© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III.

Neue Untersuchung der durch Peronospora infestans Casp. hervorgerufenen Krankheit der Kartoffeln.

Von

Ernst Hallier.

Erste Abtheilung.

Es giebt wohl keine Pflanzenkrankheit, welche eine so ungeheure Literatur hervorgerufen hätte, wie diejenige, welche man unter dem Namen der Kartoffelkrankheit schlechthin begreift. Die Kartoffel leidet an zahlreichen Krankheiten, aber keine ist so gefürchtet wie diese; keine tritt häufiger und allgemeiner in so hohem Grade verheerend auf; gegen keine haben sich menschliche Maassregeln so machtlos erwiesen.

Schon dieser eine Grund, dass man genügende Vorbeugungsmaassregeln gegen die Krankheit noch nicht kennt, dürfte genügende Anregung geben zu einer neuen Untersuchung, deren Berechtigung ich überdiess durch den Nachweis der Lückenhaftigkeit aller bisherigen Arbeiten zur Genüge dargethan habe*) in einer kleinen Schrift, in welcher zugleich meine Untersuchungsmethode kurz mitgetheilt und ihre Richtigkeit nachgewiesen ist.

Grade die Vorarbeiten zu meiner Untersuchung über die Kartoffelkrankheit haben jenem Schriftchen zu Grunde gelegen.

Was ich dort in aller Kürze mitgetheilt habe, das soll hier zur ausführlichen und vollständigen Darstellung kommen.

---

*) *E. Hallier*, Reform der Pilzforschung. Offenes Sendschreiben an Herrn Professor de Bary zu Strassburg. Jena 1875.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zu jeder mykologischen Arbeit, welche einen Gegenstand vollständig und nach dem jeweiligen Standpunkt möglichst erschöpfend behandeln will, ist eine ausführliche Vorarbeit nöthig, in welcher die Fragstellung scharf und richtig gegeben wird. Es genügt nicht, die Literatur durchgesehen zu haben; man muss von vorn herein kritisch zu Werke gehen und untersuchen, ob die bis dahin mitgetheilten Beobachtungen korrekt und vollständig, und ob die aus ihnen gezogenen Schlüsse bündig sind. Nur, nachdem diese Vorarbeit vollständig und gründlich zur Ausführung gekommen ist, darf man hoffen, durch Weiterarbeiten das bisher Entdeckte zu ergänzen und zu berichtigen.

Hier wollen wir zuerst die Vorarbeit, dann die eigentliche Untersuchung mittheilen.

Die ersten Kennzeichen der Kartoffelkrankheit zeigen sich bekanntlich darin, dass auf dem Laube, besonders auf seiner unteren Fläche, eine zarte Schimmelbildung auftritt, bestehend aus feinen farblosen, also dem blossen Auge weisslich erscheinenden Fruchthyphen, welche an ihrer Spitze unregelmässig schraubig gestellte Aestchen zur Ausbildung bringen, deren jedes mit einer citronenförmigen Spore abschliesst. Unter einer scharfen Lupe lässt sich dieser Pilz einigermaassen sicher als die Peronospora infestans Casp. bestimmen, völlig sicher unter dem Mikroskop. Je nach der Kräftigkeit des Auftretens, welche wesentlich von Nahrung und Feuchtigkeit abhängt, ist die Hyphe einfach oder sie löst sich in einige Hauptäste auf, welche ihrerseits dann die sporenerzeugenden Zweige tragen.

Diese Fruchthyphen sind schon so oft und so korrekt beschrieben und abgebildet worden, dass eine neue Abbildung jedenfalls überflüssig erscheint. Ich beschränke mich auf die Mittheilung solcher Figuren, welche wirklich etwas Neues vergegenwärtigen.

Fast alle früheren Beobachter stimmen darin überein, dass das Mycelium der Peronospora scheidewandlos ist und mit der Fruchthyphe und allen ihren Zweigen nur eine einzige grosse Zelle darstellt, denn alle stehen in offener Verbindung. Ich kann diesen früheren Beobachtern im Allgemeinen nur beipflichten.

Verhältnissmässig selten, nur bei sehr kräftigem Wuchs und bei sehr feuchter Luft, bilden sich hie und da einzelne Scheidewände im Mycelium, bisweilen auch in der Fruchthyphe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein charakteristisches Kennzeichen, welches nur selten fehlt, sind mehre Anschwellungen (a Fig. 23, Taf. V), welche die Hyphenäste in ihrem Verlauf zur Ausbildung bringen. Sie fehlen nur an solchen Exemplaren bisweilen, welche auf nassem Nährboden sehr üppig vegetiren. Bei der Kartoffelkrankheit in der freien Natur vermisste ich die Anschwellungen nie. Auch auf sie haben schon Payen und viele andere Forscher aufmerksam gemacht.

Die erste Frage, welche sich nach der Beobachtung der Peronospora auf dem Kartoffelblatt ganz von selbst aufdrängen musste, war diejenige nach der Fortpflanzung dieses Pilzes und nach der Rolle, welche derselbe auf seinem Wirth, der Kartoffelpflanze, spielt.

Dass die bisherigen Angaben über die genannten Punkte noch sehr lückenhaft und grossentheils gradezu falsch sind, sieht man nächst der oben citirten kleinen Schrift „Reform der Pilzforschung“ am besten in dem betreffenden Abschnitt meiner „Phytopathologie“*).

Dass man die citronenförmigen Zellen, welche am Ende der Zweige der Fruchthyphen zur Abschnürung gelangen, als Fortpflanzungszellen anzusehen habe, musste von vornherein für wahrscheinlich gelten.

Nun fragt sich aber, auf welche Weise diese Zellen die Fortpflanzung einleiten, eine Frage, deren Berechtigung sich aus sehr verschiedenen Formen der Keimung der Pilzsporen von selbst ergiebt. Es sind hier mehre Möglichkeiten vorhanden. Entweder treiben die Sporen oder Keimzellen einen Keimschlauch, welcher direkt in das Nährgewebe eindringt, oder, es bilden sich, wie bei so vielen Ustilagineen, erst Nebenconidien, bisweilen in mehren Generationen, oder endlich, es tritt gar keine direkte Keimung ein, sondern das Plasma der Keimzelle zerfällt in Schwärmer, welche ausschwärmen und ihrerseits keimen.

Bei der Peronospora infestans Casp. war zuerst die direkte Keimung beobachtet worden, und man schien durchaus berechtigt, diesen Vorgang für den normalen zu halten.

Später machte man die schöne Beobachtung, dass unter

---

*) *E. Hallier*, Phytopathologie. Die Krankheiten der Kulturgewächse. Leipzig 1868. S. 305—312.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewissen Verhältnissen sich das Plasma der Sporen in etwa 6—12 Portionen theilt und dass diese Portionen in Gestalt von Schwärmern, welche mit 2 Cilien versehen sind, ausschwärmen. Die Umstände, welche zur Schwärmerbildung nothwendig sind, blieben bisher ununtersucht. Man hatte, wenn Peronosporasporen in Wasser ausgesäet werden, die Schwärmer sich bilden und ausschwärmen sehen und hatte diesen Prozess ohne Weiteres für den normalen Vorgang erklärt und die früher beobachtete Keimung gewissermaassen für etwas Abnormes, wo nicht gar Zufälliges.

Es ist keine Frage, dass hier noch ein dunkler Punkt in der Untersuchung zurückgeblieben war, dass also meine Untersuchung hier den Hebel anzusetzen hatte.

Ich fragte mich zunächst: Ist die Schwärmerbildung von äusseren Bedingungen abhängig oder nicht, und wenn das erste der Fall ist, welche sind dann diese Bedingungen.

Dem Entdecker der Schwärmer war ihre Ausbildung gelungen bei Aussaat der Sporen der Peronospora in reines Wasser. Ich wiederholte diesen Versuch. Ganz frisch gezogene Sporen wurden in einen Tropfen destillirten Wassers ausgesäet und in einer feuchten Kammer fortgesetzt unter dem Mikroskop beobachtet. Schon nach einer halben Stunde begann die Theilung des Plasma in den meisten Sporen, und es dauerte keine Stunde, so waren die meisten derselben im Begriff, ihre Schwärmer, einen nach dem andern, austreten zu lassen. An der Richtigkeit der Beobachtung war also nicht zu zweifeln, und die Beschreibung sowohl wie die Abbildungen des Entdeckers sind so korrekt, dass ich hier ohne Weiteres auf dieselben verweisen darf.*)

Bedenklich aber war die Folgerung, welche der Entdecker ohne weitere Prüfung aus seiner schönen Beobachtung zog, indem er nämlich behauptete, es bildeten sich in allen Fällen vollständiger Entwickelung erst innerhalb der endständigen Fortpflanzungszelle die zu neuem Mycelium heranwachsenden Sporen aus.**)

Diese Behauptung hätte erst erwiesen werden müssen und zwar in doppelter Weise. Erstlich musste gezeigt werden, dass

---

*) *A. de Bary*, Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit. Leipzig 1861.

**) Vgl. *Hallier*, Reform der Pilzforschung. S. 5.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Schwärmer bei jeder beliebigen Ernährung zur Ausbildung kommen, und zweitens, dass dasselbe vom Reifezustand wirklich in soweit abhänge, als bei völliger Reife unbedingt die Schwärmer sich ausbilden. Nach beiden Richtungen hin hat man versäumt Versuche zu machen, und in Folge davon haben sich ganz falsche Ansichten über die Peronospora förmlich dogmatisch festgesetzt.

Sobald man exakte Versuche nach einer von beiden Richtungen einleitet, so fällt die Antwort rein negativ aus; die bisherige Ansicht, dass die Schwärmerbildung gewissermaassen das normale Verhalten des Pilzes sei, ist also falsch.

Es hängt die Schwärmerbildung nämlich ab von dem Ernährungszustand der Sporen. Haben die Sporenträger eine genügende Menge Plasma gebildet, so tritt niemals Schwärmerbildung ein, sondern stets Keimung. Säet man die Sporen nicht in destillirtes Wasser aus, sondern in eine für Pilze geeignete flüssige Nahrung, so keimen sie unter allen Umständen! Nicht ein einziger Schwärmer kommt zur Ausbildung. Zu solchen Versuchen bereite man sich z. B. folgende Mengung: Man nehme auf $^1/_4$ Liter Wasser 1 Gramm phosphorsaures Ammoniak, 2 Gramm Stärkezucker, 4 Gramm Holzasche. Das Ganze wird einige Minuten gekocht und abfiltrirt. Zu jedem Versuch muss die Lösung natürlich frisch bereitet werden.

Bringt man in einen Tropfen der gehörig abgekühlten Lösung die Sporen der Peronospora, so bilden sie unter allen Umständen keine Schwärmer aus; überhaupt sieht man in den ersten 10—15 Stunden keine andere Veränderung an ihnen, als dass das Plasma dichter wird. Nach etwa 15—20 Stunden, bisweilen etwas früher, treiben sie am Papillenende einen dicken Keimschlauch, der selten einfach bleibt, gewöhnlich an der Austrittsstelle sich in zwei bis fünf Aeste spaltet, welche sparrig nach verschiedenen Seiten abstehen.

Da diese normale Keimung weniger genau bekannt ist als die Schwärmerbildung, so will ich sie noch etwas genauer beschreiben, wobei ich zugleich auf die Figuren 22—32 der fünften Tafel verweise.

Die reife Spore (Fig. 22, Taf. V) zeigt sich bei starker Vergrösserung mit kleinen Vacuolen und zahlreichen Körnchen erfüllt (schaumig-körniges Plasma).

Die Spore ist im völlig ausgewachsenen Zustand eigentlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oval (Fig. 22), aber am Ende mit einer papillösen Anschwellung der Wand (p, Fig. 22, Taf. V) versehen, wahrscheinlich eine gelatinös gequollene Stelle der Wand, denn hier treten die Schwärmer aus, und in der Nähe dieser Stelle findet auch das Hervorwachsen der Keimschläuche statt.

Ebenso findet sich am Anheftungspunkt der Spore eine kleine Vorragung (st Fig. 22, Taf. V), aber diese besteht nicht in einer Wandverdickung, sondern sie ist das hohle Ende des die Spore abschnürenden Hyphenastes; sie stellt also einen sehr kurzen hohlen Cylinder vor, frei von Plasma und ohne Zusammenhang mit dem Lumen der Spore.

Die beiden kleinen Vorragungen geben auch der ausgewachsenen Spore ein citronenförmiges Ansehen.

Bei der jungen Spore (sp Fig. 24, Taf. V) kommt aber noch hinzu, dass sie sich nach beiden Enden etwas verjüngt, wodurch sie noch auffallender citronenförmig wird.

Uebrigens ist der Querschnitt der Spore nicht genau kreisrund, sondern elliptisch, was man leicht sehen kann, wenn eine Spore unter dem Gesichtsfeld vorüberrollt. Der eine Querdurchmesser der Spore ist also etwas grösser als der andere. Ist die Spore durch Schwärmerbildung leer geworden, so fällt sie zu einem ganz platten Körper von Citronengestalt zusammen im Sinne des schwächeren Querdurchmessers, so dass die Seitenansicht der breiteren Seite nahezu dieselbe bleibt. Dieses Faktum wird besonders deutlich, wenn die leere Spore durch Verschiebung des Deckglases oder irgend einen anderen Zufall eingeknickt und umgeklappt wird, wie Fig. 25 der fünften Tafel es zeigt. Man sieht nun deutlich, dass der eine Seitendurchmesser der leeren Spore im Verhältniss zu ihrer Breite von papierartiger Dünne ist, denn der umgeklappte Theil der Spore (u Fig. 25) liegt platt auf dem übrigen Theil. Einen ähnlichen Fall zeigt Fig. 35. Die Spore enthält nur noch wenig Plasma; in Folge davon ist die eine Längswand eingesunken und hohl.

Die Keimschläuche brechen bisweilen aus der Endpapille hervor (Fig. 31. 33, Taf. V). In der Mehrzahl der Fälle jedoch treten die Keimschläuche keineswegs aus der Papille heraus, sondern brechen in ihrer Nähe hervor (Fig. 26. 27. 28. 29. 30. 32, Taf. V). Die Dicke der Keimschläuche ist verschieden; durchschnittlich entspricht sie etwa der Dicke der die Sporen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tragenden Hyphenzweige; sie sind mindestens 3—10 Mal so dick wie die Keimfäden der Schwärmer.

Die Zahl der Keimschläuche ist verschieden. In Fig. 26 sieht man nur einen, Fig. 27—29 zwei, Fig. 30. 31 drei, Fig. 32 sechs Keimschläuche hervortreten. In einem kräftigen Nährboden schwankt die Zahl der Keimschläuche zwischen 3 und 10. Bisweilen theilt sich der einzige Keimschlauch gleich über seiner Austrittsstelle in mehre Aeste (Fig. 31, Taf. V). Sehr selten tritt auch am Anheftungspunkt ein Keimschlauch hervor (Fig. 33, Taf. V).

Am ersten Tage nach der Aussaat verlängern sich die Keimschläuche langsam, meist ohne sich zu verästeln. Bisweilen, aber nur selten, gelingt es, die Keimlinge auf einem flüssigen Substrat zur Sporenbildung zu bringen, wie das auch von Früheren schon beobachtet worden ist.

Ungemein abhängig sind die Keimschläuche in ihrer Form von der chemischen Zusammensetzung des nährenden Substrats. Setzt man einer Mengung, wie sie oben angegeben wurde, einen Tropfen Schwefelsäure zu, so treiben die meisten Sporen nur einen Keimschlauch, dieser wächst rascher, bleibt aber weit dünner und verzweigt sich anfangs sehr wenig.

Am zweiten oder dritten Tage fangen die Enden der Keimschläuche oder ihrer ersten Verzweigungen an, sehr stark anzuschwellen (a Fig. 36, Taf. V). Diese Anschwellungen füllen sich mit feinkörnigem Plasma.

In der Regel brechen aus solchen Anschwellungen am dritten Tage Seitenzweige hervor, welche sich rasch verlängern (z Fig. 37, Taf. V). Ist die Nährstofflösung nicht angesäuert, so findet die Verästelung der Keimschläuche in der Regel schon früher statt. Die kräftigsten Keimlinge erzielte ich auf gekochtem Saft frischer Pflaumen. Sie bleiben ganz kurz und treiben schon am zweiten Tage nach allen Seiten sehr kräftige Zweige. Sie hatten grösstentheils die in Fig. 38, Taf. V abgebildete Beschaffenheit.

So bildet die Peronospora in wenigen Tagen auf dem Objektträger ein reiches Mycel.

Fehlschlagen thut dieser Versuch niemals, sobald die Sporen überhaupt keimfähig sind. Niemals kommt in solchem Substrat Schwärmerbildung vor; ich wiederhole es nochmals ausdrücklich. Es ist Kinderspiel, sich davon zu überzeugen, für jeden, der überhaupt mit dem Mikroskop umzugehen versteht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich habe schon erwähnt, dass es, wenn auch selten, gelingt, die Keimlinge der Peronospora auf dem Objektträger zur Sporenbildung zu bringen; es ist daher gewiss der Mühe werth, zu untersuchen, ob der Pilz nicht auch auf irgend einem festen Nährboden zur Sporenbildung gelangt.

Ich säete am 7. September Peronospora-Sporen auf eine sauber abgewaschene halbirte Zwetsche aus. Die Keimung fand genau so statt wie auf dem Pflaumensaft. Das entstandene Mycelium drängte sich zwischen den Zellen des Fruchtfleisches hindurch und verbreitete sich im Gewebe, soweit ich es beobachten konnte, nur in den Intercellularräumen, indem es überall die Zellen aus einander drängte. Erst am siebenten Tage brachen senkrechte Fruchthyphen auf der Schnittfläche hervor und fruktificirten ganz genau so wie auf dem Kartoffellaube. Im Lauf des Tages bedeckte sich die ganze Schnittfläche der Zwetsche mit einem prächtigen Rasen von Peronospora, so dass ich sämmtlichen von mir zum Verkauf angefertigten Sammlungen mikroskopischer Präparate die Peronospora von der Pflaume beifügen konnte.

Bisweilen misslang mir später dieser Versuch, weil vor dem Erscheinen der Peronospora andere Schimmelpilze die Schnittfläche überwucherten und jene nicht aufkommen liessen; tritt aber keine vorzeitige Schimmelbildung ein, so gelingt der Versuch ganz sicher.

Was folgt daraus? Dass die Peronospora nicht, wie in neuerer Zeit gelegentlich behauptet worden ist, ein auf die Kartoffelpflanze ausschliesslich angewiesener Parasit ist; dass sie vielmehr, und zwar ganz genau in derselben Form wie auf dem Kartoffelblatt, auch auf Pflanzengeweben auftreten kann, welche gar keine Aehnlichkeit oder Verwandtschaft mit dem Gewebe der Kartoffel haben.

Die Peronospora ist also gar kein Parasit in jenem strengen Sinn des Wortes, dass sie auf gewisse Pflanzen beschränkt wäre innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises; auch hatte *Schacht* gar nicht so Unrecht, sie als eine Schimmelbildung anzusehen; wie denn überhaupt eine ganz scharfe Grenze zwischen Schimmelbildungen oder Saprophyten einerseits und echten Parasiten andererseits wohl durchaus nicht vorhanden ist.

Man darf aber sicherlich schon nach dem hier Mitgetheilten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Frage aufwerfen: ob denn unsere Peronospora überhaupt in diese Gattung, resp. in die Gruppe der Peronosporeen gehöre? Ob sie mit den übrigen Arten dieser Gattung, welche man aufgezählt hat, verwandt sei? Diese Verwandtschaft folgerte man ja nur aus einer gewissen Formähnlichkeit und Aehnlichkeit in der Lebensweise.

Die Ansicht, dass die Peronospora ein in Europa nicht heimischer, mit der Kartoffelpflanze aus Amerika eingewanderter Parasit sei, ist jedenfalls durch vorstehend mitgetheilte Beobachtungen vollständig widerlegt.

Es können die Resultate der bisherigen Untersuchung in folgenden Sätzen ihren Ausdruck finden:

1) Die normale Fortpflanzung der Peronospora ist diejenige durch Keimung der Fortpflanzungszellen, welche am Ende der Fruchthyphen abgeschnürt werden.

2) Diese Fortpflanzungszellen sind also als Sporen, aber nicht als Sporangien aufzufassen.

3) Bei ungenügender Ernährung sind diese Sporen unter gewissen Umständen gezwungen, statt zu keimen, aus ihrem Plasma Schwärmer zu bilden, so z. B. bisweilen, wenn man sie in destillirtes Wasser aussäet.

4) Die Keimlinge der Sporen bilden bei genügender Ernährung, selbst auf einem flüssigen Nährboden, ein reiches Mycel aus, welches, wenn auch selten, auf der Oberfläche der Flüssigkeit, häufiger auf einem Pflanzengewebe wie dasjenige der Zwetsche, ganz normale Sporenhyphen erzeugt.

5) Die Peronospora ist also keine rein parasitische Form, sondern eine Schimmelbildung oder höchstens ein Halbschmarotzer.

Schon aus früheren Beobachtungen geht hervor, dass die Peronospora sich auch auf der Kartoffelpflanze nicht wie ein echter Schmarotzer benimmt. Zwar brechen die Fruchthyphen im Freien gewöhnlich zuerst aus den Spaltöffnungen der Unterseite des Kartoffellaubes hervor. Das kommt aber nur daher, weil es den Hyphen hier leichter wird, hervorzubrechen, denn sie befinden sich grösstentheils in den Intercellularräumen, können

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daher leicht in die Athemhöhle eindringen und aus dieser in's Freie gelangen, indem sie aus den Spaltöffnungen hervortreten. Dass sie nicht an der Oberseite hervorbrechen, kommt nur daher, weil hier wenige Spaltöffnungen vorhanden sind und weil es ihnen ohnedies schwer wird, die dicht geschlossene Schicht der pallisadenartigen Zellen nach oben wieder zu durchbrechen. Dass das bloss physikalische Gründe hat, geht auf's Schlagendste aus der Thatsache hervor, dass in einem feuchten Gewächshause die Rasen der Peronospora keineswegs auf die Blattunterseite beschränkt sind, vielmehr ebenso üppig auf der Oberseite und an verschiedenen Stellen aus dem Stengel hervorbrechen.

Will man sich rasch überzeugen, dass die Sache sich wirklich so verhält, so lege man ein Kartoffelblatt, mit der Unterseite nach unten gekehrt, auf ein flaches Gefäss mit etwas Wasser und besäe die obere Blattseite mit Peronospora. Etwa am vierten Tage brechen, nur auf der Oberseite, die Peronospora-Rasen hervor.

Der Grund ist ein sehr einfacher. Unter dem Einfluss der grösseren Feuchtigkeit gerathen die Gewebetheile rascher in Fäulniss, der Verband der Zellen lockert sich und nun wird es dem Mycelium leicht, sich hindurchzudrängen und nach oben hervorzubrechen.

Dasselbe ist der Fall in dem saftigen Gewebe des Pericarps der Zwetsche.

Dass es weit schwerer gelingt, auf einem flüssigen Nährboden die Peronospora zur normalen Sporenbildung zu bringen, hat keinen anderen Grund, als dass dieser flüssige Nährboden leichter in Gährung geräth und dass die dabei entstehenden Hefe- und Schimmelbildungen die Peronospora unterdrücken.

Ueber diese Gährungen, welche namentlich auch in der Kartoffelpflanze dem Auftreten der Peronospora unmittelbar folgen, theile ich in den folgenden Abschnitten dieser Arbeit das Nähere mit.

Kehren wir nun zur Keimungsgeschichte zurück.

Wir haben gesehen, dass die Keimfähigkeit der Sporen davon abhängt, dass ihr genügende Nahrung dargeboten wird.

Um so mehr musste es mich überraschen, zu finden, dass die auf dem Kartoffellaub oder auf der Kartoffelknolle zur Abschnürung kommenden Sporen sich bei der Keimung in destil-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lirtem Wasser ganz verschieden verhalten. Wer sich nur wenige Tage mit Aussaaten der Peronospora beschäftigt, dem kann diese Thatsache nicht entgehen. Wenn behauptet worden ist, dass die auf dem Blatt abgeschnürten Sporen in destillirtem Wasser fast immer Schwärmer erzeugten, so kann das nur darin seinen Grund haben, dass die Zahl der Beobachtungen dieser Forscher eine äusserst geringe gewesen ist. Bei den wenigen Beobachtungen sind ihnen zufällig nur Fälle der Schwärmerbildung vorgekommen.

Es sind hier drei verschiedene Fälle zu unterscheiden:

Manche Sporen keimen überhaupt gar nicht. Diese sind entweder ganz junge, noch nicht völlig ausgewachsene. Oder sie sind zu alt. Die Sporen bleiben nur wenige Tage keimfähig. Ist diese kurze Frist abgelaufen, so keimen sie überhaupt nicht mehr, weder durch Schwärmerbildung noch direkt. Sie sehen gross und kräftig aus, sind dicht mit Plasma erfüllt, aber sie verharren im Nährtropfen ganz unthätig, ohne sich zu rühren. Ihr Plasma wird allmählig gelbbraun.

Man thut daher gut, zu Kulturversuchen mit Peronospora sich beständig ganz frische Aussaaten zn halten; sonst wird man viele vergebliche Versuche machen.

Säet man die Sporen aus an demselben Tage, wo ihre Hyphen zuerst aus dem Blattgewebe oder aus dem Parenchym der Knolle der Kartoffel hervorbrachen, so wird man zwar einzelne Sporen nicht keimen sehen, weil sie noch nicht ausgewachsen sind; die Mehrzahl der Sporen aber ist keimfähig. Geschieht nun die Aussaat in destillirtem Wasser, so tritt keine direkte Keimung ein, sondern Schwärmerbildung. Schon eine Stunde nach der Aussaat ist das Ausschwärmen in vollem Gange und man kann es noch eine Stunde lang bequem beobachten. Die Hyphen, welche am ersten Tage nach der Eruption auf dem Blatte die Sporen zur Abschnürung bringen, sind nach vollständiger Ausbildung der Sporen leer, sie enthalten kein Plasma mehr. Solche Sporen, welche an leerwerdenden Hyphen sich abschnüren, keimen selten direkt, vielmehr bilden sie in der Mehrzahl der Fälle Schwärmer aus, wenn sie in destillirtes Wasser ausgesäet werden. In einer nährenden Lösung keimen sie dagegen ohne Ausnahme durch direkte Schlauchbildung.

Säet man die Sporen von demselben Kartoffelblatt oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

derselben Kartoffelknolle am zweiten oder dritten Tage nach der ersten Eruption aus, so tritt gar keine Schwärmerbildung ein; vielmehr keimen diese Sporen auch im destillirten Wasser ganz normal. Das scheint dem Beobachter anfänglich völlig unbegreiflich und doch erklärt es sich sehr einfach. Die Hyphen, welche, später hervorbrechend, am zweiten und dritten Tage Sporen abschnüren, sind nämlich meist nicht leer, sondern mit Plasma erfüllt bis in die äussersten Spitzen. Das Mycel muss also mittlerweile eine grössere Quantität Plasma zur Ausbildung gebracht haben. Diese später entstehenden Sporen haben auch ein etwas anderes Aussehen als die am ersten Tage abgeschnürten: sie sind namentlich deutlich mit Oeltröpfchen erfüllt und leichter wie diese, so dass sie häufig auf dem Wasser schwimmen.

Hat man solche Sporen ausgesäet, welche an mit Plasma dicht erfüllten Hyphen abgeschnürt sind, so kommen darunter selten einzelne zur Schwärmerbildung; die meisten oder alle gelangen im destillirten Wasser ganz normal zur Keimung.

Diese an plasmareichen Hyphen abgeschnürten Sporen lassen sich am leichtesten und sichersten auf der Knolle erzielen, aber auch auf dem Blatt kommen sie bei genügender Feuchtigkeit zum Vorschein; so in der freien Natur bei anhaltend feuchtem und heissem Wetter und im Zimmer oder Gewächshaus sowohl an der Pflanze wie an einzelnen abgeschnittenen Theilen derselben in einer feuchten Kammer.

Es liegt auf flacher Hand, dass diese Beobachtungsreihe lediglich eine Bestätigung der aus jener Versuchsreihe gezogenen Schlussfolgerung ist:

Dass die Schwärmerbildung sowie die normale Keimung ausschliesslich in Ernährungsdifferenzen ihren Grund haben, so zwar, dass die Schwärmerbildung anzusehen ist als ein Nothbehelf bei ungenügender Ernährung; dass die Keimung eintritt, sobald die Pflanze selbst genügendes Plasma aufgespeichert hat oder sobald bei ungenügendem Plasma eine kräftige Nährstofflösung zugeführt wird.

Die Ansicht von der wesentlichen Bedeutung der Schwärmerbildung für die Kartoffelkrankheit sowie überhaupt für das Leben der Peronospora ist damit beseitigt.

Auf die Fortpflanzung der Peronospora bei der Kartoffelkrankheit komme ich später zurück. Hier soll erst das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Produkt der Keimung und Schwärmerbildung weiter verfolgt werden.

Wenn man die Kartoffelpflanze oder einzelne Theile derselben in einem sehr feuchten Raum hält, so bekommt man nach Aussaat der Peronospora prächtige Rasen mit keimfähigen Sporen. Sehr bald verändert der Pilz in etwas seinen Habitus, wie Fig. 39, Taf. V es zeigt. Viele Zweige kommen gar nicht mehr zur Sporenbildung, sondern wachsen weiter. Alle sind sie mit körnigem Plasma dicht erfüllt. Die Sporen keimen oft schon, bevor sie von der Fruchthyphe abfallen, so bei k Fig. 39, Taf. V.

Sehr lehrreich sind Fälle, wie der in Fig. 1 der Taf. VI abgebildete, wo einer und derselbe Faden noch ganz normale Aeste mit den bekannten zwiebelförmigen Anschwellungen (z Fig. 1, Taf. VI) und ausserdem theils sterile (st Fig. 1, Taf. VI), theils dicke plasmareiche Aeste mit je einer zuletzt sehr grossen Spore am Ende (sp Fig. 1, Taf. VI) erzeugt. Die sterilen Aeste haben oft mehr das Ansehen einer jungen Hyphe eines Mucor als einer solchen von Peronospora wie z. B. bei st Fig. 2, Taf. VI.

Sehen wir uns jetzt um nach dem Schicksal der Keimlinge der Schwärmerzellen.

Es ist bekannt, dass unter den oben angegebenen Umständen, bei ungenügend aufgespeichertem Plasma und ungenügender Nahrung etwa eine Stunde nach Aussaat der Peronospora-Sporen das Ausschwärmen beginnt.

Schon im Lauf der zweiten Stunde kommen die meisten Schwärmer zur Ruhe und bilden eine zwar zarte, aber scharf umgrenzte, deutlich sichtbare Membran, die sie während des Schwärmens nicht besitzen. Gegen Ende der zweiten Stunde beginnt die Keimung. Man sieht zuerst eine zarte Papille vortreten, in welche das Plasma nach und nach aus der Keimzelle hineintritt. Die Papille verlängert sich und erreicht bis zur sechsten Stunde ungefähr die Länge, welche in Fig. 3, Taf. VI, a—g versinnlicht wird. Seltner sind die Keimfäden schon in der sechsten Stunde so lang wie es h derselben Figur zeigt.

Das Plasma verschwindet dabei allmählig aus der Keimzelle; jedoch sieht man eine Zeitlang noch einen dichteren halbmondförmigen Wandbeleg an der dem Keimschlauch zugewendeten Seite, so in a, c, d, e, f, g Fig. 3, Taf. VI. Zuletzt ist die Keimzelle ganz leer, wie es b und h derselben Figur erkennen lassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Keimschlauch verästelt sich meist schon früh, oft dicht über seiner Austrittsstelle aus der Keimzelle; so bei b, e, f, g, Figur 3.

In den folgenden Stunden des ersten Tages wachsen die Keimschläuche langsam weiter; dabei wandert das Plasma immer den fortwachsenden Spitzen zu, so dass nicht bloss die Keimzelle, sondern sehr bald der ganze untere Theil des Fadens leer und äusserst zart erscheint. Etwa nach 24 Stunden haben die Keimschläuche die in den Figuren 4—8 dargestellte Beschaffenheit. Sie haben jetzt eine beträchtliche Länge. Ihr unterer Theil ist wie die leere Keimzelle bis zu der mit s bezeichneten Stelle plasmafrei, äusserst zart und blass und oft kaum sichtbar. Das ist wohl der Grund, warum man, aber durchaus irrthümlich, behauptet hat, die Keimschläuche liessen sich nicht über 24 Stunden auf dem Objektträger kultiviren. Dieselben wachsen allerdings im destillirten Wasser nach 24 Stunden nur noch sehr wenig weiter. Wovon sollten sie sich auch im blossen Wasser ernähren? Setzt man aber jetzt eine nährende Lösung zu, so tritt energisches Weiterwachsen ein; nur wird es immer schwieriger, die Continuität mit dem Anfang des Fadens und mit der Keimzelle festzustellen, denn diese plasmaleeren Theile werden oft so durchsichtig, dass sie fast unsichtbar werden.

Es ist aber nicht wahr, dass nach 24 Stunden die Keimschläuche zu Grunde gingen. Man kann sie selbst im destillirten Wasser recht gut acht Tage lang und darüber beobachten. Bei Kulturen in einer passenden Nährflüssigkeit ist der Beobachtung gar keine andere Grenze gesetzt als diejenige durch Störung von Seiten hinzutretender Hefebildungen oder anderer, von aussen eingewanderter, Schimmelpilze.

Bisweilen bleibt in der durch Ausschwärmen entleerten Hülle der Peronospora-Spore ein einzelner Schwärmer zurück, weil er sich mit den Cilien verwickelt hat und daher die Oeffnung nicht verlassen kann. In diesem Falle führt er innerhalb der Sporenhaut unruhige ruckweise Bewegungen aus, kommt endlich zur Ruhe, bildet die Membran aus und treibt einen Keimschlauch. In Fig. 9, Taf. VI ist ein solcher dargestellt, dessen Keimschlauch das Papillenende noch nicht erreicht hat; ebenso in Fig. 10, Taf. VI, wo ausserdem in derselben Sporenhülle sich ein zur Ruhe gekommener aber noch nicht gekeimter zweiter Schwärmer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

befindet. Fig. 11, Taf. VI zeigt eine Hülle mit einem Schwärmer, welcher dem Papillenende ganz nahe liegt und aus demselben bereits einen ziemlich langen Keimschlauch hervorgeschickt hat.

Es ist überhaupt sehr beachtenswerth, dass das allergeringste Hemmniss, welches dem Schwärmer in den Weg tritt, ihn festhält, indem seine vorgestreckte Cilie an jedem Gegenstand festklebt, mit dem sie in Berührung kommt. Bisweilen gelingt es ihr, durch stossweise eintretende Bewegungen, sich wieder loszumachen.

Stossen zwei Schwärmer mit ihren Cilien zusammen, so arbeiten und zerren sie unruhig hin und her. Bisweilen gelingt es ihnen, sich wieder loszumachen, meist aber kommen sie durch diese ruckweisen Bewegungen in immer innigere Berührung; ihre Cilien werden kürzer; zuletzt wachsen sie zu einer Amoebe zusammen. Die beiden in Fig. 12, Taf. VI abgebildeten Schwärmer waren mit ihren Cilien in Verwirrung gerathen. Einige Augenblicke später verwirrte sich mit ihnen (Fig. 13, Taf. VI) ein dritter Schwärmer. Im nächsten Moment (Fig. 14, Taf. VI) hatten sich die zuerst an einander gerathenen Schwärmer völlig vereint zu einer kleinen Amoebe, von welcher der dritte sich wieder loszureissen suchte. Das hatte den entgegengesetzten Erfolg. Auch er verschmolz mit der kleinen Amoebe (a Fig. 15, Taf. VI), welche nun langsam auf dem Objektträger zu kriechen anfing und dabei nach der Reihe in kurzen Augenblicken die Gestalten a, b, c, d, e Fig. 15, Taf. VI annahm. Ueberhaupt hat auch der Schwärmer gar keine bestimmte Gestalt, bevor er zur Ruhe kommt. Er verändert vielmehr seinen Umriss unaufhörlich, und davon ist seine Bewegung weit mehr abhängig als von der Bewegung der Cilien; das sieht man besonders deutlich, wenn zwei Schwärmer sich verwirrt haben. Der Schwärmer hat eine grössere Vacuole, bisweilen ausserdem noch eine oder einige kleinere. Bei den Amoeben sind die Vacuolen unregelmässiger in Anzahl und Vertheilung.

Ich breche hier vorläufig ab von der Keimungsgeschichte der Peronospora und bemerke nur noch, dass auf dem Blatt, auf dem Stengel und auf der Knolle der Kartoffel sowohl aus den Keimlingen der Peronospora-Sporen selbst als auch aus denjenigen ihrer Schwärmer ein Mycelium hervorgeht, welches sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

im Innern des Gewebes verbreitet und etwa am vierten Tage die Peronospora-Rasen hervorsendet.

Nach dieser Lage der Dinge war zunächst gar kein Grund vorhanden zu der Annahme, dass die Peronospora noch andere Formen besitze, welche mit ihr im Generationswechsel oder Morphenwechsel stehen.

Ich habe indessen gezeigt, dass trotzdem die Arbeiten über die Kartoffelkrankheit eine ganze Anzahl sehr bedenklicher Lücken übrig gelassen haben, welche nothwendig der Ausfüllung bedürfen; vorläufig will ich aber die Leser dieser Zeitschrift ersuchen, den Beweis für diese Lückenhaftigkeit in meiner oben citirten „Reform der Pilzforschung" selbst nachzusehen und zu prüfen. Ich werde später zeigen, wie diese Lücken auszufüllen sind.

Hier muss ich des leichteren Verständnisses halber die weiteren Mittheilungen über den Gang der Untersuchung an einen ganz anderen Punkt anknüpfen.

Durch einige Beobachtungen, die ich im weiteren Verlauf der Darstellung ausführlich mittheilen werde, kam ich auf die Vermuthung, dass die Peronospora noch eine Form besitze, welche, ihr selbst ganz unähnlich, auch auf einen ganz anderen Nährboden angewiesen sei. Diese Form, die ich im Verdacht hatte, mit der Peronospora im genetischen Zusammenhang zu stehen, war dem mir wohlbekannten Rhizopus nigricans Ehrenb. äusserst ähnlich, wo nicht gar mit ihm identisch.

Natürlich leitete ich eine ganze Reihe von Zuchtversuchen mit dem Rhizopus ein und über diese soll hier zunächst berichtet werden.

Der Rhizopus gehört zu den Mucor-artigen Pilzen und fruktificirt mit grossen schwarzen Kapseln, deren kräftige Traghyphen in der Regel zu 1—5 von einem Punkt des Mycels ausgehen.*) Das Mycelium bildet unterhalb eines solchen Punktes eigenthümliche knorrige Rhizinen und läuft stolonenartig über

---

*) Vgl. *E. Hallier,* Parasitologische Untersuchungen bezüglich auf die pflanzlichen Organismen bei Masern, Hungertyphus, Darmtyphus, Blattern, Kuhpocken, Schafpocken, Cholera nostras etc. Leipzig 1868. S. 42 u. ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Oberfläche des Nährbodens hinweg. Der Pilz ist an den erwähnten Merkmalen sehr leicht zu erkennen. Die in den Kapseln ausgebildeten Keimzellen keimen sehr leicht auf einer Nährflüssigkeit, zusammengesetzt wie ich oben angegeben habe. Schon nach 24 Stunden (a Fig. 16, Taf. VI) haben die meisten Keimzellen kurze Keimschläuche getrieben. Die Wand der Keimzelle wird dabei weich und dehnbar, nimmt oft unregelmässige Gestalten an, und der Umfang der ursprünglich kugeligen Zelle vergrössert sich beträchtlich. Die anfangs schwärzliche und derbe Membran wird biegsam und fast farblos (a — d Fig. 16, Taf. VI). Am zweiten Tage nach der Aussaat nehmen die Keimlinge schon eine Gestalt an, wie in b, c, d, e Fig. 16, Taf. VI; sie verästeln sich hie und da, bilden oft Auftreibungen und unregelmässige Höcker und sind, wie die Keimzelle, mit körnigem Plasma erfüllt. Sie haben ganz das Ansehen des jungen Mycels eines sehr kräftigen Mucor. Schon am dritten Tage pflegen sie auf dem Objektträger zu fruktificiren.

Bei hoher Temperatur (25 – 30 ° C.) keimen die ganz frischen Keimzellen der Kapseln des Rhizopus auch in destillirtem Wasser; aber in diesem Fall bleiben die Keimschläuche weit dünner; auch ist der Versuch nur dann gesichert, wenn man die Keimzellen in grosser Menge aussäet, so dass die Keimlinge wohl auf Kosten von zu Grunde gehenden Zellen ernährt werden. Wenn die Keimzellen erst vier Wochen trocken gelegen haben, so keimen sie im Wasser unter allen Umständen nicht mehr; wohl aber in einer nährenden Flüssigkeit.

Wie sowohl ich selbst, wie auch andere Forscher mehrfach nachgewiesen haben, ist der Rhizopus im Grunde genommen typisch einzellig, d. h. das ganze meist sehr dicke Mycelium mit seinen sämmtlichen stolonenförmigen Aesten, mit allen Rhizinen und ihren zahllosen feinen Saugästen, endlich mit allen Fruchthyphen stellen ein zusammenhängendes Kanalsystem dar, in welchem das Plasma im höchsten Grade beweglich ist. Nur die fertige Kapsel trennt sich von der Hyphe durch eine Membran, ebenso die grossen Fortpflanzungszellen, welche ich „Macroconidien“ genannt habe und welche von Anderen als Gemmen, Gonidien u. s. w. bezeichnet werden. Bisweilen treten aber dennoch auch im Verlauf der Mycelfäden Scheidewände auf, und zwar häufig schon in früher Jugend. Diese Scheidewände bringt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Pilz dann zur Ausbildung, wenn die Zufuhr von flüssiger Nahrung eine nur spärliche ist.

So zeigten fast sämmtliche Keimlinge, welche ich vom fünften bis achten Oktober auf dem Objektträger auf einem Tröpfchen gekochten Traubensaftes erzogen hatte, die in Fig. 17, Taf. VI angedeutete Beschaffenheit.

Das in den Rhizinen (rh) gebildete Plasma zieht sich in der Keimzelle (k) und in den dickeren Fadentheilen des Myceliums zusammen. Die kürzeren und dickeren Aeste sind daher ganz mit Plasma erfüllt, die in feine Rhizinen sich verzweigenden grösseren und dünneren Aeste dagegen ziehen ihr Plasma bis zu den mit s p t bezeichneten Stellen zurück, und das Plasma grenzt sich hier durch eine Scheidewand vom leeren Theil des Fadens und seiner Rhizinen ab.

Dieses Zurückziehen des Plasma's ist unmittelbare Folge des Wassermangels, wie sich leicht experimentell nachweisen lässt. Normaliter zeigt bei diesem wie bei den meisten Pilzen das Plasma centrifugale Bewegung, was man gewöhnlich nicht ganz passend mit dem Ausdruck „Spitzenwachsthum" bezeichnet. Das Plasma bewegt sich von seinem Ursprungsort, hier von der Keimzelle (k Fig. 18, Taf. VI) aus nach einer oder nach verschiedenen Richtungen vorwärts und encystirt sich dabei beständig an den älteren Theilen, so dass es beim Vorwärtsschreiten die leere Zellmembran als Hülle hinter sich lässt.

Der Keimling, welcher in Fig. 18, Taf. VI dargestellt ist, wurde in drei Tagen auf gekochtem Pflaumensaft gezogen. Das Plasma hat schon die Keimzelle k und einen kleinen Schlauch, den sie getrieben hat, verlassen; dagegen findet es sich in den übrigen Keimschläuchen bis in die äussersten Spitzen ihrer rhizinenartigen Aeste. Beim Weiterwachsen bewegt sich das Plasma beständig gegen die Spitzen hin, kann übrigens auch durch starke Ernährung und Wachsthum die schon leeren Theile des Mycels wieder füllen. Wird das Plasma im Verhältniss zu den schon gebildeten Zellwandtheilen zu profus ausgebildet, so fliesst es aus den Enden der Aeste heraus.

Nimmt der Wassergehalt des Substrats, in welchem die Rhizinen sich verbreiten, beträchtlich ab, so bewegt sich das Plasma rückwärts, also centripetal, nämlich gegen die Keimzelle und überhaupt in die leeren Theile der Zelle hinein. Dass hier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wirklich die Wasserabnahme der einzige Grund dieser retrograden Plasmabewegung ist, lässt sich beweisen, denn durch Zusatz eines Tropfens Wasser wird sofort die Bewegung wieder centrifugal.

Diese Bewegung des Plasma von der Keimzelle gegen die Spitzen bei genügender Wasserzufuhr und rückwärts von den Spitzen der Zweige gegen die Keimzelle bei Wassermangel ist im höchsten Grade interessant und lehrreich, und es sollten Versuche dieser Art in experimentellen Darstellungen der Pflanzenphysiologie niemals fehlen. Man bedarf dazu keiner weiteren Vorbereitung als einer sorgfältig eingeleiteten Kultur des Rhizopus in einer passenden Nährflüssigkeit auf dem Objektträger in einem feuchten Raum. Sobald der Pilz ein entwickeltes Rhizinensystem gebildet hat, bringt man die Kultur unter eine Glasglocke in einen trockneren Raum. Nach ganz kurzer Zeit, in der Regel schon nach wenigen Minuten, tritt die retrograde Bewegung des Plasma ein und lässt sich unter dem Mikroskop sehr leicht verfolgen, denn das Plasma bewegt sich ziemlich rasch, doch so, dass sie sich sehr genau studiren lässt.

Durch Zeichnung lässt sich hier nicht viel mittheilen; man muss vielmehr die Sache selbst studiren, indessen will ich doch mit Zugrundelegung der Fig. 19, Taf. VI noch Folgendes über die Art der Bewegung hinzufügen:

Die Figur 19 a, b, c, d repräsentirt ein kleines Mycelstück eines Rhizopus, welcher auf dem Objektträger auf dem gekochten Saft einer Pflaume kultivirt wurde, in vier unmittelbar auf einander folgenden Zuständen. Das Plasma ist in Folge von Wasserzufuhr in der Bewegung von links nach rechts, von den dickeren und älteren Theilen des Mycels nach den feinen Rhizinenästen hin begriffen. Es ist also mit einem Wort centrifugale Bewegung. Es bewegt sich das ganze Plasma mit seinem gesammten Inhalt von Körnchen und Vacuolen langsam aber deutlich sichtbar von links nach rechts. Die Bewegung kann man nicht als eine fliessende bezeichnen. Es ist mehr eine schiebende Bewegung, welche in dem ganzen grossen Röhrensystem durch die Form der Röhrenäste und durch das verschiedene Wasserbedürfniss wesentlich modificirt wird. In Fig. 19 a, Taf. VI sieht man drei Vacuolen, v^1, v^2 und v^3. Die Vacuolen v^1 und v^2 sind klein und eiförmig. Die Vacuole v^3 ist sehr gross und im Bilde nicht vollständig sichtbar. In Fig. 19 b ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der nächste Moment fixirt. Der Abstand der Vacuolen von einander ist nicht genau der nämliche geblieben. Das ganze Plasma ist von links nach rechts fortgerückt, so dass die Vacuole v^1 schon aus dem Gesichtsfelde herausgetreten; die Vacuole v^2 ist bereits über die beiden Aeste z^1 und z^2 nach rechts hinausgeschoben und hat sich dabei von der grossen Vacuole v^3 etwas mehr entfernt. Die grosse Vacuole ist an dem Seitenast z^1 einfach vorübergezogen, ohne in ihn einzudringen; dagegen beginnt sie an der Basis des Astes z^2 einzudringen, d. h. dem centrifugal fortgeschobenen Plasma zu folgen. Im dritten Stadium (Fig. 19 c, Taf. VI) ist die grosse Vacuole ziemlich tief in den Ast z^2 vorgedrungen. Weiter links rückt eine kompakte Plasmamasse heran; in derselben eine neue eiförmige Vacuole (v^4). Im vierten Stadium ist das ganze Plasma bedeutend weiter nach rechts vorgerückt. Den Ast z^2 hat die grosse Vacuole v^3 längst wieder verlassen. und es ist statt ihrer Plasma in die Basis des Astes eingedrungen. Die vierte Vacuole (v^4) liegt bereits rechts von der Basis dieses Astes, und eine fünfte von ziemlicher Grösse tritt von links in's Gesichtsfeld herein.

Solche und ähnliche Erscheinungen zeigt das ganze Röhrensystem des Rhizopusmycelium. Beobachtet man längere Zeit, so sieht man unter dem die Verdunstung befördernden Einfluss der trocknen Zimmerluft sehr bald das Plasma die entgegengesetzte Bewegung von rechts nach links oder von der Peripherie gegen das Centrum ausführen.

Die Bewegung des Plasma ruft sehr merkwürdige Erscheinungen bei der Bildung der Kapsel und ihrer Basalwand, der sogenannten Columella hervor, worüber ich das Nähere in meiner „Phytopathologie“ nachzulesen bitte.

Da ich, wie schon erwähnt, gegründeten Verdacht hatte, dass der Rhizopus auf der Kartoffelpflanze grosse Verheerungen anrichten könne, wenn er nicht gar mit der Peronospora in irgend einer Beziehung stünde, so hatte ich den Versuch zu machen, ihn auf die Kartoffel und auf die Kartoffelpflanze zu übertragen.

Auf der Kartoffelknolle keimt der Rhizopus sehr leicht, wenn die Oberfläche mässig feucht gehalten wird. Es ist aber äusserst schwierig, das richtige Maass einzuhalten, denn nass darf die Oberfläche nicht sein, wenn der Versuch gut gelingen soll; ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie aber zu trocken, so keimt der Pilz gar nicht, und selbst wenn er schon gekeimt ist, bildet er kein Mycelium aus.

Ein solcher bestimmter Feuchtigkeitsgrad ist aber auf der durchschnittenen Kartoffelknolle ungemein schwer herzustellen und noch weit schwerer konstant zu erhalten. Es reicht dazu keineswegs aus, dass die Luft mit Wasserdämpfen gesättigt sei. Das stärkeführende Parenchym absorbirt sehr viele Feuchtigkeit und bildet in ganz kurzer Zeit eine erhärtende Kruste, welche dem Pilz den Eintritt verwehrt und sehr trocken wird. Es bleibt daher nichts übrig, als von Zeit zu Zeit die Schnittfläche mit destillirtem Wasser anzufeuchten und das, soweit thunlich, selbst die Nacht hindurch fortzusetzen. Ein konstanter Strom etwas abgekühlten Wasserdampfes würde vielleicht denselben Erfolg haben.

Ich bemerke dieses ausdrücklich für solche, die meine Versuche nachzuahmen wünschen, damit sie nicht irre werden, wenn es nicht gleich gelingt.

Die blosse Keimung des Rhizopus ist übrigens auch auf der Kartoffel leicht zu bewirken. Fig. 21, Taf. VI zeigt solche Keimlinge. Die Keimzelle (k) hat ein merkwürdig abweichendes Ansehen. Sie ist nämlich beim Austritt des Keimschlauchs geplatzt, und man sieht den Riss deshalb sehr deutlich, weil sich in merkwürdig regelmässiger Anordnung sogenannte Bakterien von aussen darauf abgelagert haben.

Dass es nicht etwas der Zellhaut Angehöriges sei, zeigte sich deutlich bei starker Vergrösserung mit guten Immersionssystemen.

Genau dieselbe Zeichnung zeigten auch kleine Amylum-Körner, auf denen sich „Bakterien“ niedergelassen hatten.

Ist die Kartoffel zu nass, dann dringt der Pilz niemals in das Gewebe derselben ein, sondern bildet zahlreiche Rhizinen (rh. e Fig. 21, Taf. VI) auf der nassen Oberfläche. In diesem Fall kommt stets der Rhizopus nigricans Ehrenb. zur Entwickelung. Er fruktificirt etwa am vierten Tage nach der Aussaat der Keimzellen, oft schon am dritten Tage.

Bei völlig vorsichtiger Kultur dringt dagegen das Mycelium im ganz jugendlichen Zustand, sehr bald nach der Keimung, in das Parenchym der Kartoffel ein, indem es die sich lockernden Parenchymzellen von einander schiebt. Sehr selten freilich bricht es fruktificirend wieder hervor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber diese Kulturversuche sowie diejenigen auf dem Stengel der Kartoffel berichte ich ausführlich in dem nächsten Bande dieser Zeitschrift.

Hier seien zuerst noch andere Kulturversuche mitgetheilt, welche dazu dienen sollten, die ganze Fragestellung in dieser Sache wesentlich zu fördern.

Ich musste mir nämlich sagen, dass, wenn eine zweite Form der Peronospora existire, welche wesentlich von den chemischen und physikalischen Bedingungen des Substrats und der Umgebung abhange, man diese Form bei Veränderung dieser Bedingungen finden müsse.

Gelang es nun, die Peronospora auf dem Objektträger in einer künstlichen Nährstofflösung zu reproduciren, so war es wenig wahrscheinlich, dass sie noch eine zweite bloss von den äusseren Bedingungen abhängige Form besitze, wenigstens nicht eine aus der gekeimten Spore hervorgegangene. Ich machte deshalb eine lange Reihe von Aussaatversuchen auf dem Objektträger mit verschiedenen Lösungen.

Dabei fiel mir auf, dass bei noch so vorsichtiger Aufnahme der Peronospora-Sporen es nicht gelingt, die Kultur rein zu erhalten, was bei Kulturen mit der Monilia cinerea Bon. so leicht ist. Es stellen sich unter allen Umständen ein: Micrococcus in Gestalt von Ketten und Bakterien, Fusisporium Solani, meist auch Formen von Pleospora herbarum Tul.

Viele Aussaaten misslangen daher gänzlich.

In anderen war ich glücklicher. Am besten gelingt es, wenn man die Sporen in einem kräftigen Nährsubstrat direkt keimen lässt. Man kann in diesem Fall den Zusammenhang des Myceliums mit der Spore leicht im Auge behalten.

Ich erhielt das merkwürdige Resultat, dass genau in der nämlichen Zeit wie auf der Kartoffelpflanze, nämlich am 4.–6. Tage, je nach der Temperatur des Zuchtlokals, die Peronospora völlig normal, ganz genau ebenso wie auf der Kartoffel, fruktificirt.

Nur Störungen durch Schimmelpilze können das verhindern, sonst erhält man ein durchaus sicheres Resultat.

Es folgt daraus, dass die Peronospora ein Schimmelpilz ist, wie ich das für eine andere Art bereits im Jahre 1866 in einer Arbeit in der Botanischen Zeitung nachgewiesen habe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es folgt ferner daraus, dass durch blosse Aenderung der äusseren Bedingungen aus den Keimlingen der Peronospora-Sporen eine wesentlich verschiedene Fruchtform nicht gezüchtet werden kann. Sollte es dennoch eine solche geben, so muss es damit eine ganz andere Bewandniss haben.

Die hier besprochenen Kulturen gelingen ganz leicht, wenn man den Saft gekochter Früchte, so z. B. von Aepfeln, nicht zu concentrirt als Nährsubstrat anwendet. Man muss dabei häufig einen Tropfen destillirten Wassers zufügen, weil der Pilz sehr viel Wasser verbraucht.

Woher kommt nun der Micrococcus, woher die Spicaria, woher die so häufig auftretende Pleospora und der Rhizopus?

Wir wollen die Antwort auf diese Fragen in den nächsten Nummern zu geben versuchen.

Verzeichniss der Abbildungen:

Tafel V.

Fig. 22. Keimzelle (Spore) der Peronospora infestans Casp. bei starker Vergrösserung. st = Anheftungspunkt, p = Endpapille.

Fig. 23. Junge Keimzelle am Hyphenzweig, welcher noch mit Plasma erfüllt ist und bei a zwei Anschwellungen zeigt.

Fig. 24. Zwei junge Keimzellen am Hyphenast.

Fig. 25. Entleerte und umgeknickte Keimzelle.

Fig. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. Keimzellen, welche in einer Nährflüssigkeit Keimschläuche getrieben haben.

Fig. 34. Eine solche im frühesten Stadium der Keimung bei schwächerer Vergrösserung.

Fig. 35. Eine collabirte Keimzelle, deren Plasma nach rechts sich zusammengezogen hat.

Fig. 36. Ein Keimling.

Fig. 37. 38. Weitere Stadien der Keimung.

Fig. 39. Mycelfaden der Peronospora infestans Casp. auf dem nass gehaltenen Kartoffelblatt. Die Verästelung ist sehr unregelmässig. Manche Zweige bleiben steril. Bei k ist eine Keimzelle ausgewachsen.

Tafel VI.

Fig. 1. 2. Zweige der Peronospora infestans Casp. von einem nass gehaltenen Kartoffelblatt. Die Hyphenzweige sind zum Theil fertil und mit Anschwellungen (z) versehen, zum Theil steril und ohne solche Anschwellungen (st).

Fig. 3 a—h. Keimlinge der Schwärmzellen der Peronospora infestans Casp. in destillirtem Wasser.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Parasitenkunde

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: 4_1875

Autor(en)/Author(s): Hallier Ernst Hans

Artikel/Article: III. Neue Untersuchung der durch Peronospora infestans Casp. hervorgerufene Krankheit der Kartoffeln 263-285