**Zeitschrift:** Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 12 (1959)

**Artikel:** Die Rostpilze Mitteleuropas mit besonderer Berücksichtigung der Schweiz

**Autor:** Gäumann, Ernst

**Kapitel:** 10. Gattung : Chrysomyxa Unger

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-821064

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 13.07.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

vernichtenden Pandemie auswachsen kann, wenn in einen latent gefährdeten Raum, im vorliegenden Falle in das natürliche Ribes-Areal, ein anfälliger Zwischenwirt eingebracht wird.

Epidemiologisch ist an diesem Beispiel wichtig, daß der Blasenrost durch den Export der Weymouthskiefer aus Nordamerika nach Europa gewissermaßen gegenläufig aus der Alten Welt in die Neue herübergeholt wurde. Es ist einleuchtend, daß derartige Erfahrungen nicht nur gegen den Import fremder Pflanzenarten, sondern ebensosehr gegen den Export eigener Pflanzenarten sprechen.

Trotz des alarmierenden Verlaufes der Blasenrostepidemie während der ersten Jahrzehnte ist das Schicksal der Weymouthskiefer in Europa doch nicht besiegelt. Progressive Epidemien pflegen bei Pflanzenkrankheiten bilateral zu verlaufen: sie greifen anfänglich verheerend um sich und flauen dann aus Ursachen, die über den Rahmen dieses Aufsatzes hinausgehen, in spätern Jahrzehnten zu einem konstanten Wert ab. Dieser säkulare Zyklus wurde auch vom Weymouthskiefernblasenrost abgewandelt; nur läßt er sich hier aus technischen Gründen nicht zahlenmäßig belegen.

## 3. Familie. Chrysomyxaceen

Die Chrysomyxaceen stehen stammesgeschichtlich wohl neben den Cronartiaceen (S. 9); sie besitzen jedoch «modernere» Aecidien mit einer einschichtigen Pseudoperidie und nackte, nicht von einer Pseudoperidie bedeckte Uredolager. Sie sind, wie die Cronartiaceen, in unserem Gebiet durch eine einzige Gattung vertreten, nämlich durch die Gattung *Chrysomyxa* Ung. selbst.

### 10. Gattung. Chrysomyxa Unger

(Teleutosporen einzellig, mit farbloser Wand, in zuweilen verzweigten Ketten abgeschnürt und seitlich zu gelatinösen Polstern vereinigt. Uredolager ohne Pseudoperidie. Uredosporen in Reihen gebildet, mit farbloser Wand.)

Die europäischen makrozyklischen Formen der Gattung *Chrysomyxa* leben in ihrer Dikaryophase, soweit bis jetzt bekannt, nur auf Vertretern der Bicornes und bilden ihre Aecidien auf *Picea*-Arten; die mikrozyklischen Formen sind in Europa auf den ursprünglichen Aecidienwirt, *Picea*, beschränkt.

Wir gliedern die für unser Gebiet in Betracht fallenden Arten nach dem Ort des Auftretens der Aecidien; beim Formenkreis der *Chrysomyxa rhododendri* werden die Aecidien von lokalisierten oder systemischen Myzelien auf den Fichtennadeln ausgebildet, beim Formenkreis der *Chrysomyxa pyrolatum* von mehr oder weniger systemischen Myzelien auf den Fichtenzapfenschuppen.

#### 1. Formenkreis der Chrysomyxa rhododendri (de Candolle) de Bary

(*Chrysomyxa*-Arten, die ihre Aecidien meist auf mehr oder weniger lokalisierten Myzelien auf den Nadeln von Coniferen, in unserem Falle von *Picea*, und ihre Teleutosporen auf Ericaceen ausbilden, und ihre Rückbildungsformen mit Teleutosporen auf *Picea*.)

Wir gliedern den vorliegenden Formenkreis folgendermaßen:

| | |
|---|---|
| Euformen | |
| Teleutosporen auf Arten der Gattung *Rhododendron* | *Chrysomyxa rhododendri* (DC.) deBy. (S. 94) |
| *Ledum* | |
| Aecidienmyzel in den Fichtennadeln lokalisiert. Aecidiosporen 19–27 $\mu$ lang, 16–21 $\mu$ breit | *Chrysomyxa ledi* (Alb. et Schw.) deBy. (S. 96) |
| Aecidienmyzel systematisch in den Fichtentrieben, diese deformierend. Aecidiosporen 28–52 $\mu$ lang, 21–30 $\mu$ breit | *Chrysomyxa Woronini* Tranzsch. (S. 98) |
| *Empetrum* | *Chrysomyxa empetri* (Pers.) Schroet. (S. 99) |
| Leptoform | |
| Teleutosporen auf Picea-Arten | *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Ung. (S. 101) |

## **Chrysomyxa rhododendri** (de Candolle) de Bary

Spermogonien zwischen und neben den Aecidien unregelmäßig verteilt, kugelig, größtenteils eingesenkt, mit enger, etwas nach außen vorgewölbter Mündung, ohne hervorragende Periphysen, blaß rotgelb, später braun. Spermatien klein, ellipsoidisch.

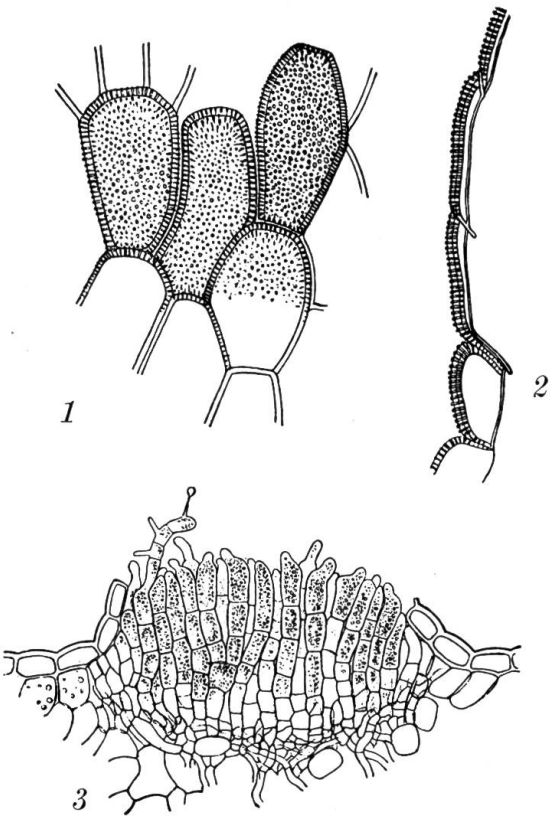


Abb. 81. *Chrysomyxa rhododendri* (DC.) de By. *1* Stück der Pseudoperidie eines Aecidiums, von der Innenseite gesehen. *2* Radialer Längsschnitt durch den untern Teil der Pseudoperidie; die konvexe Seite ist die Innenseite; die untersten Zellen sind noch nicht voll entwickelt. *3* Reifes Teleutosporenlager bei Beginn der Keimung. *1* und *2* Vergr. 450, *3* Vergr. 100. (Nach DE BARY, 1879.)

Aecidien als häutige, stark zusammengedrückte, in der Längsrichtung des Blattes verlängerte Säcke oder Röhrchen (von bis 3 mm Länge) aus gelbverfärbten Querzonen der Nadeln hervorbrechend, bei der Reife unregelmäßig aufreißend. Pseudoperidienzellen von der Fläche polygonal, mit 4-5 $\mu$ dicken Scheidewänden, im Radialschnitt der Pseudoperidie konvex-konkav; Konkavseite der Wand außen gelegen, dünn, glatt; Konvexseite innen, dicker, mit einer Struktur stärker lichtbrechender Stäbchen, die eine echte Warzenbildung hervorruft; Querwände dünn, schief, dachziegeliges Übereinandergreifen der Zellen bewirkend. Aecidiosporen ellipsoidisch, 17–45, meist 21–25 $\mu$ lang, 12–22, meist 17–21 $\mu$ breit; mittlere Länge 23,4 $\mu$, mittlere Breite 20,0 $\mu$. Wand 1,5–2 $\mu$ dick und, mit Ausnahme eines nicht immer sichtbaren glatten Längsstreifens, von kleinen, jedoch kräftigen stäbchenförmigen Warzen, deren Abstand etwa 1 $\mu$ beträgt, ziemlich dicht besetzt. Inhalt orangefarben.

Uredolager meist auf der Unterseite der Blätter, rundlich oder länglich, zerstreut oder in Gruppen, auf braunen oder roten Flecken, zuweilen auch auf den Zweigen. Uredosporen in Ketten mit

Zwischenzellen, oval bis ellipsoidisch oder unregelmäßig, 15–34 $\mu$ lang, 13–22 $\mu$ breit. Wand 1–2 $\mu$ dick, durch Stäbchenstruktur, die den größten Teil der Wanddicke einnimmt, dicht warzig; Warzen etwas ungleich, gegen 1,5 $\mu$ voneinander entfernt. Keimporen undeutlich. Inhalt orangefarben.

Teleutosporenlager meist blattunterseits, braunrot, länglich oder rundlich, meist in Gruppen. Teleutosporen zylindrisch-prismatisch, 20–30 $\mu$ lang, 10–14 $\mu$ breit, in der Mitte des Lagers zu 4–6zelligen Reihen vereinigt. Wand farblos, dünn, mit Ausnahme einer ringförmigen Verdickung der Endfläche der obersten Zelle.

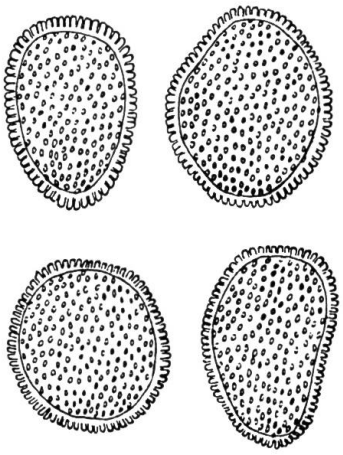

Abb. 82. *Chrysomyxa rhododendri* (DC.) deBy. Aecidiosporen von *Picea excelsa* (Lam.) Lk. Vergr. rund 1000. (Nach SAVULESCU, 1953.)

Entwicklungsgang: Hetereuform.

Als Wirtspflanzen sind experimentell nachgewiesen
für den Haplonten: *Picea excelsa* (Lam.) Link;
für den Dikaryophyten: *Rhododendron ferrugineum* L. und *Rhododendron hirsutum* L.

Biologie. Der Entwicklungsgang der *Chrysomyxa rhododendri* ist durch DE BARY (1879) klargelegt und durch KLEBAHN (1905) bestätigt worden. Die Teleutosporen keimen im Frühsommer etwa vor und während der Blütezeit der Alpenrosen (Juni, Juli). Gelangen die Basidiosporen auf die um diese Zeit aus den Knospen hervorbrechenden jungen Fichtennadeln, so bohren sich ihre Keimschläuche in die Epidermis ein. Zehn Tage nach der Infektion erscheinen die ersten Spermogonien. Ende Juli, in höhern Lagen im August und September, sind die Aecidien reif. Die Keimschläuche der Aecidiosporen dringen in die Spaltöffnungen erwachsener Alpenrosenblätter ein und bilden dort ein überwinterndes Myzel, an dem zunächst Uredo- und im folgenden Frühjahr Teleutosporenlager gebildet werden. Durch die Uredo kann sich der Pilz in den Alpen auch außerhalb der Fichtengebiete und auf angepflanzten Alpenrosen auch außerhalb der Alpen erhalten und verbreiten. Der Pilz ist denn auch auf den Alpenrosen und, im Bereich des Alpenrosengürtels, auf den Fichten geradezu gemein.

Die Aecidiosporen reifen im Hochsommer oft in so großer Menge, daß ein rostbefallener Baum beim Schütteln in eine gelbrote Wolke gehüllt wird. OECHSLIN (1927) fand anfangs September in der alpinen Region des Kantons Uri rötlichen Schnee, verursacht durch die Aecidiosporen der *Chrysomyxa rhododendri*.

Ob auch das Aecidienmyzel (außer dem dikaryontischen Myzel in den Alpenrosenblättern) in den Fichtennadeln überwintern kann, ist noch ungewiß; man beobachtet gelegentlich Aecidien auf vorjährigen Nadeln; doch läßt es sich nicht entscheiden, ob sie von diesjährigen Neuinfektionen oder von überwinterten Myzelien herrühren; persönlich möchte ich eher letzteres für wahrscheinlich halten.

Der Pilz scheint weder in der Haplo- noch in der Dikaryophase streng spezialisiert zu sein; so berichtet MAGNUS (1906, 1907) über Aecidienfunde in den Dolomiten auf der nordamerikanischen *Picea pungens* Engelm. var. *glauca* hort., also auf einem für den Pilz völlig neuen Wirt; denn *Chrysomyxa rhododendri* ist erst in neuester Zeit in die Vereinigten Staaten eingeschleppt worden. In ähnlicher Weise werden *Picea morinda* Link und die der *Picea excelsa* äußerst nahestehende *Picea obovata* Ledeb. als Aecidienwirte genannt.

Anderseits kann die Uredo in Handelsgärtnereien und in botanischen Gärten auf die verschiedensten Rhododendren übergehen; als zusätzliche Wirte werden beispielsweise angegeben *Rhododendron dauricum* L., *Rhododendron indicum* (L.) Sw., *Rhododendron intermedium* Tausch = *Rhododendron ferrugineum* × *hirsutum*, *Rhododendron Kaempferi* Planch., *Rhododendron kiusianum* Mak., *Rhododendron Kotschyi* Simk. = *Rhododendron myrtifolium* Schott. et Kotschy, *Rhododendron lapponicum* L., *Rhododendron linearifolium* Mak., *Rhododendron maximum* L., *Rhododendron Oldhami* Max., *Rhododendron ponticum* L. = *Rhododendron myrtifolium* Lodd. und *Rhododendron suave* hort.

Auf ostasiatischen Rhododendren sind, entsprechend dem Verbreitungszentrum der Gattung, weitere *Chrysomyxa*-Arten beschrieben worden, die z. T. ebenfalls auf *Picea* hinüberwechseln, so eine opsis-Form, die *Chrysomyxa expansa* Dietel mit Aecidien auf *Picea jezoensis* Carr. und Teleutosporen auf *Rhododendron Degronianum* Carr. und *Rhododendron Fauriae* Franch., und, als mutmaßliche Euform mit noch unbekanntem Entwicklungsgang, die *Chrysomyxa alpina* Hiratsuka (1929) auf *Rhododendron chrysanthum* Pall. Man wird auf importierten Rhododendren auch auf diese Arten achten müssen.

Der durch die *Chrysomyxa rhododendri* in unsern Bergen verursachte Schaden ist weit geringer, als der Laie auf das Auge hin schätzen würde. Zwar tritt der Pilz nach schneereichen Jahren, wenn die Alpenrosenblätter nicht unter Kälte und Trockenheit gelitten haben, in reinen Fichtenbeständen epidemisch auf, und zwar meist stärker auf der Schatt- als auf der Sonnseite. Die stark befallenen Nadeln gehen nach der Reife der Aecidien ein und fallen ab, so daß die Fichten, sämtlicher Jungnadeln beraubt, dünn benadelt, wie erfroren, stehen, und so können schwächere Exemplare, wenn sich die Epidemien während mehrerer Jahre wiederholen, tatsächlich auf geringen, flachgründigen Standorten eingehen. Von diesen Ausnahmen abgesehen, ist jedoch der Schaden am jährlichen Holzzuwachs, in Geld ausgedrückt, klein. Oechslin (1927) nimmt an, daß im starken Epidemiejahr 1926 im Kanton Uri rund ein Drittel des nutzbaren Fichtenwaldgebietes vom Pilz befallen wurde, also rund 3000 ha. «Zählen wir den Anteil des Jungnadelwerkes an einem Baum mit 20% aus und den mittlern Anteil der Fichte in den vom Rost befallenen Beständen mit 85% (15% entfallen auf Föhre, Lärche und Arve), so erhalten wir bei durchschnittlich 1,3 $m^3$ Zuwachs per Jahr und ha bestocktem Wald einen Gesamtzuwachs für 3000 ha pro 1926 von 3900 $m^3$, davon entfallen auf die Fichte 85%, zirka 3300 $m^3$, von denen 20% = 660 $m^3$ vom Jungnadelwerk normalerweise erzeugt werden und pro 1926 ausfielen. Zu Fr. 5.— per $m^3$ – es handelt sich hier um hochgelegene, fast ohne Abfuhr bestehende Wälder – ergibt sich ein Gesamtschaden von Fr. 3300.—. Wenn man nun bedenkt, daß der letzte Chrysomyxa-Schaden im Jahre 1916 sich einstellte, also vor 10 Jahren, der letztjährige Schaden demnach auf 10 Jahre verteilt werden kann, dann darf man sicherlich nicht mehr von einem die Waldwirtschaft störenden Wertschaden sprechen.»

Verbreitungsgebiet: Eurasien; in Nordamerika in neuester Zeit eingeschleppt.

### **Chrysomyxa ledi** (Albertini et Schweinitz) de Bary

Spermogonien kugelig, 60–128 $\mu$ breit, 45–125 $\mu$ hoch, subepidermal, eingesenkt, orangefarben, einzeln oder in kleinen Gruppen.

Aecidien auf gelben Flecken der Nadeln in einer oder zwei Längsreihen. Pseudoperidie zylindrisch mit unregelmäßig gezähntem Rande, bis 3 mm lang; Zellen von der Fläche gesehen polygonal, mit zusammen etwa 7–8 $\mu$ dicken Scheidewänden, im Radialschnitt der Pseudoperidie bikonkav; Außenwand dünn, glatt, Innenwand etwas dicker, mit Stäbchenstruktur, die das entgegengesetzte optische Bild liefert wie die gewöhnliche Warzenskulptur, d.h. die Wand erscheint von der Fläche wie ein hervorragendes Netz mit vertieften Maschen; Querwände senkrecht zur Pseudoperidienwand dick, mit konvex in das Lumen vorspringender Mitte. Aecidiosporen in Ketten mit Zwischenzellen, rundlich oder ellipsoidisch bis länglich, 19–27 $\mu$ lang, 16–21 $\mu$ breit. Wand etwas dicker als bei *Chrysomyxa rhododendri*, etwa 2–2,5 $\mu$ dick, durch Stäbchenstruktur feinwarzig. Warzenabstand 1 $\mu$ oder wenig mehr; ohne deutliche Keimporen. Ansatzstelle der untern Zwischenzelle von einem scharfen Rande umsäumt.

Uredolager auf der Unterseite der Blätter, klein, anfangs pustelförmig, oft ringförmig gestellt, später zusammenfließend, gelbrot, schnell verblassend, oberseits gelblich verfärbte Flecken hervorrufend, ohne Pseudoperidie, aber am Grunde von einem pseudoparenchymatischen Gewebe aus weitlumigen, reihenweise gestellten Zellen umgeben. Uredosporen in Ketten mit Zwischenzellen, ellipsoidisch oder eiförmig, oft etwas polyedrisch, 17–31 $\mu$ lang, 14–27 $\mu$ breit. Wand 2–3,5 $\mu$ dick, farblos, durch Stäbchenstruktur, die mindestens $^3/_4$ der Dicke einnimmt, warzig, Warzenabstand etwa 1,5 $\mu$; ohne deutliche Keimporen.

Teleutosporenlager flach, blutrot, blattunterseits. Teleutosporen-Reihen meist 5–6fächerig, 70–90 $\mu$ lang, 13–15 $\mu$ breit. Wand farblos, glatt. Inhalt orangefarben. Basidiosporen eiförmig, etwa 11 $\mu$ lang und 7 $\mu$ breit; Inhalt orangefarben.

Entwicklungsgang: Hetereuform.

Als Wirtspflanzen sind experimentell nachgewiesen

für den Haplonten: *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. = *Picea alba* Lk., *Picea Engelmanni* (Parry) Engelm., *Picea excelsa* (Lam.) Lk., *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. und *Picea rubens* Sarg. = *Picea rubra* (duRoi) Dietr.;

für den Dikaryophyten: *Ledum groenlandicum* Oed. und *Ledum palustre* L.

Biologie. Entwicklungsgang und Wirtswechsel der *Chrysomyxa ledi* wurden von DE BARY (1879) klargelegt und seither durch KLEBAHN (1902, 1903), FRASER (1911, 1912), ARTHUR (1912) und teilweise durch LIRO (1907) bestätigt und erweitert.

Die Aecidiosporen (*Peridermium abietinum* Thuem.) infizieren im Juli oder August die jungen *Ledum*-Blätter und wachsen zu einem dikaryontischen Myzel aus, das Uredolager bildet und überdies im Blattgewebe den Winter überdauert. Die Teleutosporen reifen im Frühjahr auf diesen letztjährigen Blättern und sind nach dem Leptotypus sogleich keimfähig. Daneben können im Frühjahr und später neue Uredolager entstehen, die den Pilz auch ohne den Wirtswechsel erhalten; er ist also nicht obligat wirtswechselnd; deshalb wird er beispielsweise in Lappland, weit entfernt von allen Fichtenvorkommen, gefunden, und zwar, soweit bekannt, nie mit Teleutosporen, sondern nur im Uredostadium.

Verbreitungsgebiet: Die gesamte nördliche Erdhälfte.

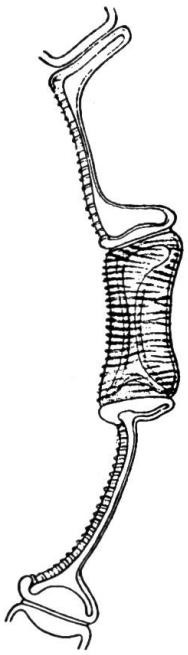

Abb. 83. *Chrysomyxa ledi* (Alb. et Schw.) deBy. Radialer Längsschnitt durch den untersten Teil der Pseudoperidie eines Aecidiums. Die konvexe Seite ist die Außenseite. Vergr. 600. (Nach DE BARY, 1879.)

Spermogonien nicht näher beschrieben.

Aecidien (*Aecidium corruscans* Fr.) auf den jungen, eben hervorbrechenden Trieben, diese deformierend, ferner die Nadeln völlig bedeckend, im übrigen nicht näher beschrieben. Aecidiosporen 27–66, meist 33–62 $\mu$ lang, 16–45, meist 21–30 $\mu$ breit.

Uredolager auf kleinen hexenbesenartigen Mißbildungen, denen der *Chrysomyxa ledi* sonst gleich sehend. Uredosporen denen der *Chrysomyxa ledi* ähnlich sehend.

Teleutosporenlager im Frühjahr die Unterseite der aus den Knospen hervortretenden jungen Blätter dicht überziehend. Teleutosporen nicht näher beschrieben, denen der *Chrysomyxa ledi* gleich sehend.

Entwicklungsgang: Hetereuform.

Als Wirtspflanzen werden vermutet
für den Haplonten: *Picea excelsa* (Lam.) Lk., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Picea Mariana* (Mill.) B.S.P. und *Picea pungens* Engelm.;
für den Dikaryophyten: *Ledum groenlandicum* Oeder und *Ledum palustre* L.

Abb. 84. *Chrysomyxa Woronini* Tranzsch. Durch das Aecidienmyzel deformierter Fichtenzweig. Vergr. 3. (Nach Joerstad, 1937.)

Biologie. Die *Chrysomyxa Woronini* wurde von Tranzschel (1903) hauptsächlich wegen ihres abweichenden biologischen Auftretens von der *Chrysomyxa ledi* abgetrennt. Während nämlich die *Chrysomyxa ledi* in beiden Kernphasen lokalisierte Myzelien ausbildet, wachsen bei der *Chrysomyxa Woronini* sowohl Haplont als auch Dikaryophyt systemisch und perennieren wahrscheinlich in ihrem Wirt. Die jungen Fichtentriebe bleiben unter dem Einfluß des Pilzes kurz, fleischig verdickt und gedrängt; sie haben in der frühesten Jugend, beim Erscheinen der Spermogonien, einen süßlichen Geschmack und gelten deshalb in Nordschweden und Finnland als eßbar. Später sind die fleischig verdickten Nadeln, ähnlich wie die Weißtannennadeln beim Befall durch die *Melampsorella caryophyllacearum*, auf ihrer ganzen Unterseite dicht mit Aecidien besetzt, deren Sporen dem Hexenbesen eine auffallende orangegelbe Farbe verleihen. Das haploide Myzel der *Chrysomyxa Woronini* auf *Picea excelsa* steht also zu demjenigen der *Chrysomyxa ledi* in einem ähnlichen Verhältnis wie, auf *Berberis vulgaris*, das Myzel der *Puccinia arrhenatheri* zu demjenigen der *Puccinia graminis*.

Immerhin ist der Wirtswechsel und der Entwicklungsgang der *Chrysomyxa Woronini* noch nicht experimentell klargelegt, sondern er wird nur auf Grund von Feldbeobachtungen vermutet; Tranzschel (1905, 1907) erhielt sogar unsichere Ergebnisse, wobei er jedoch annimmt, daß in den Fällen, wo *Picea excelsa* atypisch befallen wurde, Verunreinigungen durch die *Chrysomyxa ledi* vorgelegen haben. So hält denn Liro (1907, 1908) auf Grund zahlreicher Infektionsversuche die *Chrysomyxa Woronini* und die *Chrysomyxa ledi* überhaupt nur für Erscheinungsformen ein und desselben Pilzes, je nachdem das Myzel in nahezu ausgewachsene

Gewebe gelange und deshalb lokalisiert bleibe oder in junge Knospen eindringe und sich dort systemisch entwickeln könne. Diese Deutung wird jedoch von KLEBAHN (1905, 1914), JOERSTAD (1934, 1937), SAVILE (1955) u.a. abgelehnt. Jedenfalls ist, neben der abweichenden geographischen Verbreitung, zu beachten, daß die Aecidiosporen der echten *Chrysomyxa Woronini* deutlich größer sind als diejenigen der *Chrysomyxa ledi*.

Verbreitungsgebiet: Nordeuropa und Canada.

Bemerkungen. Eine dritte *Ledum* bewohnende *Chrysomyxa*, *Chrysomyxa ledicola* (Peck) Lagh., bildet ihre Uredo- und Teleutosporenlager, im Gegensatz zu den beiden eben besprochenen Arten, nur auf der Blattoberseite aus; sie ist rein nordamerikanisch. Ihr Wirtswechsel wurde von FRASER (1911, 1912) festgestellt, mit lokalisiertem Aecidienmyzel auf *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. = *Picea alba* Lk. und Uredo- und Teleutosporen auf *Ledum groenlandicum* Oed. = *Ledum latifolium* Ait.

Ebenfalls aus Nordamerika, dem Entwicklungszentrum der Gattung, ist auf *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spreng. eine Mikroform, *Chrysomyxa arctostaphyli* Dietel, beschrieben worden. Obschon diese mikrozyklische Form zweifelsohne mit einer makrozyklischen Form korreliert ist, wurde diese nach ARTHUR (1934) noch nicht gefunden. Einzigartig ist ferner, daß die Mikroform in diesem Falle sich nicht auf den Aecidienwirt, *Picea*, zurückzog, wie dies der TRANZSCHELschen Regel entsprochen hätte, sondern auf den Wirt des Dikaryophyten, dies immer unter der Annahme, daß die Stammform von *Arctostaphylos* auf *Picea* hinübergewechselt habe. Somit ist hier dieselbe Beschränkung auf den (mutmaßlichen) Teleutosporenwirt erfolgt wie in Ostasien bei der *Chrysomyxa himalensis* Barclay, die, ebenfalls nur Teleutosporen bildend, nur auf *Rhododendron*-Arten lebt.

### **Chrysomyxa empetri** (Persoon) Schroeter

Spermogonien auf diesjährigen Nadeln, auf beiden Seiten, einreihig, gelblich, später rötlichbraun, leicht vorstehend, ohne Mündungsperiphysen, subepidermal, 135–162, meist etwa 145 $\mu$ breit, 108–135, meist 125 $\mu$ hoch. Konidienträger unverzweigt. Spermatien nahezu kugelig oder ellipsoidisch, 5–10 $\mu$ lang, 5–7 $\mu$ breit, in einer farblosen Flüssigkeit ins Freie gepreßt.

Aecidien auf diesjährigen Nadeln, gelb, auf beiden Seiten, einreihig, auf gelb verfärbten Bändern der infizierten Nadeln, im Querschnitt elliptisch bis nahezu kugelig, 0,5–1,5 mm breit, 0,5–2 mm hoch. Pseudoperidie farblos, am Scheitel aufreißend. Pseudoperidienzellen polygonal, in der Längsrichtung gestreckt, 32 bis 76 $\mu$ hoch, 19–54 $\mu$ breit; Außenwand glatt, nahezu 1 $\mu$ dick; Innenwand ziemlich grob warzig, 4–6 $\mu$ dick. Aecidiosporen gelb, ellipsoidisch oder eiförmig, seltener nahezu kugelig, 27–54, meist etwa 42 $\mu$ lang, 22–32, meist 27 $\mu$ breit. Wand dicht und ziemlich grob warzig, Warzen zur Zeit der Reife mehr oder weniger abfallend, hyalin, 1,5–2 $\mu$ dick.

Uredolager auf der (morphologischen) Oberseite der Blätter (wegen der Einrollung der Blätter in der Regel auf dem nach unten gerichteten Teile), klein, meist in der Längsrichtung des Blattes verlängert, anfangs von der blasig aufgetriebenen Epidermis bedeckt, orangefarben. Uredosporen in kurzen Ketten mit Zwischenzellen, ellipsoidisch oder länglich, dabei meist etwas polyedrisch, 27–48 $\mu$ lang, 21–28 $\mu$ breit. Wand farblos, etwa 2 $\mu$ dick, durch Stäbchenstruktur, die fast die ganze Wanddicke einnimmt, deutlich warzig; Warzenabstand etwa 1,5 $\mu$. Das Hyphengewebe, welches das Sporenlager umgibt, geht nach oben in eine wenig auffällige, aus (im Blattquerschnitt) schiefquadratischen Zellen mit gleichmäßig dicken Wänden gebildete Pseudoperidie über, die der Epidermis anliegt und mit dieser vom Sporenlager abgehoben wird; Größe der Zellen 17 : 15 $\mu$, Wanddicke 3–4 $\mu$.

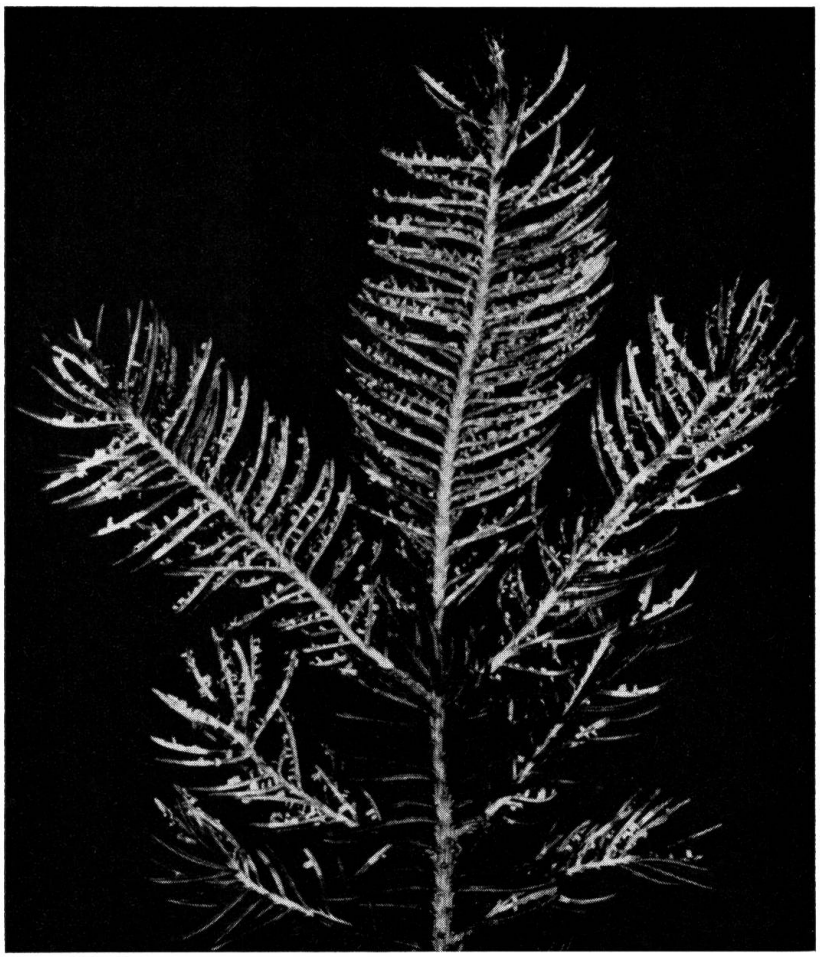

Abb. 85. *Chrysomyxa empetri* (Pers.) Schroet. Aecidien auf den Nadeln von *Picea glauca* (Moench) Voss. Nat. Gr. (Nach FAULL, 1937.)

Teleutosporenlager im Frühjahr oder Frühsommer auf der morphologischen Oberseite der überwinterten Blätter entstehend, zu ein oder zwei oder wenigen in einem Blatt, gelb, krusten- oder kissenartig, wachsig, subepidermal, die überliegende Epidermis zur Zeit der Reife weit aufsprengend und dann gelb bis strohfarben aussehend, verhältnismäßig glatt, kompakt, oft fast so lang wie das Blatt selbst, 0,5–3 mm in der Längsachse. Teleutosporen mit gelbem Inhalt, zu 3–6 in einer bis 150 $\mu$ langen Kette ohne Zwischenzellen, glatt, dünnwandig, hyalin, mehr oder weniger abgeplattet, 19–24 $\mu$ lang, 18–21 $\mu$ breit, ohne weiteres bei der Reife in situ keimend, und zwar apikal beginnend. Basidien blaß gelb, schwach bis stark gebogen, typisch vierzellig, 7–8 $\mu$ dick und bis 65 $\mu$ lang. Basidiosporen mit gelbem Inhalt, sehr dünnwandig, nahezu kugelig bis schwach ellipsoidisch, 10–15, meist 12 $\mu$ im Durchmesser.

Entwicklungsgang: Hetereuform.

Als Wirtspflanzen wurden von FAULL (1937) experimentell nachgewiesen für den Haplonten: *Picea glauca* (Moench) Voss und *Picea rubens* Sarg., wahrscheinlich auch übergehend auf *Picea excelsa* (Lam.) Lk.;

für den Dikaryophyten: *Empetrum nigrum* L. Ferner werden als Wirte beispielsweise angegeben *Empetrum atropurpureum* Fern. et Wieg., *Empetrum Eamesii* Fern. et Wieg., *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hag. und *Empetrum rubrum* Vahl.

Biologie. Die Teleutosporen werden offenbar nur unter bestimmten, eng umschriebenen klimatischen Bedingungen ausgebildet. FAULL (1937) fand sie in der Provinz Quebec in großer Zahl im Monat Juni in den überwinterten Blättern, vor der Ausbildung der Uredolager; sie keimen (nach dem Leptotypus) sogleich nach ihrer Entstehung und verschwinden schon wieder nach etwa zwei Wochen. Sie wurden deshalb bis heute nur äußerst selten, und zwar vorwiegend im Hohen Norden, beobachtet. In den übrigen Gebieten (der Pilz ist durch ganz Eurasien und Nordamerika verbreitet und kommt auch auf den Falklands-Inseln vor; ARWIDSSON, 1936) scheint sich der Pilz nur durch die Uredo zu propagieren und sich den Winter über durch das perennierende Uredomyzel zu erhalten; er tritt also in der Regel als isolierte Uredo auf.

Verbreitungsgebiet: Die gesamte nördliche Hemisphäre, ferner Falklands-Inseln.

### **Chrysomyxa abietis** (Wallroth) Unger

Teleutosporenlager auf gelb verfärbten Querzonen der Nadeln, polsterförmig, in der Längsrichtung der Nadel mehr oder weniger langgestreckt, braunrot bis orangegelb. Teleutosporen zylindrisch, 20–30 $\mu$ lang, 10–14 $\mu$ breit; Teleutosporenreihen bis 120 $\mu$ lang. Wand dünn, farblos; Inhalt orangefarben.

Entwicklungsgang: Leptoform.

Typuswirt: *Picea excelsa* (Lam.) Lk. = *Abies excelsa* DC. = *Picea Abies* Karst.

Biologie. Die Teleutosporen werden im Herbst in den Nadeln angelegt, reifen im Mai und sind, nach dem Leptotypus, sogleich keimfähig. Die Basidio-

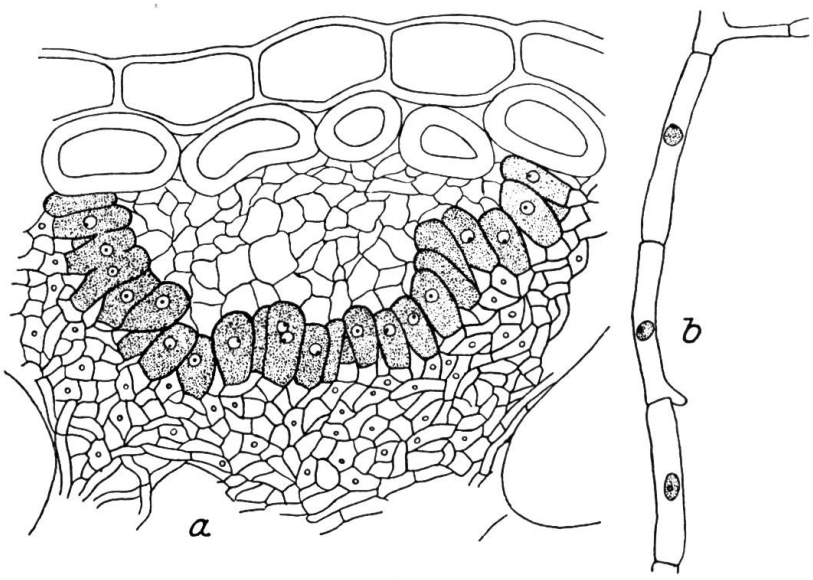


Abb. 86. *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Ung. *a* Anlage eines Teleutosporenlagers, im Beginn der Zellfusionen, *b* vegetative Hyphe. *a* Vergr. 570, *b* 1350. (Nach LINDFORS, 1924.)

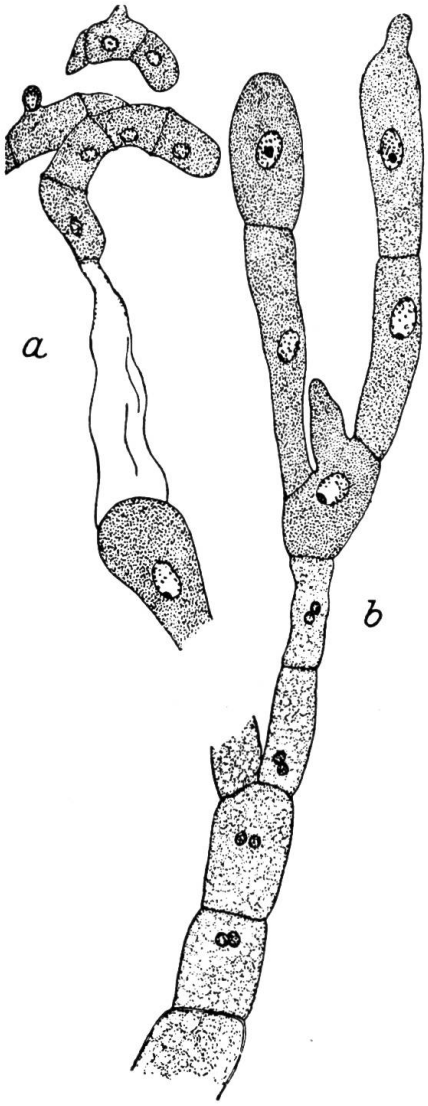


Abb. 87. *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Ung. *a* Basidien in verschiedenen Entwicklungsstadien, *b* paarkernige Zellreihe, aus einer (nicht sichtbaren) Basalzelle entstanden, oben sich zu Teleutosporen entwickelnd. Vergr. 675. (Nach LINDFORS, 1924.)

sporen infizieren unmittelbar wieder junge Fichtennadeln. Bei starkem Befall werden die Nadeln nach dem Auskeimen der Teleutosporen dürr und fallen ab; der Pilz kann deshalb bei unterdrückten Individuen etwelchen Schaden anrichten.

Der zytologische Entwicklungsgang wurde u.a. von KURSSANOV (1915, 1922) und LINDFORS (1924) verfolgt. Das vegetative Myzel in den Fichtennadeln besteht ausschließlich aus einkernigen Zellen (Abbildung 86 *b*). Die Hyphen verknäueln sich unter den Spaltöffnungen zu einem Pseudoparenchym; die unmittelbar an die hypodermale Steinzellenschicht grenzende Partie wird stark vakuolisiert und sinkt zusammen; unter ihr bildet sich eine Schicht von plasmareichen und verhältnismäßig starkwandigen Zellen heraus (Abb. 86 *a*), die paarweise verschmelzen und den Kernpaaren den Ursprung geben. Nach der Kopulation setzt eine Periode starken Wachstums ein und führt zu mitunter verzweigten Ketten von paarkernigen Zellen (Abb. 87 *b*), von denen sich mindestens die distalen zu jungen Teleutosporen umbilden, ihre Kerne verschmelzen lassen und sodann mit einer Basidie auskeimen (Abb. 87 *a*).

Verbreitungsgebiet: Die gesamte nördliche Erdhälfte.

Bemerkungen. In Nordamerika kommt auf *Picea Engelmanni* (Parry) Engelm. eine nahe verwandte Leptoform, die *Chrysomyxa Weirii* Jackson, vor, die sich von der *Chrysomyxa abietis* hauptsächlich durch ihre größern Teleutosporensäulen und ihre kleinern Teleutosporen unterscheidet (WEIR, 1923). Es wird noch zu prüfen sein, ob sich die europäischen Angaben über *Chrysomyxa abietis* auf *Picea Engelmanni* (z.B. Norwegen) und auf *Picea pungens* Engelm. wirklich auf die echte *Chrysomyxa abietis* beziehen oder nicht eher auf die *Chrysomyxa Weirii*.

## 2. Formenkreis der Chrysomyxa pyrolatum (Schweinitz) Winter

(*Chrysomyxa*-Arten mit Aecidien auf mehr oder weniger systemischen Myzelien auf den Zapfenschuppen von Coniferen und Teleutosporen auf Ericaceen und ihre Rückbildungsformen; S. 93.)

Wir gliedern den vorliegenden Formenkreis auf Grund des Entwicklungsganges:

| | |
|---|---|
| Hetereutypus | *Chrysomyxa pyrolatum* (Schw.) Wint. (S. 103) |
| Brachytypus | *Chrysomyxa ramischiae* Lagh. (S. 105) |

**Chrysomyxa pyrolatum** (Schweinitz) Winter

Spermogonien auf der Außenseite der Zapfenschuppen, unter der Epidermis entstehend, zahlreich, flach, zusammenhängende Lager bildend, 600–900 $\mu$ breit, 50–100 $\mu$ hoch, die Oberfläche nicht merklich erhöhend, wenig auffällig.

Aecidien in geringer Zahl, nur zu 1–2 auf der Außenseite der Zapfenschuppen, große längliche oder unregelmäßig runde, blasige Anschwellungen bildend, oft zusammenfließend. Durchmesser bis 5 mm und darüber. Pseudoperidie weiß, in der Regel von mehreren braunroten Schichten des Schuppengewebes überdeckt, anfangs unregelmäßig gewölbt, später zerfallend. Zellen breit ellipsoidisch oder kugelig, locker vereinigt, dicht warzig, den Aecidiosporen ähnlich. Aecidiosporen mit deutlichen Zwischenzellen, ellipsoidisch, 25–36 $\mu$ lang, 20 bis 30 $\mu$ breit; Wand 4–5 $\mu$ dick, farblos, mit großen prismatischen Warzen von 3–4 $\mu$ Durchmesser dicht besetzt. Inhalt orangefarben.

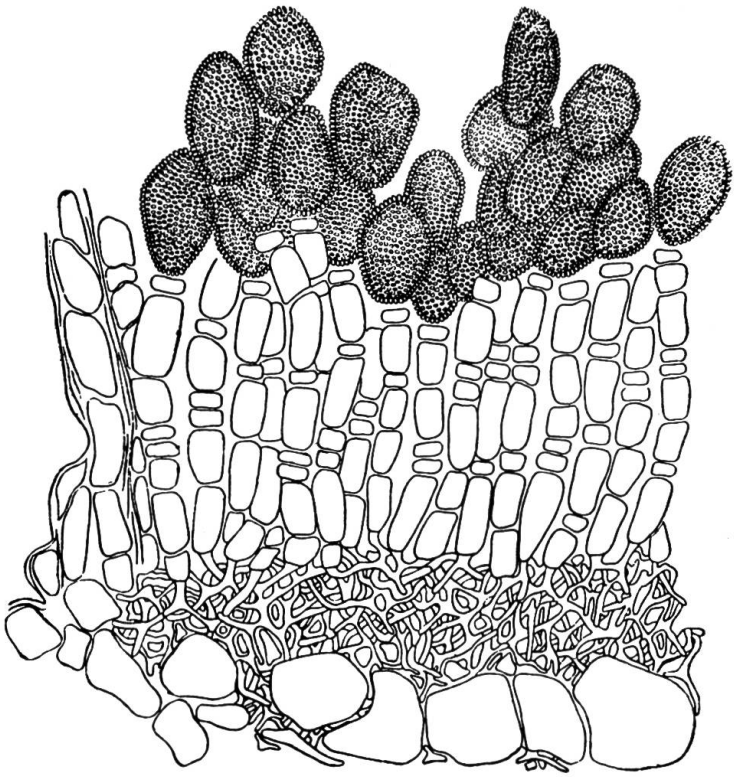

Abb. 88. *Chrysomyxa pyrolatum* (Schw.) Wint. Schnitt durch ein reifes Uredolager auf *Pyrola rotundifolia* L. Vergr. rund 520. (Nach SAVULESCU, 1953.)

Uredolager auf der Blattunterseite, rundlich, früh nackt, von der aufgerissenen Epidermis pseudoperidienartig umgeben, mitunter locker zerstreut, häufiger dicht gedrängt, in Abständen von etwa 1 mm größere Strecken oder die ganze Blattfläche gleichmäßig bedeckend. Uredosporen in Ketten, mit Zwischenzellen, ellipsoidisch bis fast kugelig oder stumpf polyedrisch, 21–28 $\mu$ lang, 18–21 $\mu$ breit. Wand etwa 2 $\mu$ dick, farblos, auffällig grob warzig; Warzen 1,5 $\mu$ groß und größer; Mittelpunkte 2–3 $\mu$ voneinander entfernt, Warzenstruktur gegen $^3/_4$ der Wanddicke einnehmend.

Teleutosporenlager klein, etwa 0,5 mm im Durchmesser, rundlich oder länglich, wachsartig, gelbrot, später blutrot, trocken braun, in Abständen von kaum 1 mm über die untere Blattfläche gleichmäßig verteilt, mitunter fast zusammenfließend. Teleutosporenreihen 100–120 $\mu$ lang, etwa 8 $\mu$ dick. Basidiosporen kugelig, 7–8 $\mu$ im Durchmesser.

Entwicklungsgang: Hetereuform.

Als Wirtspflanzen sind experimentell nachgewiesen
für den Haplonten: Zapfenschuppen von *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. und *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Ferner werden für Europa die Zapfenschuppen

von *Picea excelsa* (Lam.) Lk. als Aecidienwirte vermutet (*Aecidium conorum piceae* Reess);

für den Dikaryophyten: *Pyrola americana* Sweet und *Pyrola elliptica* Nutt. Ferner werden in unserem Gebiet als Wirte angegeben *Pyrola chlorantha* Sw., *Pyrola media* Sw., *Pyrola minor* L., *Pyrola rotundifolia* L. und *Pyrola uniflora* L.

Biologie. Der Wirtswechsel der *Chrysomyxa pyrolatum* wurde schon von Rostrup (1881) für die Aecidien auf den Zapfen von *Picea excelsa* und die Uredo auf *Pyrola minor* vermutet, aber wegen mancher Zufälligkeiten und Mißgeschicke bis auf den heutigen Tag noch nicht expressis verbis sichergestellt. Dagegen hat Fraser (1911, 1912, 1925) für die zwei obengenannten nordamerikanischen *Picea*- und *Pyrola*-Arten den genetischen Zusammenhang experimentell klargelegt.

Der Pilz findet sich, wie schon Liro (1906) feststellte, sehr früh im Jahre, an Blättern, die eben ausgeapert sind. «Sehr auffallend ist auch, daß man keine isolierten Uredohäufchen findet. Tritt der Pilz einmal auf, so ist gleich das ganze Blatt oder ein größerer oder kleinerer Teil desselben dicht mit Uredo- oder Teleutosporenhäufchen besetzt. In der Regel sind alle im Frühjahr aus einer Knospe gebildeten Blätter gleicherweise vom Pilz befallen. Dies alles deutet darauf hin, daß der Pilz ein perennierendes Myzel hat, welches die Blätter in den Knospen jahraus, jahrein infiziert... Eine nähere Untersuchung hat auch bestätigt, daß der Pilz in der Tat mehrjährig ist, d.h. daß er ein perennierendes, in den unterirdischen Teilen der Nährpflanze weiterwachsendes Myzel hat... Das Myzel kommt nicht nur in den Stielen derjenigen Blätter, die Sporenhäufchen tragen, sondern auch in sehr jungen, unterirdischen, weißen, erst im folgenden Jahre Blätter tragenden Ausläufern vor. Die Infektion scheint immer nur in der Erde stattzufinden. Ich habe nämlich eine große Anzahl von den soeben erwähnten jungen Ausläufern mit dem charakteristischen Myzel gesehen, die von ältern, unterirdischen Pflanzenteilen, in welchen ein Myzel nicht zu finden war, gebildet wurden... Die Fähigkeit des Pilzes, wie es scheint, nur die zartesten noch unterirdischen Gewebe der Nährpflanze anzustecken, erklärt, warum die auf den Blättern der verschiedenen *Pyrola*-Arten ausgesäten Uredosporen keine Infektion hervorzurufen imstande waren.» – Über den Einfluß der *Chrysomyxa pyrolatum* auf den Stoffwechsel von *Pyrola rotundifolia* siehe Kurssanov und Medvedeva (1938).

Tab. 1. Differentialmerkmale zwischen der *Chrysomyxa pyrolatum* (Schw.) Wint. und dem *Pucciniastrum pyrolae* (Pers.) Schroet. auf *Pyrola*-Arten.

| Merkmal | *Chrysomyxa pyrolatum* (Schw.) Wint. | *Pucciniastrum pyrolae* (Pers.) Schroet. |
|---|---|---|
| Auftreten der Uredolager | Die ganze Blattfläche oder jedenfalls größere Teile derselben geschlossen bedeckend | Einzeln über die Blattfläche zerstreut oder zu kleinen Gruppen vereinigt |
| Aspekt der Uredolager | Aecidienartig aufreißend | Wegen der Pseudoperidie wachsartig, dem Blatte «aufgesetzt», von bloßem Auge wie geschlossen bleibend |
| Gestalt der Uredosporen | Breit ellipsoidisch, 21–28 $\mu$ lang, 18–21 $\mu$ breit | Langgestreckt, schmal ellipsoidisch, 28–32 $\mu$ lang, 14–16 $\mu$ breit |
| Skulptur der Uredosporen | Auffallend grob warzig | Feinstachelig |

Nach LIRO (1908, S. 458) ist die Zugehörigkeit der *Pyrola uniflora* zur *Chrysomyxa pyrolatum* unsicher, da der betreffende Pilz möglicherweise einen ähnlichen Entwicklungsgang besitzt wie die *Chrysomyxa ramischiae* Lagh. (S. 105).

Zur leichtern Unterscheidung der Uredo der *Chrysomyxa pyrolatum* (Schw.) Wint. von derjenigen des *Pucciniastrum pyrolae* (Pers.) Schroet., das ja z. T. dieselben *Pyrola*-Arten bewohnt, diene der Schlüssel der Tabelle 1.

Von den ebenfalls Fichtenzapfenschuppen bewohnenden Aecidien der *Thekopsora areolata* unterscheiden sich die Aecidien der *Chrysomyxa pyrolatum* durch ihre geringere Zahl, durch ihre lockere, hinfällige Pseudoperidie und ihre größern und anders skulptierten Aecidiosporen.

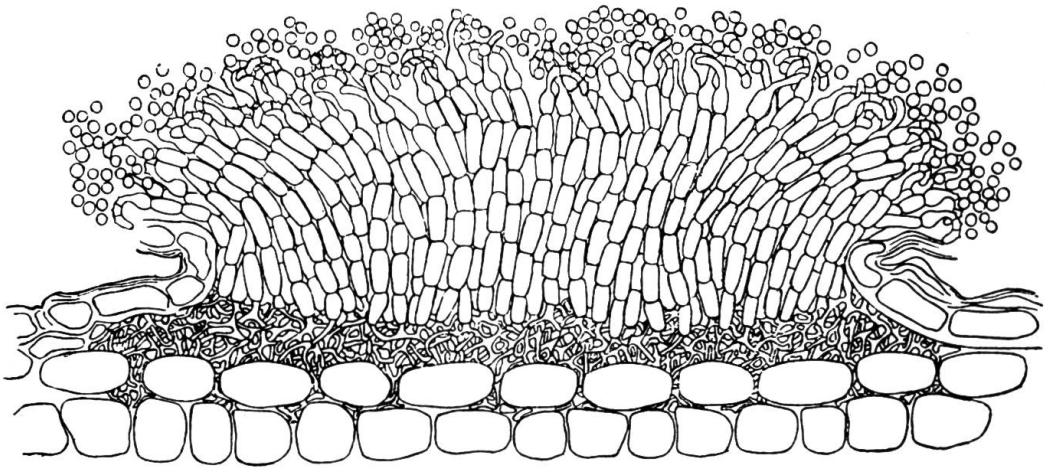

Abb. 89. *Chrysomyxa pyrolatum* (Schw.) Wint. Schnitt durch ein Teleutosporenlager auf *Pyrola rotundifolia* L. mit keimenden Teleutosporen. Vergr. rund 125. (Nach SAVULESCU, 1953.)

Verbreitungsgebiet: Eurasien.

Bemerkungen. Der vorliegende Pilz ist allgemein unter der Bezeichnung *Chrysomyxa pyrolae* (de Candolle) Rostrup bekannt. Leider ist diese Kombination, wie LUNDELL und NANNFELDT (1939) feststellten, nomenklatorisch unrichtig; denn das *Aecidium ? pyrolae* von DE CANDOLLE (1815, S. 99) bezieht sich auf den Rost von *Pyrola secunda*, also auf die heutige *Chrysomyxa ramischiae*. Als nächstjüngerer Name hat deshalb die Bezeichnung *Chrysomyxa pyrolatum* (Schweinitz) Winter in die Lücke zu treten.

### **Chrysomyxa ramischiae** Lagerheim

Unterscheidet sich von der *Chrysomyxa pyrolae* durch den Besitz einer doppelten Uredogeneration. Die primäre Uredo tritt im Frühjahr, mit den Teleutosporen, auf und bildet in beschränkter Zahl kleine, dicht gestellte Sori. Die sekundäre Uredo findet sich auf denselben Blättern im Laufe des Sommers, ist nicht von Teleutosporen begleitet und bildet größere, zerstreute Lager. Doch findet man auch im Frühjahr Spuren bzw. Überreste dieser sekundären Uredo auf braunen Flecken der überwinterten Blätter. In den morphologischen Merkmalen der Uredo- und Teleutosporen scheint die *Chrysomyxa ramischiae* von der *Chrysomyxa pyrolatum* nicht faßbar verschieden zu sein.

Entwicklungsgang: Wahrscheinlich autoecische Brachyform.

Typuswirt: *Pyrola secunda* L. = *Ramischia secunda* Garcke.

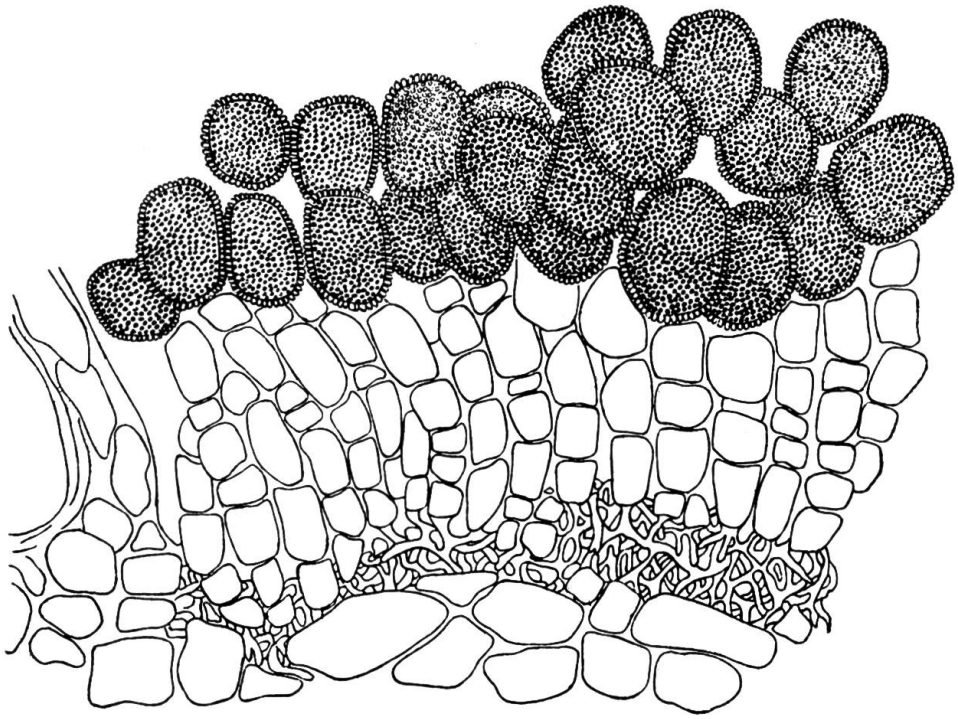

Abb. 90. *Chrysomyxa ramischiae* Lagh. Schnitt durch ein reifes Uredolager auf *Pyrola secunda* L. Vergr. rund 600. (Nach SAVULESCU, 1953.)

Verbreitungsgebiet: Die gesamte nördliche Erdhälfte.

Bemerkungen. Nachdem schon LIRO (1906, 1908) auf das unterschiedliche Auftreten der *Chrysomyxa* auf *Pyrola secunda* und auf *Pyrola rotundifolia* aufmerksam gemacht hatte, trennte LAGERHEIM (1909) die Form auf *Pyrola secunda* spezifisch von der *Chrysomyxa pyrolatum* ab, ging jedoch dabei nomenklatorisch unglücklich vor; denn DE CANDOLLE hat 1815 (S. 99) sein *Aecidium ? pyrolae* gerade für den Pilz auf *Pyrola secunda* geschaffen. Der *Pyrola secunda* bewohnende Pilz ist es also, der lege artis *Chrysomyxa pyrolae* (DC.) Rostr. heißen sollte: die *Chrysomyxa ramischiae* ist, streng genommen, nomenklatorisch ungültig und nur ein Synonym zur *Chrysomyxa pyrolae* s. str. Nachdem sich aber die Bezeichnungsweise seit Generationen eingelebt hat und eine Umtaufung nur Verwirrung schaffen würde, wird man den an sich unrichtigen, bisherigen Namen wohl am besten als nomen specificum conservandum behandeln und gelegentlich einmal einen entsprechenden Beschluß fassen.

## 4. Familie. Coleosporiaceen

Die Coleosporiaceen haben mit den Cronartiaceen und Chrysomyxaceen die blasenförmige Pseudoperidie der Aecidien gemeinsam, die bei der Reife unregelmäßig zerfasert, statt sich, wie bei den Pucciniastraceen und den Pucciniaceen, becherförmig zu öffnen («Blasenrost», «*Peridermium*»: Rindenperidermien bei den Cronartiaceen, Nadelperidermien bei den Chrysomyxaceen und Coleosporiaceen). Auch ihre Uredosporen entstehen noch, wie bei den Chrysomyxaceen, nach Art der Aecidiosporen (von denen sie morphologisch oft kaum zu unterscheiden sind) in kurzen Ketten mit Zwischenzellen (Abb. 91).

Sie stellen wahrscheinlich eine tertiäre Rückbildungsreihe des betreffenden Astes dar. Ihre Teleutosporen sind zwar nach demselben Typus gebaut wie bei den Cronartiaceen und Chrysomyxaceen, entstehen aber nur noch einzeln und