön rötlichviolett gefärbt. Da die Pflanze zu dieser Zeit bereits grün ist (nur der Stengel und die Blattstiele enthalten zum Teil noch Anthocyanin), und da andererseits die Blätter auch im Frühjahr nur selten so viel Anthocyanin enthalten wie die infizierten Stellen im Sommer, so unterliegt es gar keinem Zweifel, dass hier eine Anthocyaninbildung, die durch die Infektion ausgelöst ist, stattfindet. Hierbei bildet sich Anthocyanin reichlich in 1—3 subepidermalen Parenchymschichten, die Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft (Fig. 2). (17. 5. 1925, Kärkna, nahe Tartu.)

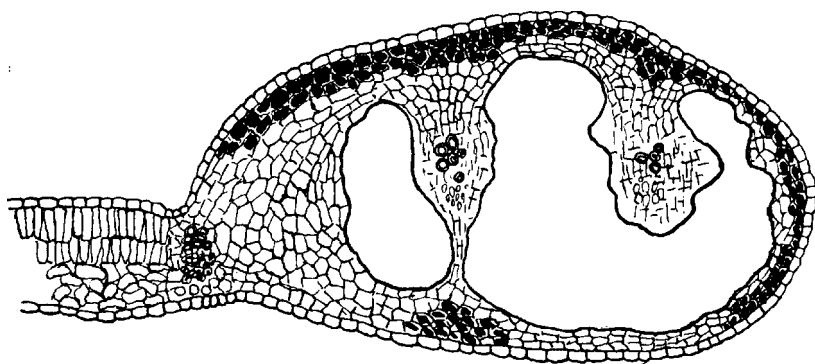


Fig. 2. Querschnitt durch den Blattrand von *Ranunculus auricomus*, *Tubercinaria ranunculi auricomi* enthaltend. Die Brandsporen sind nicht eingezeichnet worden; sie erfüllen die unregelmässigen Hohlräume, die auf der Abbildung zu sehen sind. Die anthocyaninführenden Zellen sind besonders reichlich in dem subepidermalen Gewebe der Blattoberseite. Vergr. 40 mal.

*Uromyces poae* Rab. bildet auf *R. auricomus* einige mm breite rundliche Aecidienlager, die auf der Blattoberseite als gelbliche, ebene Flecke bemerkbar sind. Diese Färbung wird durch den gelben Inhalt verursacht, der allen Teilen des Pilzes eigen ist. Bemerkenswert ist, dass die noch lebenden infizierten Pflanzenteile hier nie Anthocyanin enthalten. (20. 5. 1925, nahe Tartu.) Es wurden auch Blätter beobachtet, wo einzelne Blattzipfel von *Tubercinaria* befallen waren, andere aber von *Uromyces*. Während in den *Tubercinaria*-Pusteln sich reichlich Anthocyanin gebildet hatte, waren jene Blatteile, die die Aecidien und Spermogonien von *Uromyces poae* führten, stets anthocyaninfrei. Bemerkenswert ist, dass das hypertrophierte Blattgewebe bei *Tubercinaria* gleichfalls

sehr stärkereich ist, während dieses in den *Uromyces*-Lagern nur wenig Stärke enthält. (17. 5. 1925, Kärkna, nahe Tartu.)

### *Ranunculus cassubicus* L.

Diese *Ranunculus*-Art verhält sich der vorigen sehr ähnlich, nur ist bei *R. cassubicus* das Anthocyanin stets subepidermal lokalisiert. Von *Uromyces poae* R a b. befallene Blatteile verdanken ihre gelbe Färbung dem Pilze, Anthocyanin wird nicht gebildet. (28.5. 1923, Pühajärv.)

### *Hepatica triloba* L.

Überwinterte Blätter sind auf der Blattunterseite rötlichviolett gefärbt, auf der Blattoberseite aber mehr braunrot. Anthocyanin führen reichlich die Epidermiszellen der Blattunterseite, die Palissadenzellen und zum Teil auch das Schwammparenchym. Die obere Epidermis ist in der Regel anthocyaninfrei, kann jedoch zuweilen auch Anthocyanin enthalten. Im Sommer werden die Blätter oft auch auf der Unterseite grün. In der Umgebung der Stellen, in denen sich *Septoria hepaticae* Desm. befindet, wird der Anthocyaningehalt beibehalten und wohl auch vergrößert. Die braun- bis violettrote Zone um die durchscheinenden braunen abgestorbenen zentralen Teile der Flecke ist hier verhältnismässig breit (1 bis 10 und mehr mm) und sehr unregelmässig. Stets ist dieser Saum schmaler an den Teilen des Fleckes, die der Anheftungsstelle des Stengels zugewandt sind — an der entgegengesetzten Seite erreicht die anthocyaninführende Zone oft den Blattrand. Violettroten Zellsaft führen reichlich die Mesophyllzellen (bes. die Palissadenzellen) und zum Teil auch die Epidermiszellen. (28.5. 1923, Pühajärv.)

### *Berberis vulgaris* L.

Diese Pflanze tritt gewöhnlich als A [1(1)1] auf. In ihren „Frühlingsblättern“ führt sie Anthocyanin in den Zellen des Schwamm- und Palissadenparenchyms. Auch Epidermiszellen enthalten oft Anthocyanin. In den roten Herbstblättern dagegen ist das Anthocyanin subepidermal (in den Palissadenzellen) lokalisiert.

Die Aecidienlager von *Puccinia graminis* Pers. sind auf der Blattoberseite oft karminrot gefärbt; in diesen geröteten Teilen ist das Chlorophyll grösstenteils abgebaut. Eine schmale gelbliche

Zone umgibt oft den mittleren roten Teil des Fleckes. Besonders reichlich enthalten Anthocyanin die Zellen des Palissadenparenchyms und zum Teil auch die des Schwammparenchyms, während die Epidermiszellen nur stellenweise Anthocyanin führen. (24.6. 1923, Bot. Gart. Tartu.)

### *Ribes alpinum* L.

Junge Blätter führen nicht selten Anthocyanin in den Epidermiszellen. Das Mesophyll ist stets pigmentfrei. Da den Herbstblättern, nach den vorliegenden Beobachtungen zu urteilen, das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht mehr eigen ist, so treten hier oft die Pigmentkombinationen A [1(1)0] und A [(1)(1)0] auf.

*Melampsora ribesii auritae* Klebahn verursacht Flecke, die auf der Blattoberseite gelb, rötlichgelb bis rot gefärbt sind. Am Anfang der Infektion sind die einige mm breiten runden Flecke bräunlichrot bis gelblich gefärbt; sie führen in den geröteten Teilen epidermal lokalisiertes Anthocyanin. Nachher vergrößern sich die Flecke beträchtlich. Die rötliche Farbe wird gewöhnlich nur in den zentralen Teilen beibehalten. Eine Neubildung von Anthocyanin findet nicht statt. (19. 5. 1925, unw. Tartu.)

### *Ribes nigrum* L.

Diese *Ribes*-Art verhält sich der vorigen sehr ähnlich. Auch hier führen junge Blätter epidermal lokalisiertes Anthocyanin.

*Puccinia ribesii caricis* Kleb. ruft Hypertrophie des Blattgewebes an den Stellen hervor, wo sich die Aecidienlager befinden. Diese Stellen sind auf der Blattoberseite gelblich gefärbt, nur die zentralen Teile sind violettrot, oder aber der ganze Fleck ist violettrot. Nur Epidermiszellen enthalten Anthocyanin. (2. 7. 1923, Haaslava; 15. 5. 1925, Raadi.)

### *Pirus aucuparia* (L.) Gaertn.

*P. aucuparia* verhält sich wie A [1(1)1] oder auch wie A [(1)(1)1]. Die jungen Blätter enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen, das subepidermale Gewebe führt nur stellenweise Anthocyanin, besonders am Blattrande und in der Nähe grösserer Gefässbündel. Die schön gefärbten roten Herbstblätter enthalten Anthocyanin in ganz anderer Lokalisation: die Epidermiszellen sind farblos, das Palissadenparenchym führt violett- bis rosaroten Zellsaft.

Das Blattgewebe ist an den Stellen, wo sich die Aecidien von *Gymnosporangium juniperinum* (L.) Fr. befinden, hypertrophiert und erscheint auf der Blattunterseite gelblich. Auf der entgegengesetzten Fläche ist dieser Teil orange bis rötlich, oder auch karminrot. Dieser etwas emporgehobene Teil ist von einem einige mm breiten karminroten Hof umgeben, der sich dem Blattrande zu oft bis zu diesem erstreckt. Die Orangefärbung der zentralen Teile wird durch den Pilz verursacht. Wo die Färbung mehr rötlich ist, rührt dieses vom Anthocyaningehalt der Palissadenzellen her. Die Epidermiszellen führen stets farblosen Zellsaft. Ganz ebenso ist die Pigmentlokalisation in dem roten Saum der Flecke. Die infizierten Zellen führen anstatt Chloroplasten Xanthoplasten. (26. 8. 1923, unw. Tartu; 25. 8. 1925, Vägeva.) Es ist bemerkenswert, dass die Aecidienlager, ebenso der diese umgebende Saum, an stark beschatteten Blättern gelb sind. Lichtmangel hat hier die Anthocyaninbildung verhindert. Die Veränderungen im Blattgewebe, die der Pilz verursacht, sind also an sich noch nicht ausreichend, um die Pigmentbildung auszulösen.

### *Fragaria vesca* L.

Die jungen Blätter führen bei Pflanzen gut belichteter Standorte oft ansehnliche Anthocyaninmengen. Noch viel beträchtlicher sind diese in den alternden Blättern. In beiden Fällen befindet sich der rote Zellsaft in den Palissaden- und Epidermiszellen, zum Teil auch im Schwammparenchym. Die Pflanze verhält sich gewöhnlich wie A [1(1)1], doch auch A [(1)(1)(1)] wurde beobachtet.

*Septoria fragariae* Des m. ruft auf den Blättern von *F. vesca* Fleckenbildung hervor. Der braune, bereits abgestorbene innere Teil des Fleckes ist von einem einige mm breiten braunroten Saum umgeben. Dieser führt Anthocyanin in den Epidermis- und Mesophyllzellen. (6. 8. 1924, Saadjärv, unw. Tartu.)

### *Geum rivale* L.

Die jungen überwinterten, ebenso die alternden, Blätter von *G. rivale* führen reichlich Anthocyanin. Im Sommer sind die Blätter grün, besitzen jedoch das Vermögen Anthocyanin zu bilden. Häufigste Pigmentkombination: A [1(1)1]. In den jungen, ebenso den alternden, Blättern findet sich Anthocyanin besonders reichlich in

den peripheren Mesophyllschichten, ausserdem in den Epidermiszellen.

*Ramularia gei* (Eliasson) Lindr. (= Liro) ruft Anthocyaninbildung bei den grünen Blättern hervor. Die Flecke sind gewöhnlich rundlich, bis 1 cm gross, in den mittleren Teilen bräunlich, durchscheinend und von einem violettschwarzen Saum umgeben, dessen Färbung nach aussen zu allmählich verblasst. Am weitesten reichen die anthocyaninführenden Zellen in der Palissadenschicht. Die Epidermiszellen führen violettroten Zellsaft nur in den besonders intensiv gefärbten Teilen des Anthocyaninringes. (8. 7. 1923, Elva.)

#### *Ulmaria pentapetala* Gil.

Die jungen Blätter dieser Pflanze, die gewöhnlich als A [1(1)1] auftritt, führen reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen (im Blattstiel auch in subepidermalen Zellen). Die Herbstblätter enthalten nur wenig Anthocyanin in den Epidermiszellen, dagegen reichlich in den Palissadenzellen und zum Teil auch in dem Schwammparenchym.

*Septoria ulmariae* Oude m. ruft Entstehung von Flecken hervor, wobei reichliche Anthocyaninbildung bei gleichzeitiger Abnahme an Chlorophyllgehalt stattfindet. Die Flecke treten als kleine, rötliche, ca 1 mm breite Punkte auf, die sich allmählich vergrössern, gleichzeitig aber eine tiefere Färbung annehmen. Zuletzt vertrocknen die zentralen Teile, und es entsteht so ein Ring anthocyaninführender Zellen. In den jüngeren Flecken ist fast nur die Epidermis anthocyaninführend. In den älteren Flecken dagegen tritt der violettrote Zellsaft oft in sämtlichen Mesophyllzellen auf, wobei dann die Epidermiszellen nur wenig Anthocyanin enthalten. (24.6. 1924, nahe Tartu.)

#### *Alchemilla vulgaris* L. *pastoralis* Bus.

Bei dieser Art besitzen die Blätter während der ganzen Vegetationsperiode das Vermögen Anthocyanin zu bilden. Während in den jungen Blättern der Farbstoff sich vorwiegend in den Epidermiszellen befindet und nur ein Teil der Mesophyllzellen roten Zellsaft aufweist, führen die rot gefärbten alternden Blätter mehr Anthocyanin in dem Mesophyll, jedoch stets auch in vielen Epidermiszellen. Beobachtet wurden die Pigmentkombinationen A [1(1)1] und A [(1)(1)(1)].

*Ovularia haplospora* (Spegazz.) P. Magnus ruft bei den

grünen Blättern von *A. pastoralis* Anthocyaninbildung hervor. Die Flecke sind ca 3—8 mm breit, in den mittleren Teilen abgestorben und von einem 1—2 mm breiten schwarzroten Saum umgeben, der an das abgestorbene Gewebe scharf grenzt, auf der anderen Seite aber mehr verschwommen ist. In den geröteten Teilen zeigt die Blattspreite unveränderten Blattbau. Anthocyanin enthalten reichlich die Palissadenzellen; das Schwammparenchym, ebenso die Epidermiszellen auf der Blattober- und Unterseite enthalten nur stellenweise roten Zellsaft, die ersteren besonders in der Nähe der Gefässbündel. Die Schliesszellen sind stets anthocyaninfrei, auch wenn die Epidermiszellen durchgehend Anthocyanin enthalten. (18.6. 1923, Kaagvere; 3.6. 1925, unw. Tartu; 19.6. 1925, Vägeva.)

Die Blätter, die die orangegelben Sporenlager von *Uromyces alchemillae* (P e r s.) L é v. tragen, besitzen einen eigenartigen Habitus, wodurch sie schon von weitem kenntlich sind: die Blattstiele sind aufrecht, ihre Länge beträgt oft 15—20 cm, während die Spreite merklich kleiner ist als bei unbefallenen Blättern. Es ist sehr bemerkenswert, dass die infizierte Blattspreite hier nie Anthocyanin enthält. Dies ist noch deshalb auffällig, weil *Ovularia haplospora* zur gleichen Zeit reichliche Anthocyaninbildung verursacht. (18. 6. 1923, Kaagvere.)

### *Geranium palustre* L.

*G. palustre* tritt gewöhnlich in Estland als A[1(1)1] auf. Die jungen Blätter führen Anthocyanin reichlich in den Epidermiszellen, ausserdem in den peripheren Mesophyllschichten. Besonders anthocyaninreich sind jedoch diese letzteren bei den Herbstblättern.

*Septoria geranii* R o b. e t D e s m. ruft Fleckenbildung hervor, die dadurch verursacht wird, dass der 1—2 mm breite abgestorbene innere Teil von einem ungefähr ebenso starken Saume umgeben wird, der braun- bis violettrot gefärbt ist. Anthocyanin führen hier die peripheren Schichten des Palissaden- und Schwammparenchyms, zum Teil auch die Epidermiszellen. (20. 6. 1924, unw. Tartu.) Eben solche Anthocyaninlokalisierung fand ich in den Flecken, die durch *Ramularia geranii* (W e s t e n d.) F u c k. verursacht waren. (6. 8. 1924, Saadjärv.) *Uromyces geranii* (D C.) W i n t e r ruft ebenfalls Anthocyaninbildung hervor. Die Aecidienlager, die sich auf hypertrophierten Teilen der Blattspreite befin-

den, sind auf der unteren Seite der Blätter weisslichrosa bis weisslich, dagegen ist die entsprechende, gewöhnlich vertiefte Stelle auf der Blattoberseite oft schön karminrot gefärbt. Die Epidermiszellen enthalten hier reichlich karminroten Zellsaft, während sie auf der Blattunterseite nur wenig Farbstoff führen. Die Palissadenzellen enthalten ebenfalls Anthocyanin, doch ist die Konzentration hier geringer als in den darüberliegenden Epidermiszellen. Die Blätter, auf denen die Uredo- und Teleutosporen beobachtet wurden, besaßen am Blattrande bereits die rote Herbstfärbung. Die Sporenlager waren ebenfalls von rot gefärbtem Blattgewebe umgeben. Nur ganz vereinzelt Epidermiszellen enthalten roten Zellsaft; reichlich Anthocyanin führen die Palissadenzellen und die peripheren Zellschichten des Schwammparenchyms. (10. 9. 1924, Vägeva.)

### *Frangula alnus* Mill.

*F. alnus* tritt in Estland oft als A [1(1)1] auf, und auch als A [1(1)(1)]. Die jungen Blätter führen Anthocyanin subepidermal lokalisiert, die alternden enthalten Anthocyanin ausser in den Palissadenzellen und den peripheren Zellen des Schwammparenchyms auch in den Epidermiszellen.

Die Blatteile, die die Accidienlager von *Puccinia coronata* Corda führen, sind bei gut belichteten Blättern wohl stets anthocyaninführend. Besonders die braunrote Randzone, die die infizierten Stellen umgibt, enthält reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den Zellen des Palissadenparenchyms. Bemerkenswert ist, dass die Accidienlager, die auf stärker beschatteten Blättern auftreten, auch auf der Blattoberseite eine gelbe Färbung aufweisen und nur Spuren von Anthocyanin enthalten, in der Regel aber anthocyaninfrei sind. (17. 7. 1923, Haaslava.)

### *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop.

Diese Pflanze tritt oft als A [1(1)1] auf. Die jungen Blätter enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen, nur vereinzelt treten auch subepidermale Zellen anthocyaninführend auf. Die roten Herbstblätter dagegen enthalten Anthocyanin subepidermal lokalisiert (in den Palissadenzellen).

*Ramularia montana* Speg. ruft Anthocyaninbildung hervor. Bei stark infizierten Blättern nimmt bald die ganze Spreite die

herbstliche Rotfärbung an. Anthocyanin enthalten reichlich die Palissadenzellen. (12. 8. 1924, Paasvere.)

### *Epilobium hirsutum* L.

Diese Art verhält sich der vorigen ähnlich, nur enthalten die Herbstblätter auch in den Epidermiszellen Anthocyanin.

*Septoria epilobii* Westend. ruft Fleckenbildung hervor, die durch Absterben der infizierten Stelle und Bildung eines braunroten Saumes verursacht wird. Anthocyanin enthalten reichlich die Epidermis- und Palissadenzellen. (15. 7. 1924, Haaslava.)

### *Glechoma hederacea* L.

Die überwinternden Blätter dieser Pflanze führen reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen. Auch andere vegetative Organe enthalten bei *G. hederacea* den rötlichvioletten Zellsaft in ebensolcher Lokalisation.

Da, wo sich auf der Unterseite der Blätter die Teleutosporenlager von *Puccinia glechomatis* DC. befinden, ist die entsprechende Stelle auf der Blattoberseite anthocyaninführend. Oft ist hierbei ein 1—2 mm grosser zentraler, reichlich Anthocyanin enthaltender Fleck zu sehen, der von einer schmalen anthocyaninarmen Zone umgeben ist, welcher eine zweite reichere folgt. Anthocyanin enthalten hier ausschliesslich Epidermiszellen. (8. 7. 1924, Elva.) Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass hier in den infizierten Blatteilen und deren Umgebung das „Frühlingsanthocyanin“ beibehalten wird, und dass eine Neubildung von Anthocyanin überhaupt nicht, oder nur in geringem Grade stattfindet.

### *Mentha arvensis* L.

Diese *Mentha*-Art tritt oft als A [1(1)(1)] auf. Die jungen Blätter führen nicht selten so beträchtliche Anthocyaninmengen, dass sie fast schwarz erscheinen. In der Blattspreite enthalten ausschliesslich die Epidermiszellen Anthocyanin.

Die Blatteile, die die Aecidienlager von *Puccinia menthae* Pers. auf der Unterseite tragen, sind auf der oberen Seite intensiv violett gefärbt. Ebenso tritt in der Nähe der Uredosporenlager oft Anthocyaninbildung auf. Nur die Epidermiszellen enthalten den violetten Zellsaft. (16. 6. 1925, unv. Tartu.)

### *Knautia arvensis* L.

Die jungen Blätter enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den peripheren subepidermalen Zellen.

*Septoria scabiosicola* Desm. ruft Fleckenbildung hervor. Diese Flecke sind oft sehr klein, wobei bereits 0,3—0,5 mm breite Flecke einen abgestorbenen zentralen Teil aufweisen sowie eine bräunlichviolette, fast schwarze Randzone, die nach aussen zu allmählich blasser wird. Reichlich Anthocyanin enthalten Epidermis- und Palissadenzellen. Zuweilen führen auch die Zellen des Schwammparenchyms Anthocyanin. (26. 8. 1924, unw. Tartu.)

### *Succisa pratensis* Moench.

Die überwinterten Blätter sind anthocyaninreich. Im Sommer werden sie grün. Ebenso gefärbt sind die Blätter, die sich erst während des Sommers entwickeln. Vor dem Absterben bilden sich in den Blättern beträchtliche Anthocyaninmengen. *S. pratensis* tritt also oft als A [1(1)1] auf. Stets sind in den Blättern die Epidermiszellen farblos. Anthocyanin enthalten die Palissadenzellen, zum Teil die Zellen des Schwammparenchyms.

*Septoria scabiosicola* Desm. verursacht Fleckenbildung (Fig. 7), die sehr auffällig ist. Der zentrale, abgestorbene Teil misst ge-

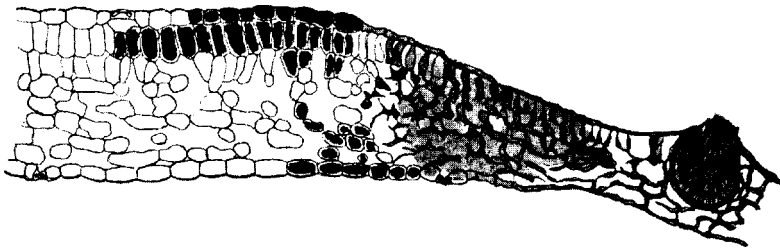


Fig. 3. Querschnitt durch ein von *Septoria scabiosicola* befallenes Blatt von *Succisa pratensis*. Die anthocyaninführenden Zellen sind schwarz gezeichnet. In der Nähe des abgestorbenen Blattgewebes führen auch die Epidermiszellen Anthocyanin. Vergr. 90 mal.

wöhnlich nur 0,3—0,8 mm, der denselben umgebende schwarzviolett gefärbte Saum ist 1—3 mm breit und geht allmählich in eine verschwommene rötlichviolette Zone über. Die Flecke heben sich von der grünen Blattfläche scharf ab. Die Anthocyaninbildung, die bei *Succisa* durch den Pilz verursacht wird, ist ohne Zweifel viel beträchtlicher als die Anthocyaninbildung, die nor-

malerweise beobachtet wurde. Anfangs färben sich auch hier nur die Palissadenzellen, weiter ergreift die Anthocyaninbildung jedoch auch andere Mesophyllzellen und gleichzeitig beginnt die Bildung des violetten Zellsaftpigmentes in den Epidermiszellen, die den abgestorbenen Blatteilen am nächsten stehen. Stets reicht die Anthocyaninbildung in den Palissadenzellen viel weiter als in den Epidermiszellen, weshalb letztere in der erwähnten rötlichvioletten Zone farblos sind (Fig. 3). (18. 6. 1923, Kaagvere; 20. 6. 1924, nahe Tartu.)

### *Trientalis europaea* L.

*T. europaea* tritt oft als A [1(1)1] auf. Die jungen, ebenso die Herbstblätter führen reichlich Anthocyanin in den peripheren Mesophyllschichten; die Epidermiszellen enthalten stets farblosen Zellsaft.

*Ramularia Magnusiana* (Sacc.) Lindau verursacht Fleckenbildung. Der mittlere abgestorbene, einige mm breite Teil ist von einem braunroten Ringe umgeben. In letzterem enthalten die Palissadenzellen und die äusseren Schichten des Schwammparenchyms roten Zellsaft. Die Epidermiszellen sind farblos. (8. 7. 1924, Elva.)

### *Pirola rotundifolia* L.

Bei Untersuchungen betreffend *Sclerotinia pirolae* F. Bucholtz u. A. Grosse beobachteten Bucholtz und Grosse, dass bei *Pirola rotundifolia* viele Fruchtknoten oft frühzeitig eine Rosafärbung annehmen, während sie sonst tiefgrün gefärbt sind. Sie beschreiben ihre Beobachtungen wie folgt<sup>1)</sup>: „Es war eine grössere Anzahl von in verschiedenen Entwicklungsstadien sich befindenden Fruchtknoten gesammelt worden; darunter befanden sich sowohl grüne wie solche, die rosa gefärbt waren. Ein Teil der gesammelten Fruchtknoten wurde in der Flüssigkeit von Flemming fixiert, ein anderer Teil in der Lösung von Carnoy. Hierbei wurde eine sehr interessante Erscheinung beobachtet. Die Lösung von Carnoy färbte sich von den rosa gefärbten Fruchtknoten schwach, aber deutlich sichtbar rosa.“ Weiter schreiben die genannten Autoren: „Alle Fruchtknoten, die diese Reaktion gaben, erwiesen sich als infiziert.“ Da die

1) F. Bucholtz et A. Grosse. Le développement d'un champignon parasite *Sclerotinia Pirolae* nov. sp. (russ.). Sep.

Lösung von Carnoy aus absol. Alkohol und Eisessig besteht, so war zu vermuten, dass die von Bucholtz u. Grosse beschriebene „Reaktion“ darin bestand, dass die Anthocyane durch die Carnoy'sche Lösung unter Entstehung von entsprechenden Oxoniumsalzen extrahiert wurden, denn saure, stark alkoholische Lösungen, wie diejenige von Carnoy, müssten so wirken. Bucholtz u. Grosse beobachteten ausserdem, dass die Färbung in der Lösung von Flemming (Osmiumsäure!) verschwand, was durch Zersetzung des Anthocyanins verursacht sein konnte.

Direkte Beobachtungen bestätigten diese Vermutung. Die rosafarbigem Fruchtknoten, ebenso wie der Griffel, enthalten Anthocyanin in subepidermalen Zellen. (12. 8. 1924, unw. Tartu.) Also ist die von Bucholtz u. Grosse beobachtete Erscheinung durch gesteigerte Anthocyaninbildung infolge von Pilzinfektion bedingt.

#### *Vaccinium vitis idaea* L.

Diese Pflanze tritt oft als A [(1)(1)(1) . . . 1] auf, an stark belichteten Standorten auch als A [1(1)1 . . 1]. Gewöhnlich bildet sich Anthocyanin ausschliesslich in dem Mesophyll, am reichlichsten in den Palissadenzellen. Besonders intensiv gerötete junge Blätter enthalten den Farbstoff am Blattrande auch in den Epidermiszellen. In den geröteten alternden Blättern ist das Anthocyanin subepidermal lokalisiert.

Die Blattstellen, an denen sich *Exobasidium vaccinii* (Fück.) Woron. befindet, sind angeschwollen und auf der Blattoberseite konkav. Bei gut belichteten Blättern sind diese Vertiefungen wegen ihres geringen Gehaltes an Chlorophyll durch Anthocyanin intensiv karminrot gefärbt. Reichlich Anthocyanin enthält der Zellsaft der Palissadenzellen. (15. 7. 1923, Haaslava.)

*Mycosphaerella stemmatea* (Fr.) Romell. bildet Flecke, die zum grössten Teil aus abgestorbenem Gewebe bestehen; nur die einige mm breite Randzone erscheint braun- bis violettrot. In der Nähe der abgestorbenen Zellen führt auch die Epidermis dieser Randzone Anthocyanin, ausserdem die Palissadenzellen und zum Teil auch das Schwammparenchym. In den peripheren Teilen des farbigen Ringes enthalten nur Palissadenzellen roten Zellsaft. (26. 8. 1924, Haaslava.)

#### *Andromeda polifolia* L.

Diese Art tritt auf Hochmooren als A [1(1)1 . . 1] auf. Besonders anthocyaninreich sind die Blätter im Winter. Sie füh-

ren roten Zellsaft in den Palissadenzellen und den äusseren Schichten des Schwammparenchyms.

*Exobasidium Karstenii* Lind. ruft sehr reichliche Anthocyaninbildung hervor. Die befallenen Zweige färben sich lebhaft karminrot, wobei Blätter, Blattstiele und Zweige diese Färbung annehmen. Die Blätter werden hierbei merklich dicker, ausserdem sind sie oft viel breiter als die unbeschädigten. Die Blattspreite ist schön rot auf der morphologischen Oberseite, die untere Blattfläche erscheint rosa. Der Inhalt der Epidermiszellen ist farblos; die erste Palissadenschicht enthält violettroten Zellsaft, die Zellen des Schwammparenchyms sind zum Teil farblos, zum Teil führen sie Anthocyanin. Die Mesophyllzellen enthalten nur blassgrün gefärbte Chloroplasten. In den Blattstielen und den Zweigen befindet sich Anthocyanin in den Zellen des Rindenparenchyms. (19. 6. 1925, Vägeva.)

### *Arctostaphylos uva ursi* (L.) Spreng.

Diese Art enthält in ihren überwinternden Blättern während der kalten Jahreszeit oft ansehnliche Anthocyaninmengen. Anthocyaninreich sind auch die alternden Blätter. Es sind folgende Pigmentkombinationen beobachtet worden: A [1(1)1 . . 1], A [(1)(1)(1) . . 1]. Im Winter enthalten die Blätter Anthocyanin in den Palissadenzellen, den Schwammparenchymzellen, die sich in der Nähe der unteren Epidermis befinden, ebenso in den Zellen des letztgenannten Gewebes. In den alternden Blättern tritt Anthocyanin streng subepidermal lokalisiert auf.

Die jungen, überaus anthocyaninreichen Zweige, die von *Exobasidium arctostaphyli* Harkn. befallen sind, bilden einen ganz merkwürdigen Kontrast mit den derben grünen Blättern anderer Triebe. Sie erscheinen nämlich sehr intensiv karminrot. Anthocyanin enthalten oft sämtliche Mesophyll- und Epidermiszellen (mit Ausnahme der Schliesszellen), oder aber die zentralen Mesophyllschichten führen schwach rosa gefärbten bis farblosen Inhalt. Die rotgefärbten Pflanzenteile enthalten nur wenig Chlorophyll. (21. 6. 1924, Kehila, Saaremaa; 1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

### *Campanula persicifolia* L.

*C. persicifolia* tritt auf trockenen, gut belichteten Lokalitäten als i A [111], also permanent anthocyaninführend; auf. Auch die Kombinationen A [1(1)(1)] und A [(1)(1)(1)] wurden beobachtet. In

der Blattspreite befindet sich Anthocyanin sowohl in den jungen als in den alternden Blättern in den Palissadenzellen, den Schichten des Schwammparenchyms, die an die untere Epidermis anliegen, und in der letzteren. Der Inhalt der Epidermiszellen der Blattoberseite ist farblos. — Von *C. persicifolia* gibt es eine weissblühende Form, die, wie es auch sonst für die Albinos die Regel ist, auch in den Blättern und Stengeln kein Anthocyanin bildet.

*Ramularia macrospora* Fres. trat reichlich auf beiden Formen — der blaublühenden und der weissblühenden — auf. Auf der blaublühenden waren hierbei eigenartige Flecke entstanden, die von den bisher beschriebenen abweichen. Hier ist nämlich der anthocyaninfüh-

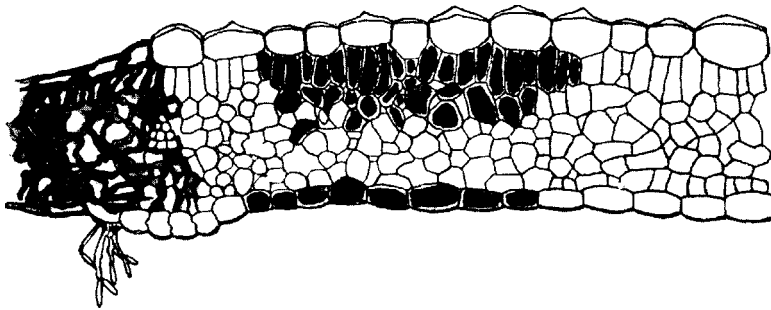


Fig. 4. Querschnitt durch die Blattspreite von *Campanula persicifolia*, die von *Ramularia macrospora* infiziert ist. Links abgestorbenes Gewebe, darauf folgt eine Zone lebender anthocyaninfreier Zellen, weiter führt das Blattgewebe in den dunkel gezeichneten Zellen Anthocyanin. Vergr. 120 mal.

rende Ring schon zu einer Zeit vorhanden, wo der von dem Ringe umgebene zentrale Teil noch unverändert grün gefärbt ist. Nachher vertrocknet allmählich das Zentrum des Fleckes, die Anthocyaninbildung ergreift einerseits immer neue, nach aussen zu gelegene Zellen, während in zentripetaler Richtung umgekehrt ein Abbau von Anthocyanin oder eine Umwandlung in farblose oder schwach gefärbte Substanzen stattfindet. So entstehen Flecke, die folgendermassen gebaut sind: ca 7 mm in der Mitte des Fleckes sind gebräunt, auf diesen Teil folgt eine schmale, 1—2 mm breite grüne Zone, die weiter folgenden 1—3 mm sind bräunlichviolett gefärbt. Diese letztgenannte Zone ist beiderseits diffus abgegrenzt. Anthocyanin führen hier die Palissadenzellen, die untersten Schichten des Schwammparenchyms und die Epidermiszellen der Blattoberseite (Fig. 4). Auf dem Albino von *C. persicifolia* bestehen

die Flecke dagegen nur aus dem abgestorbenen Gewebe, der anthocyaninführende Saum fehlt stets. (3. 8. 1924, Bot. Gart. in Tartu.)

### *Centaurea jacea* L.

Diese Pflanze tritt oft als A [1(1)(1)] auf. Anthocyanin führen die jungen Blätter in den Epidermis- Palissaden- und Schwamm-parenchymzellen. Nur die inneren Teile des Mesophylls enthalten farblosen Zellsaft. (17. 5. 1925, nahe Tartu.)

Die Aecidienlager von *Puccinia tenuistipes* Rost. erscheinen auf der Blattoberseite als gelbliche Flecke, die von einem sehr dunkel gefärbten bräunlichvioletten Saum, der einige mm breit ist, umgeben sind. Da, wo das anthocyaninführende Gewebe an das abgestorbene angrenzt, enthalten oft sämtliche Zellen der Blattquerschnitte rötlichvioletten Zellsaft. Etwas weiter sind die zentralen Mesophyllschichten bereits farblos, und grösstenteils auch die Epidermiszellen. In den alleräussersten Teilen der violettroten Zone der Flecke enthalten gewöhnlich nur Palissadenzellen Anthocyanin. (17. 5. 1925, Voldi, Tartumaa.)

### *Cirsium heterophyllum* All.

Die jungen Blätter dieser *Cirsium*-Art führen oft Anthocyanin in den peripheren Zellschichten des Mesophylls, besonders in den Palissadenzellen. Die Epidermiszellen sind farblos.

Das Aecidienstadium der *Puccinia dioicae* P. Magn. ruft eigenartige Fleckenbildung hervor. Zu der Zeit, wo die Aecidien noch geschlossen und in dem Blattgewebe verborgen sind, tritt an der entsprechenden Stelle der Blattoberseite ein ca 2 mm breiter gelblich gefärbter Fleck auf, dessen zentrale Teile bräunlich sind (Anthocyanin). Dieser eben beschriebene Teil ist von einem ca 1 mm breiten hellgrünen ringförmigen Saum umgeben, dem ein ebenso breiter bräunlichvioletter folgt. — In anderen Fällen bilden sich die Aecidienlager auf Blättern, die noch reichlich Frühlingsanthocyanin führen und also braunviolett sind. Auf der Blattoberseite gibt sich hier die Infektion folgendermassen kund: Da wo auf der Unterseite des Blattes die Aecidien sich befinden, verschwindet zunächst das Anthocyanin, nur in dem Zentrum der Flecke wird es oft beibehalten. Da gleichzeitig Chlorophyllabbau stattfindet, so entstehen kleine grünlichgelb gefärbte Flecke. Diese sind von einem 1—1,5 mm breiten hellgrünen bis gelbgrünen Saum umgeben, der dadurch entstanden ist, dass die Pilzinfektion

hier Anthocyaninabbau hervorgerufen hat. Weiter folgt eine violettrot gefärbte Zone (die helle Färbung ist durch Chlorophyllabnahme bedingt), die allmählich in das Braunviolett des Blattes übergeht. Wenn das Blatt nachher ergrünt, wird in der letztwähnten Zone Anthocyanin beibehalten. So sind die Aecidien dann von einem grünen und einem violettroten oder bräunlichen Ring umgeben. Wenn die Aecidienlager sich ca 1 cm von dem Blattrande gebildet haben, so bleibt das Anthocyanin in der Spreite zwischen dem Fleck und dem Blattrande noch lange erhalten. So entsteht ein mehr oder weniger dreieckiger „Schatten“, dessen Basis am Blattrande liegt.

Die Lokalisation des roten Zellsaftes in dem Fleck ist folgende: Beiderseits von dem zentralen Teile des Fleckes, wo sich die Aecidien befinden, sind die Zellen anthocyaninfrei, ihre Chloroplasten sind oft gelblichgrün; die Pilzhypen sind hier zahlreich. Weiter folgt beiderseits eine Zone, die sich von der vorigen dadurch unterscheidet, dass hier die Hypen seltener sind und dass die Palissadenzellen, zum Teil auch die Zellen des Schwammparenchyms, rötlichviolette Anthocyanin führen. Die weiter folgende gelbgrüne Zone enthält kein Anthocyanin; die Chloroplasten sind schwächer grün als in dem unberührten Blattgewebe. (18. 6. 1925, Vägeva.)

*Cirsium palustre* Scop. verhält sich der vorigen Art ähnlich, nur enthalten hier in den jungen Blättern die Epidermiszellen besonders reichlich Anthocyanin, die peripheren subepidermalen Schichten viel weniger. Die Flecke, die das Aecidienstadium von *Puccinia dioicae* P. Magn. verursacht, sind denen, die dieser Pilz auf *Cirsium heterophyllum* hervorruft, sehr ähnlich, nur enthalten hier besonders reichlich Anthocyanin die Epidermiszellen. Doch sind in den am stärksten gefärbten Teilen des violettroten Ringes auch Mesophyllschichten anthocyaninführend. (15. 5. 1925, Luunja, unw. Tartu.)

### *Lactuca muralis* L.

Diese Art tritt oft als A[1(1)1] auf. Sowohl in den jungen als in den alternden Blättern befindet sich der karminrote Zellsaft ausschliesslich in den Epidermiszellen.

*Puccinia Opizii* Bubák ruft bei *Lactuca* Anthocyaninbildung hervor. Die Blattoberseite ist an den Stellen, wo sich auf der Unterseite die Aecidienlager befinden, mehr oder weniger

konkav. Diese Vertiefungen besitzen eine rosarote bis karminrote Färbung. An den entsprechenden Querschnitten ist das hypertrophierte Blattgewebe und die zahlreichen Hyphen zu sehen. Roten Zellsaft führen reichlich die Epidermiszellen auf der Blattoberseite, in geringerer Ausdehnung auch die Zellen der unteren Epidermis. Das Mesophyll enthält nie Anthocyanin. Dieses hypertrophierte Gewebe enthält wenig Chlorophyll. Das Aecidienlager ist von einem 1—2 mm breiten gelblichgrünen Saume umgeben. (15. 5. 1925, Luunja, unw. Tartu.)

### *Solidago virga aurea* L.

*Solidago* tritt oft als A [1(1)(1)] auf. Die jungen Blätter enthalten Anthocyanin reichlich in den Epidermiszellen der Blattunterseite (weniger in den Epidermiszellen der Oberseite) und zum Teil in den Mesophyllzellen, besonders in den Palissadenzellen.

*Septoria virgaureae* Desm. ruft Fleckenbildung hervor. Auf den abgestorbenen, 1—2 mm messenden zentralen Teil folgt ein ca 2 mm breiter braun- bis rötlichviolett gefärbter dunkler Saum, der nach aussen zu allmählich verblasst. Anthocyanin enthalten sowohl Epidermis- als Mesophyllzellen. (6. 8. 1925, Saadjärv.)

Ebenso lokalisiert ist das Anthocyanin in den eckigen Flecken, die *Ramularia virgaureae* Th u e m. verursacht. (1. 7. 1924, Haaslava.)

### *Scorzonera humilis* L.

Bei *Scorzonera humilis* tritt oft die Pigmentkombination A [1(1)(1)] auf, wobei die jungen Blätter Anthocyanin in den peripheren Zellschichten des Mesophylls enthalten.

*Cystopus tragopogonis* (Pers.) Schroet. verursacht oft Anthocyaninbildung in der Nähe der Konidienlager. Anthocyanin enthalten ausser den Palissadenzellen auch die Epidermiszellen. Zuweilen ist das gesamte Blattgewebe (Epid. + Mesoph. + Epid.) anthocyaninführend. (25. 6. 1924, unw. Tartu.)

### *Tussilago farfara* L.

Beobachtet wurde die Pigmentkombination A [1(1)(1)]. Die jungen Blätter sind oft intensiv braunrot gefärbt. Anthocyanin enthalten die Epidermiszellen der Blattunterseite, die Palissadenzellen und die unteren Schichten des Schwammparenchyms. Die obere Epidermis führt nur bei sehr stark pigmentierten Blättern Anthocyanin.

*Puccinia poarum* Niels. ruft Anthocyaninbildung hervor. Die Flecke, die die Aecidienform des Pilzes verursacht, sind 1 bis 10 und mehr mm breit. Das zentrale Gewebe (ca 3 mm) ist orangefarbig, auf diesen Teil folgt ein ca 2 mm breiter Ring, der grünlichgelb gefärbt ist, weiter ein violettroter Hof, der verschieden breit sein kann (1—5 mm). In der violettroten Zone enthalten Anthocyanin die Epidermiszellen der Blattober- und Unter-

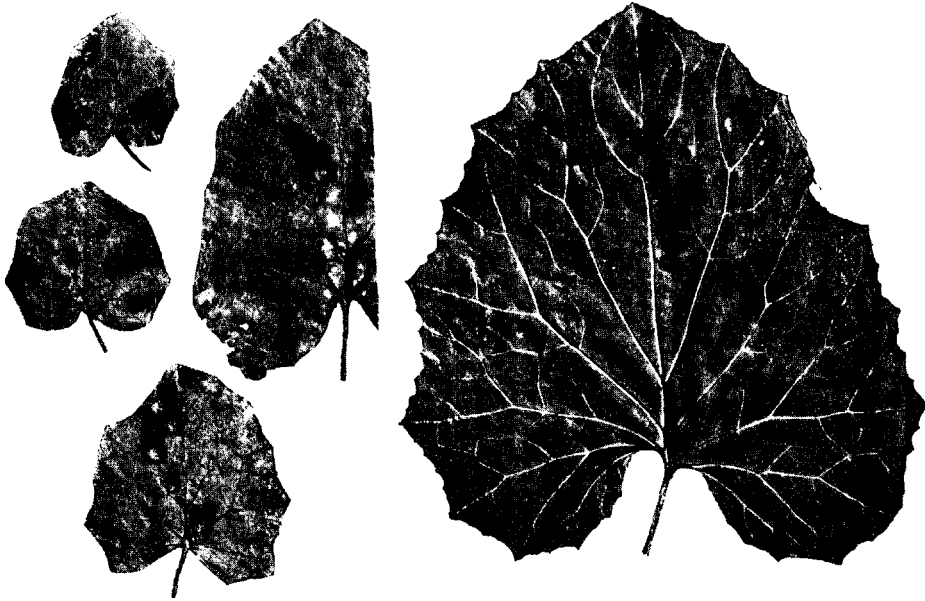


Fig. 5. *Puccinia poarum* auf *Tussilago farfara*. Es sind die durch Anthocyanin-gehalt der Blatteile hervorgerufenen „Schatten“ zu sehen, die zwischen den infizierten Stellen und dem Blattrande liegen. (Vergl. Text.) 1/2 nat. Grösse.

seite, ebenso die Palissadenzellen (1—2 Schichten). Da, wo der Anthocyaninring schwach ausgebildet ist, führen oft nur die Palissadenzellen farbigen Inhalt. Die Aecidienlager können sich auf jungen Blättern noch zu einer Zeit entwickeln, wo jene reichlich Anthocyanin enthalten. Beim späteren Ergrünen des Blattes beeinflussen die Aecidienlager diesen Prozess insofern, dass sie den Anthocyaninabbau in einem Sektor, dessen Spitze sich in dem Fleck befindet, die Basis aber am Blattrande, verzögern. So entstehen hier ganz ebensolche „Schatten“ wie bei *Puccinia dioicae* auf *Cirsium heterophyllum*. (25. 6. 1924, unw. Tartu: 8. 7. 1924, Elva.)

*Septoria Fuckelii* Sacc. ruft auf den Blättern der Nährpflanze eine eigenartige Fleckenbildung hervor. Es sind unregelmässige, ca 1—2 cm messende Flecke, die violettrotlich angelaufen sind und in denen die Nervatur oft schön violettrot gefärbt ist, besonders aber die als kleine violettrote Punkte erscheinenden Fruchthäuser, die längs diesen sich gebildet haben. In anderen Fällen enthalten nur die Zellen in der allernächsten Umgebung der Fruchthäuser Anthocyanin. Was die Lokalisation des violettroten Zellsaftes betrifft, so führen diesen die Epidermis- und Palisadenzellen und zum Teil auch die Zellen des Schwammparenchyms, die an die untere Epidermis angrenzen. (12. 8. 1924, Paasvere.)

### III. Besprechung der erhaltenen Ergebnisse.

Es erscheint ganz selbstverständlich, dass bei Pflanzen, die in ihren vegetativen Organen normalerweise nie Anthocyanin bilden und bei denen auch infolge von Verletzungen, bei Ringelungsversuchen oder bei Kultivieren der Blattfragmente auf Zuckerlösungen Anthocyanin nicht entsteht, auch eine Pilzinfektion die Bildung dieser Verbindungen nicht auslöst. Deshalb sucht man in den Beschreibungen von Pilzen, die auf *Ophioglossum*, *Botrychium*, *Onoclea*, *Neprodium*, *Asplenium*, *Pteridium*, *Polypodium*, *Lycopodium*, *Ginkgo*, *Herminium*, *Samolus* etc. parasitieren, vergebens etwas, was auf Anthocyaninbildung bei der Wirtspflanze hindeuten könnte.<sup>1)</sup>

Ähnlich verhalten sich Pflanzen, denen das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht ganz abgeht, die aber das rote Zellsaftpigment in der Blattspreite nie bilden. Bei derartigen Pflanzen ruft auch Pilzinfektion keine Anthocyaninbildung hervor. Von Pilzen, die auf solchen Pflanzenarten (*Primula officinalis*-Typus: A [000]) parasitieren, untersuchte ich *Ramularia rubicunda*. Die Flecke, die dieser Pilz auf *Majanthemum bifolium* hervorruft, enthalten nie Anthocyanin.

Anders verhalten sich Pflanzen, die als A [1(1)1], A [1(1)(1)], A [1(1)0], A [1(1)1 . . 1] auftreten: geringere oder beträchtliche

1) Von derartigen Pflanzen (*Botrychium lunaria*-Typus; Bez.: [000]) untersuchte ich nur von *Hyalospora polypodii dryopteridis* befallenen Exemplare von *Neprodium dryopteris*. Anthocyanin war in der Umgebung der infizierten Stellen nicht vorhanden.

Anthocyaninbildung infolge von Pilzinfektion ist bei diesen überaus verbreitet. Besonders die Pflanzen, die in bezug auf die Änderungen in ihrem Pigmentgehalt während der Vegetationsperiode zu dem *Populus tremula*-Typus: A [1(1)1], *Anemone nemorosa*-Typus: A [1(1)(1)], und *Rhododendron dahuricum*-Typus: A [1(1)1..1] gestellt werden müssen, sind bei Pilzinfektionen durch oft reichliche Anthocyaninbildung charakterisiert. Bei derartigen Pflanzen ist es übrigens auch leicht, durch Kultivierung in Zuckerlösungen künstlich Anthocyaninbildung hervorzurufen.

Durch Pilzinfektion ausgelöste Anthocyaninbildung wurde beobachtet bei Vertretern der Pigmenttypen: A [1(1)1] (*Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *Berberis vulgaris*, *Pirus aucuparia*, *Fragaria vesca*, *Geum rivale*, *Ulmaria pentapetala*, *Alchemilla pastoralis*, *Geranium palustre*, *Fragula alnus*, *Chamaenerium angustifolium*, *Epilobium hirsutum*, *Succisa pratensis*, *Trientalis europaea*, *Lactuca muralis*), A [1(1)1..1] (*Vaccinium vitis idaea*, *Andromeda polifolia*, *Arctostaphylos uva ursi*) und A [1(1)(1)] (*Urtica dioeca*, *Polygonum bistorta*, *Anemone nemorosa*, *Mentha arvensis*, *Campanula persicifolia*, *Centaurea jacea*, *Solidago virga aurea*, *Scorzonera humilis*, *Tussilago farfara*).

Dagegen tritt die durch Infektion bedingte Anthocyaninbildung in den Blättern von Pflanzen des *Betula verrucosa*-Typus: A [1(1)0] nur während der ersten Hälfte der Lebensdauer der Blätter auf; in gewissem Alter besitzen diese nicht mehr das Vermögen Anthocyanin zu bilden.

Was die Beziehungen betrifft, die zwischen der normalen Lokalisation der Anthocyanine und solcher bei Pilzinfektionen bestehen, so sind diese aus der weiter folgenden Tabelle zu ersehen.

In vielen Fällen tritt das durch die Infektion hervorgerufene Anthocyanin in denselben Zellschichten auf, in welchen es bei derselben Pflanzenart auch normal gefunden wird. Hierbei sind zwei Fälle zu unterscheiden: 1) die Lokalisation des roten Zellsaftes ist in den jungen und den alternden Blättern der Wirtspflanze die gleiche; 2) die Lokalisation ist eine verschiedene. Im ersteren Falle, der bei *Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *Fragaria vesca*, *Geum rivale*, *Alchemilla vulgaris*, *Geranium palustre*, *Epilobium hirsutum*, *Trientalis europaea*, *Andromeda polifolia*, *Campanula persicifolia*, *Lactuca muralis* auftritt, ruft die Pilzinfektion nur in Epidermiszellen Anthocyaninbildung hervor (z. B. *Puccinia Opizii* auf *Lactuca muralis*), oder nur in subepidermalen Zellschichten (z. B.

Bezeichnungen der Nährpflanzen und der Pilze	Pigmentkombinationen, die bei d. Nährpfl. beobachtet worden sind	Normale Anthocyaninlokalisierung				Anthocyaninlokalisierung in den infolge von Pilzinfektion geröteten Blatteilen	
		in jungen Blättern		in alternierenden Blättern			
		Ep.	Mesoph.	Ep.	Mesoph.	Ep.	Mesoph.
<i>Nephrodium dryopteris</i> . . . . .	[000]	—	—	—	—		
<i>Hyalospora polypodii dryopteridis</i> . . . . .						—	—
<i>Majanthemum bifolium</i> . . . . .	A [000]	—	—	—	—		
<i>Ramularia rubicunda</i> . . . . .						—	—
<i>Urtica dioeca</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	+				
<i>Puccinia caricis</i> . . . . .						+	+
<i>Rumex acetosa</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	+	+		
<i>Ramularia pratensis</i> . . . . .						+	+
<i>Rumex acetosella</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	+	+		
<i>Ramularia pratensis</i> . . . . .						+	+
<i>Polygonum bistorta</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	(+)				
<i>Oularia bistortae</i> . . . . .						+	+
<i>Anemone nemorosa</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	(+)				
<i>Pycnochytrium anemones</i> . . . . .						+	(+)
<i>Puccinia fusca</i> . . . . .						—	—
<i>Ranunculus auricomus</i> . . . . .	A [1(1)0]	+	+	—	—		
<i>Tubercinia ranunculi auricomi</i> . . . . .						—	+
<i>Uromyces poae</i> . . . . .						—	—
<i>Ranunculus casubicus</i> . . . . .	A [1(1)0]	—	+	—	—		
<i>Uromyces poae</i> . . . . .						—	—
<i>Hepatica triloba</i> . . . . .		+	+				
<i>Septoria hepaticae</i> . . . . .						+	+
<i>Berberis vulgaris</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	—	+		
<i>Puccinia graminis</i> . . . . .						+	+
<i>Ribes alpinum</i> . . . . .	A [1(1)0]	+	—	—	—		
<i>Melampsora ribesii auritae</i> . . . . .						+	—
<i>Ribes nigrum</i> . . . . .		+	—				
<i>Puccinia ribesii caricis</i> . . . . .						+	—
<i>Pirus aucuparia</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	(+)	—	+		

Bezeichnungen der Nährpflanzen und der Pilze	Pigmentkombinationen, die bei d. Nährpfl. beobachtet worden sind	Normale Anthocyaninlokalisierung				Anthocyaninlokalisierung in den infolge von Pilzinfektion geröteten Blatteilen	
		in jungen Blättern		in alternierenden Blättern			
		Ep.	Mesoph.	Ep.	Mesoph.	Ep.	Mesoph.
<i>Gymnosporangium juniperinum</i> . . . . .						-	+
<i>Fragaria vesca</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	+	+		
<i>Septoria fragariae</i> . . . . .						+	+
<i>Geum rivale</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	+	+		
<i>Ramularia gei</i> . . . . .						+	+
<i>Ulmaria pentapetalata</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	(+)	(+)	+		
<i>Septoria ulmariae</i> . . . . .						(+)	+
<i>Alchemilla pastoralis</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	+	+		
<i>Ovularia hoplospora</i> . . . . .						+	+
<i>Uromyces alchemillae</i> . . . . .						-	-
<i>Geranium palustre</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	+	+	+		
<i>Septoria geranii</i> . . . . .						+	+
<i>Ramularia geranii</i> . . . . .						+	+
<i>Uromyces geranii</i> . . . . .						+	+
<i>Frangula alnus</i> . . . . .	A [1(1)1]	-	+	+	+		
<i>Puccinia coronata</i> . . . . .						+	+
<i>Chamaenerium angustifolium</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	(+)	-	+		
<i>Ramularia montana</i> . . . . .						-	+
<i>Epilobium hirsutum</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	(+)	+	+		
<i>Septoria epilobii</i> . . . . .						+	+
<i>Glechoma hederacea</i> . . . . .						+	-
<i>Puccinia glechomatis</i> . . . . .						+	-
<i>Mentha arvensis</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	-			+	-
<i>Puccinia menthae</i> . . . . .						+	-
<i>Knautia arvensis</i> . . . . .						+	+
<i>Septoria scabiosicola</i> . . . . .						+	+
<i>Succisa pratensis</i> . . . . .	A [1(1)1]	-	+	-	+		
<i>Septoria scabiosicola</i> . . . . .						+	+
<i>Trientalis europaea</i> . . . . .	A [1(1)1]	-	+	-	+		
<i>Ramularia Magnusiana</i> . . . . .						-	+
<i>Vaccinium vitis idaea</i> . . . . .	A [1(1)1 . . 1] etc.	(+)	+	-	+		

Bezeichnungen der Nährpflanzen und der Pilze	Pigmentkombinationen, die bei d. Nährpfl. beobachtet worden sind	Normale Anthocyaninlokalisierung				Anthocyaninlokalisierung in den infolge von Pilzinfektion geröteten Blatteilen	
		in jungen Blättern		in alternierenden Blättern		Ep.	Mesoph.
		Ep.	Mesoph.	Ep.	Mesoph.		
<i>Exobasidium vaccinii</i> . .						(+)	+
<i>Mycosphaerella stemmatea</i>						+	+
<i>Andromeda polifolia</i> . . . . .	A [1(1)1..1]	—	+	—	+		
<i>Exobasidium Karstenii</i> .						—	+
<i>Arctostaphylos uvaursi</i> . . . . .	A [1(1)1..1] etc.	(+)	+	—	+		
<i>Exobasidium arctostaphyli</i>						+	+
<i>Campanula persicifolia</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	(+)	+	(+)	+		
<i>Ramularia macrospora</i>						(+)	+
<i>Centaurea jacea</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	+				
<i>Puccinia tenuistipes</i> . .						+	+
<i>Cirsium heterophyllum</i> . . . . .		—	+				
<i>Puccinia dioicae</i> . . . . .						—	+
<i>Cirsium palustre</i> . . . . .		+	(+)				
<i>Puccinia dioicae</i> . . . . .						+	+
<i>Lactuca muralis</i> . . . . .	A [1(1)1]	+	—	+	—		
<i>Puccinia Opizii</i> . . . . .						+	—
<i>Solidago virga aurea</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	+				
<i>Septoria virgaureae</i> . . . . .						+	+
<i>Ramularia virgaureae</i> . . . . .						+	+
<i>Scorzonera humilis</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	—	+				
<i>Cystopus tragopogonis</i>						+	+
<i>Tussilago farfara</i> . . . . .	A [1(1)(1)]	+	+				
<i>Puccinia poarum</i> . . . . .						+	+
<i>Septoria Fuckelii</i> . . . . .						+	+

*Ramularia Magnusiana* auf *Trientalis europaea*), oder aber in den Epidermis- und den Mesophyllzellen (z. B. *Ramularia pratensis* auf *Rumex acetosella*), je nachdem zu welchem anatomischen Typus die Wirtspflanze gehört. Bei diesen Pflanzen ist die Anthocyaninlokalisierung in den durch Infektion geröteten sowie in den normal anthocyaninführenden Blatteilen dieselbe.

In den Fällen, wo die herbstliche Anthocyaninlokalisation eine andere ist, als in den jungen Blättern, ist die durch Pilzinfektion verursachte Anthocyaninbildung verschieden. *Gymnosporangium juniperinum* auf *Pirus aucuparia*, *Septoria ulmariae* auf *Ulmaria pentapetala*, *Puccinia coronata* auf *Frangula alnus*, *Ramularia montana* auf *Chamaenerium angustifolium* rufen Anthocyaninbildung in den Zellschichten hervor, in denen sich Anthocyanin im Herbstblatte befindet. Dagegen wurde die Anthocyaninlokalisation übereinstimmend mit derjenigen in jungen Blättern gefunden bei Infektion durch *Puccinia graminis* (*Berberis vulgaris*), *Exobasidium vaccinii* (*Vaccinium vitis idaea*), *Exobasidium arctostaphyli* (*Arctostaphylos uva ursi*). Dass in einigen Fällen die „Frühlingsfärbung“, in anderen die „Herbstfärbung“ durch die Pilzinfektion hervorgerufen wird, rührt ohne Zweifel davon her, dass verschiedene Pilze die Pflanze zu verschiedener Zeit befallen und in der Pflanze ungleiche Veränderungen hervorrufen. Bei Infizierung junger, im Wachsen begriffener Blätter ist die Anthocyaninlokalisation die, die diesem Entwicklungsstadium des Blattes normalerweise zukommt (*Puccinia graminis*, *Exobasidium*-Arten etc.!). Dagegen ruft Pilzinfektion Anthocyaninbildung nur in den Mesophyllzellen hervor bei Blättern, in denen sich die Epidermiszellen wie A [1(1)0], die Mesophyllzellen aber wie A [1(1)1] verhalten<sup>1)</sup>, nachdem die Epidermiszellen das Vermögen eingebüsst haben Anthocyanin zu bilden.

In gewissen Fällen wurde enorme Steigerung der Anthocyaninbildung beobachtet (so bei *Exobasidium arctostaphyli*, *Puccinia poarum* etc.). Ja es kommt vor, dass hierbei Anthocyaninbildung in Zellschichten stattfindet, in welchen Anthocyanin normalerweise nicht beobachtet worden ist. Bei *Succisa pratensis* sah ich sowohl in den alternden als in den überwinterten Blättern reichliche Anthocyaninbildung stets ausschliesslich in den Mesophyllzellen. In den Flecken, die *Septoria scabiosicola* hervorruft, entsteht Anthocyanin zuletzt auch in den Epidermiszellen. Ebenso verhält sich *Cystopus tragopogonis* auf *Scorzonera humilis*. Was diese letzterwähnten Fälle betrifft, so ist es immerhin nicht ausgeschlossen, dass bei diesen Pflanzen auch ohne Pilz-

---

1) Bei einer Pflanze, die sich so verhält, sind die jungen und die alternen Blätter rot gefärbt. In den jungen Blättern führen Anthocyanin die Epidermis und das Mesophyll, in den alternen ausschliesslich das Mesophyll.

infektion unter Umständen bei reichlicher Anthocyaninbildung auch in den Epidermiszellen der rote Farbstoff gefunden wird.

Die Anthocyaninbildung, die durch Pilzinfektion hervorgerufen wird, hängt jedoch nicht nur davon ab, welchem Pigmenttypus die Wirtspflanze angehört und wie sich das Vermögen Anthocyanin zu bilden in den Blattgeweben während der Vegetationsperiode ändert, sondern auch von anderen Gründen. Die Anthocyaninbildung in den Assimilationsorganen ist wohl stets von der Lichtwirkung abhängig. Eine Anhäufung von Assimilaten im Dunkeln genügt bei diesen Organen gewöhnlich nicht, um die Anthocyaninbildung auszulösen. Dementsprechend ruft in diesen Organen die Pilzinfektion nur dann Anthocyaninbildung hervor, wenn das betreffende Organ genügend belichtet ist. Deshalb fehlt ein roter Ring, der im allgemeinen für eine gewisse Pilzart bezeichnend ist, wenn die befallenen Teile der Wirtspflanze stark beschattet sind.

Die Anthocyaninbildung kann jedoch auch aus anderen Gründen unterbleiben. So fand ich die *Anemone*-Exemplare, die *Puccinia fusca* trugen, ebenso die *Alchemilla*-Blätter mit *Uromyces alchemillae*, stets in den befallenen Teilen anthocyanin frei. Es sei bemerkt, dass sich so auch Pflanzen verhielten, die gut belichtet waren. Dass es sich hierbei um eine spezifische Wirkung der genannten Pilze handelt, zeigten sehr deutlich die Exemplare dieser Pflanzen, die gleichzeitig (bei *Anemone* sogar auf demselben Blatte) *Pycnochytrium anemones* und *Puccinia fusca* bzw. *Ovularia haplospora* und *Uromyces alchemillae* führten: *Pycnochytrium* und *Ovularia* hatten eine reichliche Anthocyaninbildung hervorgerufen.

Gegenwärtig ist diese eigenartige Wirkung von *Puccinia fusca* und *Uromyces alchemillae* ganz unaufgeklärt.

Bemerkenswert ist das Verhalten der sogenannten Albinos bei Pilzinfektionen. Die Albinos unterscheiden sich bekanntlich von den normalen Formen dadurch, dass ihre Blüten weiss bzw. gelblich sind, die normale Form aber mehr oder weniger stark anthocyaninführende Blüten besitzt. Hierbei ist das Laub der Albinos eigenartig rein grün gefärbt, was dadurch bedingt ist, dass die vegetativen Organe ebenfalls anthocyanin frei (oder anthocyaninarm) sind. Entsprechende Versuche überzeugten mich, dass es nicht möglich ist, bei den „reinen“ Albinos durch Zucker-

kulturen Anthocyaninbildung hervorzurufen<sup>1)</sup>. Es ist deshalb durchaus nicht überraschend, dass auch eine Pilzinfektion bei diesen Formen keine Anthocyaninbildung auslöst.

Die Beobachtungen wurden an *Campanula persicifolia* im Botanischen Garten in Tartu ausgeführt. *Ramularia macrospora* ruft eine Fleckenbildung hervor, die bereits oben beschrieben worden ist (p. 21). Der Anthocyaninring war nur bei den blau blühenden Pflanzen vorhanden.

Diese Beobachtung dürfte von nicht geringer Bedeutung sein, denn die Systematik der Fungi imperfecti basiert zur Zeit auch auf der Beschaffenheit des Ringes, der die infizierte Stelle umgibt. Also unterscheiden sich zwei Pilzarten oft hauptsächlich in bezug auf den Ring, den sie hervorrufen (z. B. *Ovularia haplospora* (Spegazz.) P. Magnus und *Ovularia Schröteri* (Kühn) Sacc.). Über die letztgenannte Art schreibt Rabenhorst<sup>2)</sup>: „Der Unterschied von der vorigen Art<sup>3)</sup> würde in dem mangelnden purpurnen Saume der Flecke und der beträchtlicheren Grösse der Sporen liegen. — Es ist möglich, dass Magnus (Hedwigia XLIV, 17) recht hat, wenn er die vorige Art für identisch mit *O. haplospora* hält“.

Die Flecke von *O. haplospora* können in zwei Fällen das Aussehen derjenigen von *O. Schröteri* erhalten: (1) wenn die Blätter der Wirtspflanze stark beschattet sind; (2) wenn die Wirtspflanze ein Albino ist. Dem Mykologen ist es deshalb von Wichtigkeit zu wissen, ob die Wirtspflanze eine normale Form oder ein Albino ist. Bei blühenden Pflanzen ist dieses natürlich leicht, bei jungen, ebenso bei verblühten Pflanzen aber etwas schwieriger, doch ist die normale Form gewöhnlich in den Blattstielen, dem Stengel etc. mehr oder weniger gerötet. Wenn es sich herausgestellt hat, dass die Wirtspflanze kein Albino ist und dass der betreffende Pilz auch an gut belichteten Pflanzenteilen

1) Zu diesen Versuchen verwandte ich die „reinen“ Albinos und die normalen Formen von *Polemonium coeruleum*, *Hepatica triloba* und *Campanula persicifolia*. Die Blattfragmente wurden auf 0,2 Mol Zuckerlösungen (Rohrzucker) kultiviert. Nach 5—10 Tagen enthielten die Blätter der Formen mit anthocyaninführenden Blüten reichlich Anthocyanin, die Blätter der Albinos auch nicht eine Spur davon. Auch bei weiterem Kultivieren der Blattfragmente blieben diejenigen von den Albinos grün gefärbt. (August 1924.)

2) Rabenhorst, L., Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, 2. Aufl., VIII, p. 244.

3) *Ovularia haplospora*.

Anthocyaninbildung nicht hervorruft, so sind wir berechtigt, eine solche Form von einer anderen, die Anthocyaninbildung auslöst, zu trennen. Welcher Fall bei *O. Schröteri* vorliegt, ist meines Wissens unbekannt. Leider hatte ich nicht die Gelegenheit, den Pilz lebend zu beobachten.

Der Verlauf der Anthocyaninbildung ist verschieden, je nachdem die Rötung grössere Flächen erfasst oder nur lokal, in der Umgebung der infizierten Stelle, auftritt. Wie bereits beschrieben, werden junge Triebe von *Arctostaphylos uva ursi* und *Andromeda polifolia*, wenn sie von den *Exobasidium*-Arten befallen sind,

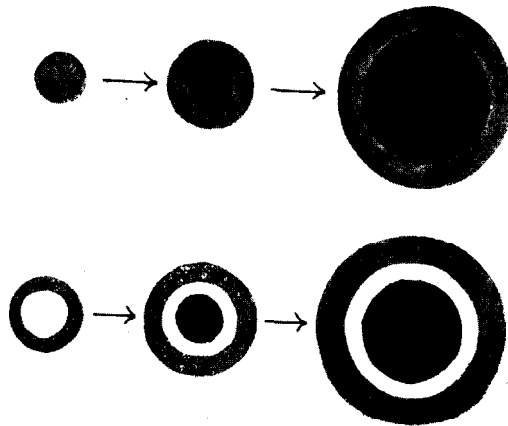


Fig. 6. Schema der Fleckenbildung infolge von Pilzinfektion. Oben *Septoria*-Typus, unten *Ramularia*-Typus. Schwarz gezeichnet ist das abgestorbene Gewebe, grau das anthocyaninführende.

sehr stark gerötet, und zwar in ihrer gesamten Ausdehnung — die Blätter, Blattstiele und Zweige. In anderen Fällen, so bei *Exobasidium vaccinii* und den *Synchytrium*-Arten, ist die gefärbte Fläche kleiner; da jedoch auch hier die infizierten Teile der Wirtspflanze zur Zeit, wenn sie reichlich Anthocyanin enthalten, noch aus lebenden Zellen bestehen, so kommt es nie zur Bildung von ringförmigen anthocyaninführenden Zonen.

Die Entstehung der „Anthocyaninringe“ kann verschieden sein. Zwei gut zu unterscheidende Fälle (Fig. 6) wurden beobachtet: (1) — *Septoria*-Typus, (2) — *Ramularia*-Typus.

Die Fleckenbildung verläuft beim *Septoria*-Typus (Fig. 6 und 7) folgendermassen: Auf der grünen Blattfläche erscheinen winzige Flecke, die, anfangs kaum wahrnehmbar, sich allmählich

vergrössern und zu dieser Zeit einen oft kreisrunden, nach aussen diffus abgegrenzten Fleck darstellen. Allmählich sterben die am stärksten infizierten zentralen Teile des Fleckes ab, — es entsteht

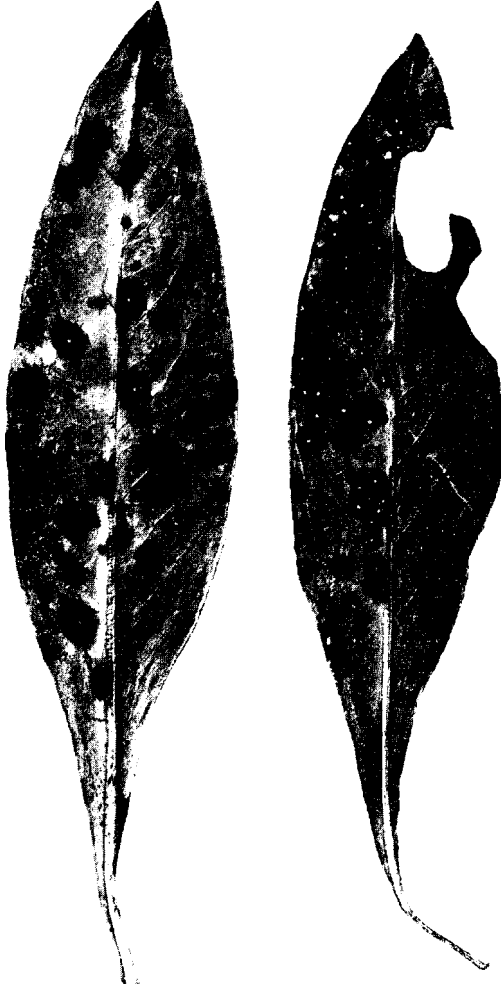


Fig. 7. *Septoria scabiosicola* auf den Blättern von *Succisa pratensis*. Das abgestorbene Gewebe im Zentrum der Flecke erscheint weisslich. Die Färbung des breiten dunklen Hofes um die Flecke rührt von Anthocyanin her. Nat. Grösse.

eine scharfe Grenze zwischen dem abgestorbenen Gewebe im Innern des Fleckes und dem anthocyaninführenden Gewebe. Im Laufe der Zeit vergrössert sich die absterbende Fläche auf Kosten

der anthocyaninführenden Zone, diese aber bleibt ungefähr ebenso breit wie sie anfangs war (oder aber sie wird sogar viel breiter), weil immer neue Zellen an der Peripherie des Saumes gerötet werden.

Anders geht die Fleckenbildung bei dem *Ramularia*-Typus vonstatten. Die Infektion wird hier äusserlich bemerkbar durch kleine ringförmige anthocyaninführende Zonen, die beiderseits diffus abgegrenzt sind und einen ca 1 mm breiten, unverändert grünen zentralen Teil umgeben. Allmählich vergrössert sich dieser Ring, indem am distalen Rande des Ringes immer neue Zellen mit der Anthocyaninbildung beginnen, nach innen zu aber ein Abbau des Anthocyanins stattfindet. Die zentralen Teile sterben auch bei dem *Ramularia*-Typus bald ab, es bleibt jedoch stets zwischen diesem abgestorbenen Teil und dem anthocyaninführenden Hofe ein schmaler grüner Ring.

Die beiden oben beschriebenen Fälle sind in Fig. 6 schematisch wiedergegeben (vergl. auch Fig. 3 u. 4).

In den Fällen, wo die infizierten Blätter noch das Frühlingsanthocyanin führen, verläuft die Fleckenbildung eigentlich so wie bereits beschrieben, doch weil die Blattfläche rotbraun gefärbt ist, so sind die infizierten Stellen anfangs bei dem *Septoria*-Typus nur durch ihre hellere rote Färbung bemerkbar (durch Chlorophyllabbau hervorgerufen), die *Ramularia*-Flecke aber treten als grüne rundliche Flecke auf der geröteten Blattfläche hervor. Das für sie charakteristische Aussehen erlangen sie erst nachher, wenn die Blattspreite grün geworden ist. In derartigen Fällen ist es oft unmöglich zu entscheiden, ob die Pilzinfektion Anthocyaninbildung hervorgerufen, oder aber nur den Anthocyaninabbau verzögert oder verhindert hat. In vielen derartigen Fällen sind die Hauptmengen von Anthocyanin, die die Umgebung der infizierten Stellen enthält, vom Frühling her erhalten. Besonders bei den *Puccinia*-Arten ist das eben beschriebene Verhalten häufig. Der Fall wurde beobachtet bei: *Puccinia poarum*, *P. dioicae*, *P. caricis*, *P. graminis*, *P. crepidis*, *P. glechomatis*, auch bei *Ramularia gei*, *Septoria hepaticae* u. a.

Besonders deutlich ist das Beibehalten des Anthocyanins in der Umgebung von infizierten Blatteilen bei *Puccinia poarum*, *P. dioicae* und einigen anderen Arten. Auf Fig. 5 sind junge Blätter von *Tussilago farfara* abgebildet, die von *Puccinia poarum* befallen sind. Es sind die anthocyaninführenden Ringe zu sehen,

ausserdem haben die Flecke noch eigenartige Schatten, die breiter werdend sich von dem Fleck bis zum Blattrande erstrecken. Diese „Schatten“ sind dadurch entstanden, dass die Infektion den Abbau von Anthocyanin in diesen Sektoren verhindert hat. Der „Schatten“ wird im Laufe der Zeit kürzer, er reicht nicht mehr bis zum Blattrande, zuletzt verschwindet er.

---

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen sich kurz so zusammenfassen:

1. Die Pilzinfektion verursacht oft Stauung von Assimilaten, die bei genügender Lichtwirkung Anthocyaninbildung verursachen können. Diese ist im höchsten Grade abhängig von den Pigmentkombinationen, die bei der Wirtspflanze auftreten, denn die Pilzinfektion kann nur bei solchen Pflanzen Anthocyaninbildung hervorrufen, die auch normalerweise an bestimmten Standorten und in bestimmten Entwicklungsstadien ihrer Blätter Anthocyanin ausbilden.
  2. Die anatomische Lokalisation des Pigmentes — sowohl die normale wie die durch Pilzinfektion ausgelöste — ist aus der oben gegebenen Tabelle (p. 28) ersichtlich. Im allgemeinen ist ein Zusammenhang zwischen der normalen Lokalisation und der Lokalisation in den infizierten Pflanzenteilen unverkennbar (vergl. p. 31).
  3. Eine Pilzinfektion ist nicht imstande, Anthocyaninbildung bei Albinos (anthocyaninfreien Formen Zellsaftpigmente führender Arten) auszulösen. Auch an stark beschatteten Pflanzenteilen kann die Anthocyaninbildung ausbleiben.
  4. Es wurden zwei Typen von Ringbildung gefunden: *Septoria*-Typus; *Ramularia*-Typus (vergl. Fig. 6).
-