

# Beiträge zur Biologie der Erysipheen.

Von  
F. W. Neger.

2. Mittheilung. [Vergl. Flora Bd. 88 (1901).]

Mit 27 Textfiguren.

## II. Die Keimungserscheinungen der Conidien.

Nachdem Zanardini (43) zuerst auf die gelappten Haftscheiben an dem Mycel von *Oidium Tuckeri* aufmerksam gemacht hat, zeigte De Bary (1), dass diese Haftscheiben nicht bei allen *Erysipheen* gleichgestaltet sind. Er unterschied, je nachdem die Haustorien von einer kaum sichtbaren Erweiterung des Mycels oder von einer deutlichen seitlichen, ganzrandigen Aussackung des Mycelfadens, oder endlich von einer gelappten Haftscheibe ihren Ursprung nehmen, *haustoria exappendiculata*, h. *appendiculata*, h. *lobulata*, und verwandte diese Unterschiede nebst anderen Merkmalen zur systematischen Unterscheidung der Arten. De Bary wies auch darauf hin, dass die Bildung der gelappten Haustorien schon bei der Cultur auf Glasplatten zu beobachten ist; er verwandte zu diesem Zweck *Erysiphe Umbelliferarum* und *Microsphaera Mougeottii*. Eine eingehendere Untersuchung der Keimschlauchbildung anderer Arten bei der Cultur in feuchten Kammern schien ihm nicht nothwendig; er sagt (l. c. p. 405): „dass sie bei allen Formen in gleicher Weise erfolgt, ist nach der bei allen übereinstimmenden Structur des fertigen Mycels kaum zweifelhaft.“ Darin hat sich aber De Bary getäuscht. Schon im vorigen Sommer habe ich gelegentlich einer Prüfung, welche Rolle die Fibrosinkörper, deren Anwesenheit, wie ich (29) gezeigt habe, hauptsächlich die Conidien von *Sphaerotheca* und *Uncinula* charakterisirt, bei der Keimung wohl spielen, die Beobachtung gemacht, dass die Keimung der Conidien bei verschiedenen *Erysipheen* unter gleichen äusseren Bedingungen in sehr ungleicher Weise verläuft. Ich habe deshalb im Laufe dieses Sommers mit einer grossen Anzahl von Mehлтаupilzen Keimversuche angestellt, und bin dabei zu einigen bemerkenswerthen Resultaten gelangt.

Es hat sich gezeigt, dass gewisse charakteristische Erscheinungen stets wiederkehren, auch wenn das Conidienmaterial zu verschiedenen Jahreszeiten und an verschiedenen Standorten gesammelt war. Solche Eigenthümlichkeiten dürfen daher wohl als feststehende, die Art kenn-

zeichnende Merkmale aufgefasst werden. Andererseits ergab sich, dass Formen, welche nach der bisher allgemein giltigen Annahme einer und derselben Art angehören, aber auf verschiedenen Pflanzen wachsen, sich auch bei der Keimung der Conidien verschieden verhalten. So weisen die Keimschläuche von *E. Umbelliferarum* beträchtliche Unterschiede auf, je nachdem die zum Keimversuch verwendeten Conidien von *Anthriscus silvestris* oder von *Heracleum spondylium* stammen. Noch auffallender ist die Verschiedenheit in den Keimungserscheinungen der Conidien von *E. communis*, je nach den Wirthpflanzen: *Polygonum aviculare*, *Ranunculus repens*, *Galium silvaticum*, *Trifolium incarnatum* etc. oder von *E. Cichoriacearum* je nach den Wirthpflanzen: *Artemisia vulgaris*, *Senecio vulgaris*, *Lactuca muralis*, *Pulmonaria officinalis* etc.

Bei der geringen Constanz der morphologischen Charaktere, selbst der höchst entwickelten Fruchtform, der Peritheciën, welche in jüngster Zeit Salmon (34) bei Abfassung seiner Monographie der *Erysipheen* Veranlassung gegeben hat, eine grosse Anzahl von bisher getrennten Arten zusammen zu fassen, ist die Thatsache, dass die Keimungsvorgänge der Conidien gewisse constante Eigenthümlichkeiten zeigen, wohl von einigem Werth für die Entscheidung der Frage, ob jene Zusammenfassung berechtigt ist oder nicht.

Natürlich muss bei Auswahl der zur Unterscheidung zu verwendenden Merkmale mit Vorsicht vorgegangen werden, da, wie sich gezeigt hat und nach den mannigfaltigen, bei anderen Pilzen gemachten Erfahrungen voraus zu sehen war, die Keimungserscheinungen durch äussere Verhältnisse (Luftzutritt, Wärme, Licht etc.), sowie durch innere Ursachen wesentlich beeinflusst werden.

Erste Bedingung ist, dass stets vollkommen frisches, sehr gut keimfähiges Conidienmaterial zu den Versuchen verwendet wird. An unter Glasglocken auf der betreffenden Wirthpflanze gezüchteten Conidienrasen wird man stets solches Material vorfinden, vorausgesetzt, dass sich nicht — was allerdings zuweilen vorkommt — bei zu üppiger Entwicklung der Conidienrasen und infolge zu seltenen Lüftens fremde Pilze darauf angesiedelt haben; auf mehreren meiner Culturen beobachtete ich massenhafte Entwicklung eines Fadenpilzes: *Acrostagmus cinnabarinus*. Die Wirkung dieses Parasiten ist sehr verhängnissvoll. Derselbe ist im Stande, in 1—2 Tagen ausgedehnte Conidienrasen zu vernichten.

Die Keimkraft der Conidien leidet sehr unter seinen Angriffen. Selbstverständlich ist, dass die Keimversuche sämmtlich in der

gleichen Weise ausgeführt wurden, nämlich in kleinen feuchten Kammern im hängenden Tropfen. Da nur die mit der atmosphärischen Luft in Berührung kommenden Conidien normale Keimungserscheinungen aufweisen, so empfiehlt es sich, den Tropfen möglichst seicht zu machen, damit nicht zu viele Conidien ganz untertauchen.

Es kommt aber selbst bei vollkommen frischem Conidienmaterial vor, dass die Keimung aus mir unbekanntem Gründen gänzlich ausbleibt oder erst sehr spät eintritt. Aehnliche Erfahrungen wurden auch schon bei *Ustilagineen*- und *Uredineensporen* gemacht.

Solche aus inneren Ursachen schlecht keimende Conidien zeigen vielfach auch Abweichungen von den normalen Vorgängen und sind deshalb für den vorliegenden Zweck unbrauchbar.<sup>1)</sup>

Nach diesen einleitenden Bemerkungen gebe ich im Nachfolgenden eine Uebersicht derjenigen Merkmale, welche bei den verschiedenen Mehlthauspitzen beträchtliche Abweichungen zeigen, für die Art aber mehr oder weniger constant sind:

a) Ort der Entstehung des oder der Keimschläuche. Bekanntlich entbehren die *Erysipheen*conidien der Keimsporen, einer Einrichtung, welche in auffallender Weise besonders den *Uredosporen* zukommt, bei welcher letzteren ihre Zahl und Anordnung mit Vortheil zur Charakterisirung der Art verwendet wird. Trotzdem, dass also an der reifen *Erysipheen*conidie keine den Austritt der Keimschläuche fixirenden dünneren Stellen vorgebildet sind, kann als Regel gelten, dass die Keimschläuche an den beiden Schmalseiten oder wenigstens in unmittelbarer Nähe derselben ihren Ursprung nehmen. Einige Arten aber machen eine Ausnahme von der Regel, so besonders *Phyllactina corylea*, *Erysiphe Graminis*, *Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit*, *Calamintha acinos* und einige andere auf *Labiaten* schmarotzende Mehlthauspitze.

Bei diesen entstehen die Keimschläuche sehr häufig auch an den Langseiten der Conidie senkrecht zur Längsachse derselben.

b) Die Länge der Keimschläuche, welche zwar je nach dem mehr oder weniger guten Ernährungszustand, in welchem sich die Conidien befinden, etwas schwankt, kann trotzdem für einige Formen innerhalb gewisser Grenzen als constant angesehen werden. Sehr lange Keimschläuche bilden stets die Conidien von *E.* auf *Artemisia vulgaris*, *Lappa major*, *Verbascum thapsiforme*, *Heracleum*

1) So beobachtete ich bei *E. Umbelliferarum* von *Heracleum spondylium* an schlecht keimenden Sporen kurze einfache kaum verzweigte Keimschläuche, während die letzteren bei freudig keimenden Conidien reich verzweigt und meist ziemlich lang werden.

*spondylium* (unter Umständen bis 10fache Sporenlänge), sehr kurze dagegen *E.* auf *Galeopsis tetrahit*, *Calamintha acinos*, *Salvia verticillata*, *Pulmonaria officinalis* u. a. (oft kaum mehr als Sporenlänge). Dass diese kurzen Keimschläuche wirklich für die betreffenden Pilzformen charakteristisch und nicht etwa als eine pathologische Erscheinung anzusehen sind (verursacht entweder durch mangelhaften Ernährungszustand oder ungünstige Culturbedingungen), geht aus folgenden gleichzeitig gemachten Beobachtungen hervor:

1. Die betreffenden Conidien von *Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit* erwiesen sich als infectionskräftig, d. h. es gelang leicht mit Hilfe derselben gesunde Wirthpflanzen (gleicher Art) zu inficiren. (Vergl. Infectionsversuche.)

2. Die Keimschläuche von *Erysiphe* auf *Artemisia*, *Lappa* etc. werden, wenn die Keimung in einem grossen feuchten Raum, also bei reicherm Luftzutritt, als dies in einer kleinen feuchten Kammer möglich ist, erfolgt, ausserordentlich lang; sie erreichen zuweilen 12- bis 15fache Sporenlänge. Diejenigen von *E.* auf *Galeopsis tetrahit* behalten auch unter diesen offenbar günstigeren Keimungsbedingungen ihre geringe Länge bei.

c) Die Verzweigung der Keimschläuche steht, wie ich zeigen werde, in naher Beziehung zu der Form der Haftscheiben. Bei weitaus den meisten *Erysipheen*-Conidien ist die Verzweigung der Keimschläuche eine geringe; ziemlich reich verzweigt sind dieselben nur bei *Erysiphe* auf *Heracleum spondylium*, *Anthriscus silvestris*, *Ranunculus repens*; mässige Verzweigung, meist nur die Ausbildung eines Seitenastes oder eines oder zwei seitlicher Ausstülpungen — und auch dann nur an wenigen Keimschläuchen —, zeigen: *Erysiphe* auf *Labiaten*, *Capsella bursa pastoris*, *Centaurea jacea*, *Eupatorium cannabinum*, *Galium silvaticum*, *Lappa major*, *Plantago major*, *Pulmonaria officinalis*, *Senecio vulgaris*; niemals oder nur äusserst selten beobachtete ich Verzweigung der Keimschläuche bei *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris*, *Melilotus officinalis*, *Trifolium incarnatum*, *Robinia pseudocacia*, *Phyllactinia corylea* u. a. Lässt man die Conidien statt im hängenden Tropfen in einem nur mit feuchter Luft erfüllten Raum keimen, so wird sehr bald an einem kurzen Keimschlauch ein Appressorium gebildet, d. h. statt des reich verzweigten Keimschlauches tritt ein tiefgelapptes Appressorium, statt des mässig verzweigten eine nur schwach getheilte oder fast ungetheilte Haftscheibe auf; der unverzweigte Keimschlauch verbreitert sich in dem der Glaswand angepressten Theil nur unmerklich.

d) Die Haftscheiben sind nach dem Vorstehenden offenbar nichts anderes als verkürzte Keimschläuche, bzw. Myceltheile. Auf ihre Verwerthung zu systematischen Zwecken hat schon De Bary (s. oben) hingewiesen. Schon bei der oben erwähnten Cultur im feuchten Luftraum zeigte sich, dass die Keimschläuche, indem sie sich mehr oder weniger eng der Glasplatte anschmiegen, in sehr verschiedener Weise auf Contactreiz reagiren.

Recht anschaulich äussert sich diese verschiedene grosse Neigung, Haftscheiben zu bilden, auch, wenn in der feuchten Kammer im hängenden Tropfen zahlreiche Conidien sehr dicht neben einander liegen.

Keimschläuche, welche sehr leicht auf Contactreiz reagiren, bilden Haftscheiben, welche sich einer benachbarten Spore eng anlegen und dieselbe oft mehr oder weniger vollständig umklammern (*Erysiphe* auf *Heracleum spondylium*, *Anthriscus silvestris*, *Ranunculus repens*); andere reagiren zwar auch noch sehr gut auf Berührung, sind aber mit einfacheren, nicht oder nur wenig gelappten Appressorien versehen (*Erysiphe graminis*, *Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit*). Bei wieder anderen besteht die Haftscheibe nur in einer, der Nachbarspore sich anlegenden, wulstartigen Anschwellung des Keimschlauches (*Erysiphe* auf *Trifolium*, *Melilotus officinalis*, *Lappa major*). Bei zahlreichen Arten endlich beobachtete ich nie oder nur sehr selten, dass sich der Keimschlauch an eine Nachbarspore anlegt (*Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris*, *Uncinula Salicis*, *Microsphaera Evonymi* u. a.). Von einer Reactionsfähigkeit auf Contactreiz kann bei den Keimschläuchen dieser Arten — wenigstens soweit im Wasser suspendirte Conidien in Betracht kommen — überhaupt nicht mehr die Rede sein. Ob und welche Beziehungen bestehen zwischen diesem verschiedenen hohen Grad von Reactionsfähigkeit auf Berührungsreiz und sonstigen Lebensäusserungen der betreffenden Arten, entzieht sich zunächst der Einsicht.

e) Verhalten gegen das Licht. Es scheint De Bary vollkommen entgangen zu sein, dass die Conidien vieler *Erysipheen* in auffallender Weise das Bestreben besitzen, bei Ausbildung der Keimschläuche auf das einfallende Licht zu reagiren.

Die Fälle, in welchen mit Sicherheit nachgewiesen worden ist, dass das Licht fördernd auf das Wachstum der Pilze einwirkt, sind nicht zahlreich. Eine erschöpfende Darstellung dessen, was über diesen Gegenstand bis zum Jahre 1890 bekannt geworden ist, gibt Elfving in seiner Abhandlung: „Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze“. Neuere Untersuchungen ändern nichts an der

Zusammenfassung, welche Elfving auf Grund der von ihm durchgesehenen Litteratur gibt: „Die Anlage der Fruchtkörper vieler Pilze ist vom Licht abhängig, einmal angelegte Fruchtkörper entwickeln sich im Dunkeln weiter, wenn auch häufig in abnormaler Weise; neue werden bei Lichtabschluss nicht angelegt; die vegetativen Zustände der Pilze werden vom Licht nicht beeinflusst.“ (Vgl. auch die Untersuchungen Brefeld's an *Coprinus*, *Sphaerobolus*, *Pilobolus* etc. [3 und 5].) Abweichend hievon äussern sich gelegentlich andere Autoren; De Bary glaubt, dass manche *Uredo*-Sporen, z. B. diejenigen von *Uromyces appendiculatus*, lichtbedürftig seien (2); seine Beweisführung ist allerdings nicht überzeugend. Van Tieghem findet, dass die Sporen von *Penicillium glaucum* an der Lichtseite besser keimen, als an der Schattenseite (40).

Andererseits soll die Keimung der Zoosporen von *Peronospora* nach De Bary (2) im Dunkeln besser von Statten gehen als bei Lichtzutritt, und Hofmeister (20) erklärt das Anschmiegen der *Erysiphe*-Keimfäden an das Substrat, sowie das Eindringen der Haustorien in die Epidermiszellen der Wirthpflanze als Folge von negativem Heliotropismus, freilich ohne einen positiven Beweis dafür zu erbringen.

Nach zahlreichen Versuchen, welche ich im Laufe des vorigen und dieses Sommers angestellt habe, kann kein Zweifel bestehen, dass die Keimschläuche der Conidien zahlreicher *Erysipheen* in ganz bestimmter Weise auf das Licht reagiren. Ueber das Wesen dieser heliotropischen Reactionen geben folgende Versuche Aufschluss: Conidien von *Erysiphe* auf *Ranunculus repens* wurden am 25. September Vorm. 10 Uhr frisch von einer üppigen Conidiencultur weg in zwei feuchte Kammern gebracht; die Kammer I wurde mit einem innen geschwärzten Gehäuse, welches an einer Seite mit Oeffnung versehen war, bedeckt. Durch die Oeffnung fiel zerstreutes Tageslicht auf die Cultur.

Die Kammer II wurde daneben gestellt und vollkommen dunkel gehalten. Alle übrigen Factoren (Temperatur, verwendetes Sporenmateriale etc.) waren also für beide Keimversuche vollkommen gleich.

Nach 8 Stunden:

I. Keimschläuche waren an zahlreichen Conidien (etwa 40 %) entstanden; dieselben hatten die Länge von  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  Conidie und waren sämmtlich dem Licht zugewendet.

II. Nur etwa 15 % der Conidien hatten gekeimt; die Keim-

schläuche waren noch sehr kurz (meist waren nur Andeutungen davon zu sehen) und regellos orientirt.

Nach weiteren 14 Stunden:

I. ca. 55 % der vorhandenen Sporen waren gekeimt, von diesen 82 % dem Licht zugewendet (zahlreiche, während der Nacht neu entstandene Keimschläuche zeigten keine Abhängigkeit vom Licht, wodurch das + heliotropische Keimprocent herabgedrückt wurde);

II. nur etwa 20 % waren gekeimt, die Keimschläuche beträchtlich kürzer als bei I.

Am 30. September zeigte sich in I das absolute Keimprocent noch grösser, das + heliotropische Keimprocent kleiner als am 26. Sept., in II war das Keimprocent wie die Länge der Keimschläuche immer noch beträchtlich kleiner als in I.

Ein Versuch mit Conidien von *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris* unter gleichen Bedingungen angestellt, ergab folgendes Resultat:

Aussaat der Conidien 25. Sept.

I. am 26. September Vorm. 8<sup>h</sup> waren 35 % gekeimt, davon 91 % + heliotropisch;

II. am 26. September Vorm. 8<sup>h</sup> waren 2 % gekeimt.

Die Kammer II wurde jetzt in der oben angegebenen Weise einseitiger Beleuchtung exponirt; am 30. Sept. waren die meisten Sporen ausgekeimt, davon 80—90 % + heliotropisch.

Die vorstehend beschriebenen Fälle sind aus einer grösseren Reihe von Versuchen herausgegriffen, welche sämmtlich ein ziemlich genau übereinstimmendes Resultat ergeben haben.

In manchen Fällen war das + heliotropische Keimprocent in I nicht immer gleich hoch, andererseits das absolute Keimprocent in II nicht immer gleich niedrig; diese Schwankungen sind jedenfalls auf innere Ursachen zurück zu führen, für welche ich keine Erklärung finden kann.

Ich möchte nicht verschweigen, dass meiner Beobachtungsmethode ein geringfügiger Fehler anhaftet, welcher sich nicht wohl umgehen liess.

Im hängenden Tropfen — selbst wenn derselbe sehr seicht ist — können die Keimschläuche bei der geringsten Erschütterung eine kleine Bewegung erfahren, wodurch das Bild ihrer Richtung verändert wird. Andererseits sind feste Nährböden, z. B. Agaragar, für diese Versuche nicht wohl geeignet, da auf ihnen die Keimprocesse nicht in normaler Weise verlaufen.

Der durch etwaige Verschiebung der Keimschläuche beim Zählen

der Keimproben entstandene Fehler ist aber bei vorsichtiger Handhabung so gering, dass er wohl vernachlässigt werden darf.

Aus den oben beschriebenen Versuchen gehen zwei Thatsachen mit Sicherheit hervor:

a) Belichtung begünstigt die Entstehung von Keimschläuchen, weshalb diese hauptsächlich an der belichteten Seite der Conidien ihren Ursprung nehmen.

b) Dem Licht ausgesetzte Keimschläuche wachsen schneller als in Dunkelheit gehaltene.

Ein Unterschied in der Wirkungsweise zwischen zerstreutem Tageslicht und directem Sonnenlicht scheint nicht zu bestehen.

Wie schon oben erwähnt wurde, ist das + heliotropische Keimprocent zu Beginn der Keimung am grössten und nimmt mit zunehmendem absolutem Keimprocent stetig ab, was einerseits darauf zurück zu führen ist, dass an den während der Nacht zur Keimung gelangten Conidien die Keimfäden nicht nach dem Licht orientirt sind, andererseits vielleicht darauf, dass manche Conidien für den Lichtreiz weniger empfänglich zu sein scheinen. Ihre Keimschlauchbildung wird offenbar verhältnissmässig spät durch andere (innere?) Factoren ausgelöst.

Ferner ist zu bemerken, dass die Keimschläuche mit zunehmendem Alter ihren positiven Heliotropismus mehr oder weniger einbüssen, was sehr wohl zu verstehen ist, da sich bald andere für die Ernährung des neu gebildeten Mycels wichtigere Erfordernisse geltend machen. Und so beobachtet man sehr häufig (s. die nachstehenden Figuren), dass die Keimschläuche, nachdem sie eine Strecke weit dem Licht entgegen gewachsen sind, im Bogen oder in einem spitzen Winkel umkehren und offenbar in ihrer nächsten Umgebung nach einem zur Bildung eines Haustoriums geeigneten Substrat suchen, bis sie schliesslich an Erschöpfung zu Grunde gehen.<sup>1)</sup>

Nicht bei allen von mir untersuchten *Erysipheen*-Arten ist die Orientirung der Keimschläuche nach dem einfallenden Licht gleich deutlich und auffallend. Neutral oder nahezu neutral verhalten sich die Keimschläuche der Conidien von *Erysiphe* auf *Cerintho minor*, *Melilotus officinalis*, *Robinia pseudoacacia*, *Heracleum spondylium*, *Polygonum aviculare*, *Uncinula salicis*, *U. Aceris*, *Phyllactinia corylea*, *Erysiphe graminis*.

Undeutlich nach dem Licht orientirt sind dieselben (60—70 %) )

1) Vergleiche die Beobachtung Büsgen's (7).

bei *Erysiphe* auf *Salvia verticillata*, *Centaurea jacea*, *Trifolium incarnatum*, *T. medium* u. a.

Deutlicher + Heliotropismus dagegen (70—100 %) zeigt sich bei: *E.* auf *Eupatorium cannabinum*, *Artemisia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Anthriscus silvestris*, *Senecio vulgaris*, *Plantago major*, *Lactuca muralis*, *Lappa major*, *Galium silvaticum*, *Verbascum thapsiforme*, *Galeopsis tetrahit* (100 %), *Calamintha Acinos*, *Symphythum tuberosum*, *Pulmonaria officinalis*, ferner *Trichocladia Astragali*, *Microsphaera Evonymi* u. a.

Es erübrigt noch die Frage zu erörtern, welche biologische Bedeutung wohl dieses „Reagiren auf Lichtreiz“ haben könnte. Bei höheren Pflanzen sind bisher nur wenige Fälle von einer fördernden Wirkung des Lichtes auf die Keimung der Samen bekannt geworden.

Sichere Angaben existiren für die folgenden Pflanzen: *Viscum album* (nach Wiesner: 41), *Poa*-Arten (nach Stebler 37), *Agrostis stolonifera* und *Nicotiana macrophylla* (nach Cieslar: 8) und endlich *Veronica peregrina* (nach Heinricher: 19).

Am nächsten liegt uns ein Vergleich mit der parasitischen Mistel.

Man hat die Abhängigkeit der Keimung vom Licht bei dieser Pflanze dahin gedeutet, dass es für die Samen dieses Parasiten vortheilhafter ist, wenn sie an einem dem Licht exponirten Platz — ein solcher ist z. B. eine Baumkrone — keimen, als an einem dunkeln Ort, z. B. auf dem Erdboden unter Laub, weil im ersteren Fall die Möglichkeit, einen günstigen Nährboden zu finden, mehr verbürgt ist, als im zweiten Fall.

Aehnliche Beziehungen mögen auch für die *Erysipheen*-Conidien in Betracht kommen, insofern als an lichten Stellen — z. B. an den obersten jugendlichen Theilen der Wirthpflanze, auf welche die Sporen aufgefallen sind — die Aussicht mit Hilfe der Haustorien in das Substrat einzudringen, grösser ist, als an den älteren, und dem entsprechend beschatteten Pflanzentheilen.

#### Uebersicht über die Keimungserscheinungen der Conidien bei den einzelnen Arten.

Nachstehende Beschreibungen mögen zur Ergänzung des oben Gesagten dienen:

##### 1. *Erysiphe* auf *Anthriscus silvestris*.

Keimversuche: 14. VIII., 3. IX., 11. IX. Keimung erfolgt leicht. Keimschläuche ziemlich lang, 3—5fache Sporenlänge, meist erst nahe

der Spitze verzweigt; an Glasplatten oder an benachbarte Conidien werden gelappte Appressorien angelegt. 80—85 % dem Licht zuwachsend. (Fig. 1.)

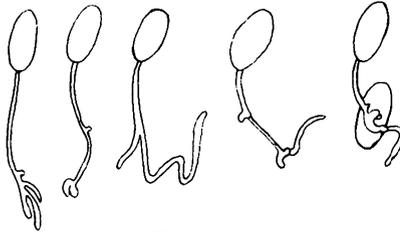


Fig. 1.

### 2. *Erysiphe* auf *Heracleum spondylium*.

Keimversuche: 20. VIII., 22. VIII., 23. VIII., 3. X., 10. IX., 14. IX. Keimung erfolgt meist sehr leicht. Keimschläuche reich verzweigt, hirschgeweihähnlich, 5—7fache Sporenlänge, nicht nach dem Licht orientirt (oder nur undeutlich), Appressorien (an Glasplatten oder benachbarten Conidien) reich gelappt. (Fig. 2.)

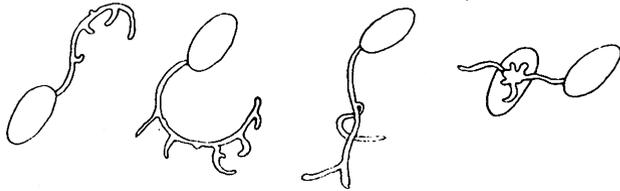


Fig. 2.

### 3. *Erysiphe* auf *Ranunculus repens*.

Keimversuche: 3. IX., 15. IX., 25. IX. Keimung erfolgt meist leicht. Keimschläuche gerade oder verbogen, wenig, und dann oft sehr charakteristisch wickelartig sympodial verzweigt, sehr deutlich nach dem Licht orientirt 90—100 % (s. oben im allgemeinen Theil), erreichen 2—4fache Sporenlänge. Appressorien gelappt. Die Keimschläuche dieser Form reagiren sehr auf Contactreiz, indem

sich dieselben sehr gerne mittelst ihrer Appressorien an benachbarte Conidien anlegen. (Fig. 3.)

Die drei Formen (*E.* auf *Anthriscus*, *Heracleum* und *Ranunculus*) zeigen in der Keimschlauchbildung viele Beziehungen zu einander; trotzdem lassen sich constante Unterschiede aufrecht erhalten.

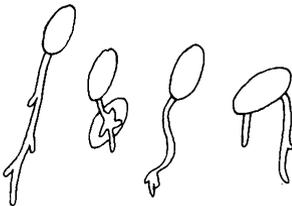


Fig. 3.

Wesentlich weichen die folgenden ab, welche gemeinhin als zur gleichen Art (*E. Polygoni*) gehörig betrachtet werden.

4. *Erysiphe* auf *Galium silvaticum*.

Keimversuche: 20. VIII., 3. IX., 19. IX., 22. IX., 26. IX. Die Keimung erfolgt häufig schwer und mangelhaft. Keimschläuche wenig verzweigt, meist nur mit 1—2 kleinen seitlichen Höckern, erreichen 2—3fache Sporenlänge und endigen oft in eine stark lichtbrechende Blase (Riesenzelle?) 85—95% + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 4.)

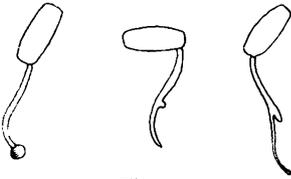


Fig. 4.

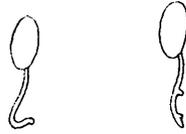


Fig. 5.

5. *Erysiphe* auf *Capsella bursa pastoris*.

Keimversuch: 22. IX. Die Keimung erfolgt leicht. Gestalt der Keimschläuche ähnlich wie bei voriger, ca. 90% + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 5.)

Ziemlich übereinstimmende Keimungserscheinungen weisen die Conidien der auf Leguminosen wachsenden Mehlthau auf; z. B.:

6. *Erysiphe* auf *Trifolium incarnatum* (und *T. medium*).

Keimversuche: 9. IX., 11. IX., 12. IX., 13. IX., 23. IX., 26. IX. Keimung erfolgt meist mässig gut. Länge der Keimschläuche = 4—5fache Sporenlänge; meist nicht oder nur undeutlich nach dem Licht orientirt (höchstens 60—70%); keine gelappten Appressorien. (Fig. 6.)

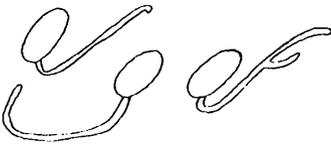


Fig. 6.



Fig. 7.

7. *Erysiphe* auf *Melilotus officinalis*.

Keimversuche: 20. VIII., 30. VIII., 26. IX. Keimung erfolgt meist mässig gut. Die Keimschläuche lassen keine Orientirung nach dem Licht erkennen; keine gelappten Appressorien.

Bei diesen wie den bei den vorhergehenden Formen (auf *Trifolium*) zeichnen sich die Keimschläuche stets dadurch aus, dass ihr plas-

matischer Inhalt eine eigenthümliche krümmelige Beschaffenheit erkennen lässt, was bei anderen Arten nur ausnahmsweise vorkommt. (Fig. 7.)

8. *Erysiphe* auf *Robinia pseudoacacia*.

Keimversuche: 16. IX., 22. IX. Keimung erfolgt meist mässig gut. Keimschläuche kaum nach dem Licht orientirt (50—60%). Keine gelappten Appressorien; Keimschlauchinhalt sehr oft krümmelig. (Fig. 8.)

Die Erysipheformen, welche gewöhnlich als zu *Erysiphe Cichoriacearum* gehörig betrachtet werden, zeigen auffallende Unterschiede in der Keimschlauchbildung. Als Typen seien vorangestellt *E.* auf *Artemisia vulgaris*, *E.* auf *Lappa* und *E.* auf *Verbascum thapsiforme*.

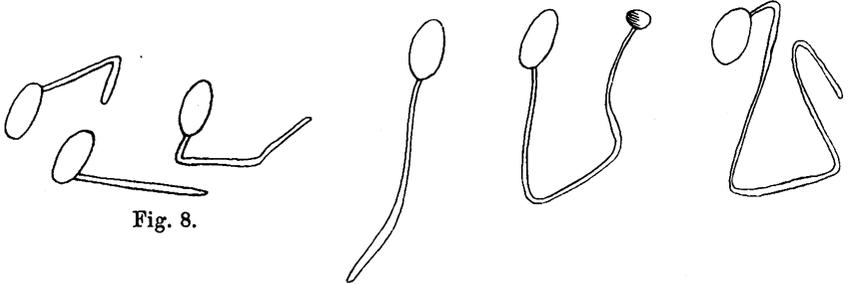


Fig. 8.

Fig. 9.

9. *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris*.

Keimversuche ca. 30—35. Keimkraft meist vorzüglich. Keimschläuche oft sehr lang (bei reichem Luftzutritt 10—12fache Sporenlänge oder noch länger. Am Ende des Keimschlaches entsteht oft eine stark lichtbrechende Blase; 70—90% + heliotropisch (s. auch oben im allgemeinen Theil). Keine gelappten Appressorien. (Fig. 9.)

10. *Erysiphe* auf *Lappa major*.

Keimversuche: 20. VIII., 30. VIII., 9. IX., 14. IX., 30. IX., 1. X.

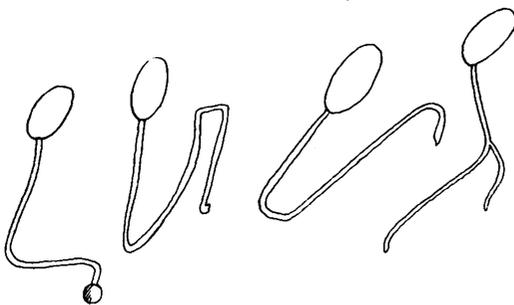


Fig. 10.

Die Keimung erfolgt meist sehr gut, Keimschläuche sehr lang, besonders bei reichem Luftzutritt (8—10fache Sporenlänge) 75—90% + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 10.)

11. *Erysiphe* auf *Verbascum thapsiforme*.

Keimversuche: 20. VIII., 28. VIII., 9. IX., 14. IX., 23. IX., 24. IX. Die Keimung erfolgt meist gut. Keimschläuche sehr lang, wenig gebogen, bei reichem Luftzutritt bis 10fache Sporenlänge; ca. 90 % + heliotropisch. Keine gelappten Appressorien. (Fig. 11.)

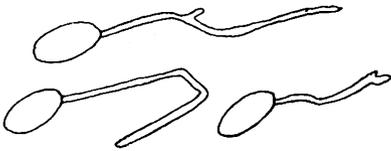


Fig. 11.

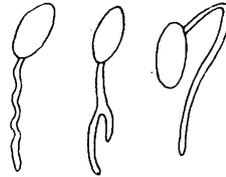


Fig. 12.

12. *Erysiphe* auf *Senecio vulgaris*.

Keimversuche: 26. VIII., 19. IX., 22. IX., 26. IX. Die Keimung erfolgt sehr gut, bleibt jedoch zuweilen aus unbekanntem Gründen vollständig aus. Die Keimschläuche erreichen 2—3fache Sporenlänge, sind selten verzweigt; ca. 75 % + heliotropisch. Keine gelappten Appressorien. (Fig. 12.)

13. *Erysiphe* auf *Plantago major*.

Keimversuche: 22. VIII., 3. IX., 12. IX., 28. IX. Keimkraft sehr verschieden, oft sehr gut, zuweilen aber unterbleibt die Keimung vollständig. Keimschläuche 2—3fache Sporenlänge erreichend, häufig wellig hin und her gebogen, 90—95 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 13.)

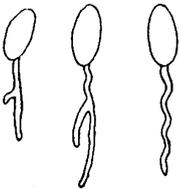


Fig. 13.

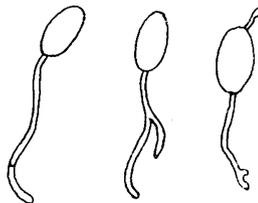


Fig. 14.

14. *Erysiphe* auf *Eupatorium cannabinum*.

Keimversuche: 9. IX., 11. IX., 16. IX., 22. IX. Keimung erfolgt meist sehr gut. Keimschläuche erreichen 4—5fache Sporenlänge, selten verzweigt. 80—90 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 14.)

15. *Erysiphe* auf *Centaurea jacea*.

Keimversuche: 22. IX., 24. IX. Die Keimung erfolgt meist gut. Keimschläuche von 2—3facher Sporenlänge, selten schwach verzweigt. 60—70% + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 15.)



Fig. 15.

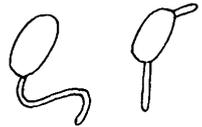


Fig. 16.

16. *Erysiphe* auf *Hieracium murorum*.

Keimversuche: 4. VII., 9. IX., 16. IX. Die Keimung erfolgt in den meisten Fällen sehr mangelhaft und macht nur sehr langsame Fortschritte, selbst bei Anwendung von durchaus frischem Conidienmaterial. Keimschläuche kurz, gerade oder wenig gekrümmt, ca. 80% + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 16.)

17. *Erysiphe* auf *Lactuca muralis*.

Keimversuche: 20. VIII., 3. IX., 10. IX., 4. X. Keimung oft sehr mangelhaft. Keimschläuche kurz, 1—2fache Sporenlänge, gerade oder wenig gekrümmt, oft mehrere an einer Spore, 75—80% + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 17.)

Von den vorstehend beschriebenen Keimversuchen gaben ziemlich übereinstimmende Resultate: 9., 10. und 11., ferner 12., 13., 14. und 15., am meisten weichen ab 16. und 17.; bei letzteren beiden erhält man den Eindruck, dass hier Formen vorliegen, welche sich auf dem Wege der Degeneration befinden; damit stimmt auch überein die oft nur kümmerliche Ausbildung der Conidienrasen, sowie, dass niemals<sup>1)</sup> Perithezien gebildet werden.

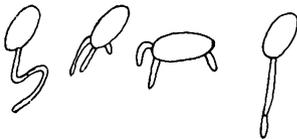


Fig. 17.

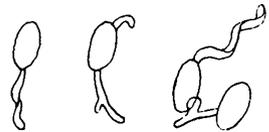


Fig. 18.

18. *Erysiphe* auf *Pulmonaria officinalis*

(sowie *Symphytum tuberosum*, *Echium vulgare*, *Cerinth minor*, *Lithospermum arvense*).

Keimversuche: 14. VII., 16. VII., 26. VIII., 3. IX., 15. IX., 22. IX., 1. X. Die Keimung erfolgt mässig gut, zuweilen unterbleibt sie ganz.

1) Nach meinen bisherigen Erfahrungen.

Alle *Erysiphe*-Formen auf den oben erwähnten Wirthpflanzen stimmen so vollständig überein bezüglich der Keimungsvorgänge, dass es überflüssig ist, die letzteren einzeln zu beschreiben. In allen Fällen ist der Keimschlauch durch seine gedrungene Gestalt von demjenigen der meisten Formen von *Erysiphe Cichoriacearum* ausgezeichnet, er erreicht kaum doppelte Sporenlänge, ist häufig schraubenartig gewunden; nur hinsichtlich der Reactionsfähigkeit auf das Licht bestehen einige Unterschiede, z. B. bei *Pulmonaria* ergaben sich ca. 80 % + heliotropisch, bei *Cerinth minor* höchstens 60 %. Appressorien werden gebildet, aber sind meist nur eine erweiterte Ausbuchtung des Keimschlauches. (Fig. 18.)

Nach dem Vorstehenden kann wohl nicht daran gezweifelt werden, dass sich die *Erysiphe* auf *Boragineen* von *Erysiphe Cichoriacearum* specifisch unterscheidet (s. unten: Infectionsversuche).

Auch die auf Labiaten wachsenden *Erysiphe*arten zeigen in den Keimungserscheinungen der Conidien Uebereinstimmung, wie die folgenden Versuche zu erkennen geben:

#### 19. *Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit*.

Keimversuche: 14. VII., 9. IX., 20. IX. Die Keimung erfolgt in der Regel gut, die Keimschläuche bleiben meist sehr kurz (auch bei reichlichem Luftzutritt); sie erreichen selten mehr als Sporenlänge, sind selten verzweigt, stark + heliotropisch (oft 100 %). Die Appressorien, welche hie und da entstehen, wenn sich ein Keimschlauch an eine benachbarte anlegt, sind nicht oder nur schwach gelappt. (Fig. 19.)



Fig. 19.

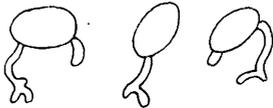


Fig. 20.

#### 20. *Erysiphe* auf *Galeobdolum luteum*.

Keimversuche: 3. IX., 11. IX. Keimung in der Regel gut. Die Keimschläuche sind nach Grösse, Gestalt, Wachstumsrichtung (95—100 % + heliotropisch) fast genau gleich denjenigen von 19, desgleichen die Appressorien. (Fig. 20.)

#### 21. *Erysiphe* auf *Calamintha acinos*.

Keimversuch: 14. VII. Keimung gut, Keimschläuche annähernd wie oben. 95 bis 100 % + heliotropisch. (Fig. 21.)



Fig. 21.

## 22. *Erysiphe* auf *Salvia verticillata*.

Keimversuche: 30. IX., 1. X. Keimung mässig gut. Die Keimungserscheinungen weichen etwas ab von denjenigen in 19—21, wie denn auch die *Erysiphe* auf *Salvia verticillata* durch ihr jahreszeitlich spätes Auftreten auffällt. Die Keimschläuche entstehen nie an den Langseiten der Conidien, was bei den anderen *Labiaten*-Mehlthauen häufig vorkommt, und sind kaum nach dem Licht orientirt (60—65%). Die Form der Keimschläuche und Appressorien allerdings ist kaum verschieden von derjenigen in den Versuchen von 19—21. (Fig. 22.)

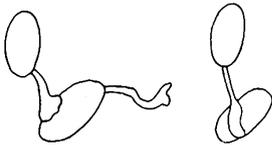


Fig. 22.

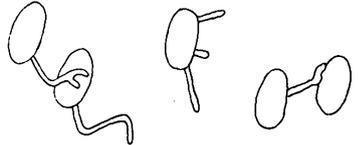


Fig. 23.

## *Erysiphe graminis* auf *Dactylis glomerata*.

Keimversuche: 25. VIII., 30. VIII., 3. IX., 1. X., 4. X. Die Keimung erfolgt oft sehr schwer und langsam oder bleibt hartnäckig ganz aus. Keimschläuche sehr kurz, dünn, nicht selten an den Langseiten entspringend, meist nicht verzweigt, nicht nach dem Licht orientirt.

Beim Anlegen der Keimschläuche an benachbarte Conidien bilden sich häufig kurze Auszweigungen oder breite Haftscheiben. (Fig. 23.)

Es wurden ausserdem noch einige weitere Keimversuche angestellt, welche aber nichts Bemerkenswerthes bieten: *Erysiphe* auf *Polygonum aviculare* (ähnlich *E.* auf *Ranunculus repens*), und *E.* auf *Aposeria foetida* (ähnlich *E.* auf *Hieracium murorum*), *E.* auf *Hypericum perforatum* und *H. montanum* (ähnlich *E.* auf *Melilotus*).

## Sphaerotheca.

Zur Untersuchung gelangten *Sph. Castagnei* auf *Spiraea ulmaria*, *Humulus lupulus*, *Taraxacum officinale*, ferner *Sph. Epilobii*, *Sph. pannosa*.

In sehr vielen Fällen blieb die Keimung ganz aus, in einigen wurde eine kümmerliche Keimschlauchentwicklung beobachtet. Dass *Sphaerotheca*-Conidien sehr schwer keimen, hat auch Rauch (33) bei seinen Versuchen, die Keimungsbedingungen einer auf *Verbena hybrida* schmarotzenden *Sphaerotheca* zu ermitteln, erfahren.

Durch starke Abkühlung wird — wie auch Salmon (35) beobachtet hat — die Keimschlauchbildung befördert.

Versuch: Am 9. IX. wurden Blätter von *Humulus lupulus* mit frischen Conidienrasen in einer Blechdose eingeschlossen, 24 Stunden in Eis gelegt; die am 10. IX. mit diesen Conidien angelegten Keimversuche zeigten am 11. IX. bei etwa 10% Keimschlauchbildung. Die Keimfäden waren kurz, ziemlich dick und nicht nach dem Licht orientirt.

In einem anderen Versuch (16. IX.) zeigte sich, dass ohne vorhergehende Abkühlung nach achttägigem Liegen in der feuchten Kammer verhältnissmässig viele Conidien ausgekeimt waren. In vielen Fällen aber war selbst nach 20—25 tägigem Liegen in der feuchten Kammer noch keine Keimung eingetreten. Hopfendecoct als Nährlösung verwendet, fördert die Keimthätigkeit nicht.

Die Keimungserscheinungen der *Sphaerotheca*-Arten wurden angesichts dieser negativen Erfolge nicht weiter verfolgt, um so mehr, als auch die Infectionsversuche sehr unbefriedigende, zu weiteren Schlüssen nicht berechtigende Resultate ergaben.

Auch mit Conidien von *Trichocladia Astragali* (auf *Astragalus Glycyphyllus*), *T. tortilis* (auf *Cornus sanguinea*), *Microsphaera Evonymi* (auf *Evonymus europaeus*) wurden Keimversuche angestellt. Dieselben boten aber nichts Bemerkenswerthes und mögen deshalb hier übergangen werden.

#### *Uncinula Salicis* auf *Salix purpurea*.

Keimversuche: 20. VIII., 26. VIII., 2. IX. Keimkraft sehr gut. Keimschläuche stets wellig hin und her gebogen, nicht oder nur undeutlich nach dem Licht orientirt (höchstens 60%), erreichen ca. 6fache Sporenlänge; keine gelappten Appressorien.

#### *Uncinula Aceris* auf *Acer pseudoplatanus* und *A. campestre*.

Ich habe früher (29) schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Conidien mancher *Erysipheen* je nach den Culturbedingungen verschiedene Grösse und Gestalt zeigen, weshalb es unzweckmässig ist, den Grössenverhältnissen der Conidien die Bedeutung eines Artmerkmals beizulegen. In sehr auffallender Weise beobachtete ich diese Verschiedenheit der Conidiengrösse bei *Uncinula Aceris*, wo man geradezu von einem „Dimorphismus der Conidien“ sprechen könnte. Erfolgt die Infection an der Unterseite ausgewachsener Blätter von *Acer pseudoplatanus* (die Oberseite ist nur bei jungen Blättern dieser Art sowie bei *Acer campestre* für die Infection empfänglich), so bilden sich die bekannten bläulich-weissen Flecken, welche aus Mycel- und

sehr zarten Conidienrasen bestehen. Unter sehr günstigen Bedingungen — saftige Blätter, feuchter Standort — entwickeln sich die Conidienrasen in normaler Weise und haben schliesslich das sammetartige Aussehen wie bei anderen *Erysipheen*. Bei näherem Zusehen kann man dann schon mit blossem Auge die Conidienketten erkennen. Die einzelnen Conidien solcher üppig entwickelten Rasen zeichnen sich durch beträchtliche Grösse ( $27-38\mu$ ), ziemlich abgerundete Enden und gute Keimfähigkeit aus, sowie dadurch, dass nur wenige Conidien den Träger krönen, indem dieselben frühzeitig abfallen. Untersucht man nun einen Conidienrasen, welcher — meist auf älteren Blättern und an trockenen Standorten gebildet — nur als bläulich-weisser Flecken erscheint, so zeigt sich, dass die Conidien ausserordentlich lange im gegenseitigen Verband bleiben und demnach in langen,

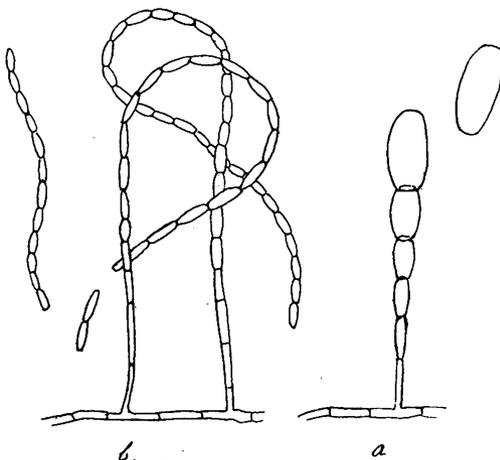


Fig. 24. a Normale, b Hunger-Conidien.

rankenartigen Ketten (aus 20—30 Conidien gebildet) abfallen, an den Enden wenig abgerundet und bedeutend kleiner sind — in der Flächenansicht oft nur  $\frac{1}{10}$  der normalen Conidien (Fig. 24). Sehr bemerkenswerth ist, dass dieselben auf keine Weise zum Keimen gebracht werden konnten. Dass wir es aber hier wirklich nur mit verkümmerten Conidienbildungen zu thun haben,

und nicht etwa mit einer ganz verschiedenen Sporenform, geht aus Folgendem hervor:

1. Bei Untersuchung zahlreicher mehthaukranker Ahornblätter gelingt es leicht, alle Uebergänge von den winzig kleinen, nahezu cylindrischen, bis zu den normalen grossen, abgerundeten Conidien zu verfolgen.

2. Auch den kleinsten von mir beobachteten Conidien (ca.  $8\mu$ ) fehlen nicht die gerade bei *Uncinula Aceris* besonders deutlichen und leicht erkennbaren Fibrosinkörper, Gebilde, welche, wie Zopf (44) zuerst nachgewiesen hat, charakteristisch sind für die Conidien zahlreicher *Erysipheen*.

Allem Anschein nach ist die Bildung jener verkümmerten Conidien

auf ungünstige Ernährungsbedingungen zurückzuführen — weshalb ich sie „Hungerconidien“ nennen möchte —; wenigstens habe ich sie nie an jungen, zarten, einen günstigen Nährboden darstellenden Pflanzentheilen beobachtet, sondern vielmehr an ausgewachsenen Blättern, deren dicke Cuticula offenbar dem Eindringen der Haustorien kräftigen Widerstand leistet. Vier Versuche, welche ich anstellte, mittels der Hungerconidien gesunde Ahornpflanzen zu inficiren, blieben erfolglos, während in Parallelversuchen bei Anwendung der normalen keimfähigen Conidien die Infection nur ein Mal ausblieb.

Das ausserordentlich häufige Vorkommen dieser reducirten Conidien lässt indessen auch vermuthen, dass hier die Tendenz zu einer Rückbildung der normalen Conidien besteht, welche schliesslich vielleicht mit einem vollkommenen Verschwinden der letzteren ihren Abschluss findet. Nur ist nicht einzusehen, was dann an ihre Stelle tritt und die Function der Verbreitung des Pilzes während des Sommers übernimmt. Allerdings gibt es nicht wenige Mehlthauptpilze, bei welchen die Conidiengeneration stellenweise sehr spärlich auftritt, z. B. *Phyllactinia corylea*, *Microsphaera* auf *Viburnum opulus* u. a., welche aber auch ohne Conidienerzeugung ganz gut bestehen. Wenn jene reducirten Conidien von *Uncinula Aceris* thatsächlich — wie es den Anschein hat — die Fähigkeit zu keimen verloren haben, welchen Zweck hat es dann, dass trotzdem so ungeheure Massen davon erzeugt werden?

Möglicherweise sind sie als Analogon zu den bekannten, grösstentheils keimunfähigen, in den Spermogonien der *Uredineen* und anderer Pilzgruppen gebildeten Spermastien<sup>1)</sup> zu betrachten, welche wahrscheinlich ausser Function gesetzte Sporen darstellen.

Es scheint mir nicht überflüssig, endlich zu erwähnen, dass auch bei anderen *Erysipheen* mangelhafte Keimfähigkeit und ein merkwürdiges Festhalten der Sporenketten (so dass dieselben schwer in einzelne Conidien zerfallen) Hand in Hand gehen; ich beobachtete diese Erscheinung bei *Erysiphe graminis* und bei den meisten *Sphaerotheca*-Arten.

Sollten auch hierin Andeutungen einer beginnenden mycelialen Rückbildung der Conidienkette zu erblicken sein? Erwähnt sei noch, dass nach Klebs (24) myceliale Rückbildung von reproduktiven Organen in der Regel auf sehr wasserreichem Substrat stattfindet, während im vorliegenden Fall (von *Uncinula Aceris*) gerade die auf

1) Möller hat bei den Spermastien flechtenbildender Pilze Keimung beobachtet (28).

saftstrotzendem Nährboden erwachsenen Conidienketten stets normal entwickelt sind. Freilich beziehen sich Klebs' Angaben auf einen saprophytisch lebenden Pilz: *Eurotium repens*, und können deshalb kaum zum Vergleich herangezogen werden. Von allgemein morphologischem Interesse ist die oben beschriebene vegetative Umbildung der Conidienträger vielleicht insofern, als sie zeigt, wie gezwungen Brefeld's (4) Auffassung ist, nach welcher „alle“ Pilzconidien als reducirte Sporangien zu betrachten seien, oder wenigstens wie anberechtigt es ist, aus einigen unzweifelhaften Fällen diese Verallgemeinerung zu ziehen.

Wir haben keine Veranlassung anzunehmen, dass die Conidienketten der *Uncinula Aceris* (und demnach auch der übrigen *Erysipheen*) ihrem Ursprung nach etwas anderes sind als das, wozu sie wieder herabsinken, wenn sie ihrer Function — als Fortpflanzungszellen zu dienen — verlustig gehen, nämlich Glieder eines reich septirten Mycel, welche einen gewissen Grad von Selbständigkeit besitzen.

Keimversuche mit normalen Conidien von *Uncinula Aceris*: 26. und 30. VIII. Keimschläuche gerade oder wenig gebogen, etwa vier- bis sechsfache Sporenlänge, nicht nach dem Licht orientirt.

#### *Phyllactinia corylea* auf *Corylus avellana*.

Die Conidien dieses Pilzes sind von Tulasne (39) abgebildet worden. Seitdem scheinen sie nahezu in Vergessenheit gerathen zu sein; wenigstens werden sie, wie auch Palla hervorhebt, in keinem neueren Pilzwerk erwähnt, obwohl sie wegen ihrer abweichenden Gestalt sehr wohl zur Charakterisirung der Gattung *Phyllactinia* dienen können.

Es ist mir in diesem Sommer gelungen, die Conidien von *Phyllactinia* zu finden, zuerst (Mitte Juli) äusserst spärlich bei München und später (im August) in ungeheueren Massen in Schweden (bei Mõheda, Provinz Småland).

Dass die *Phyllactinia*-Conidien sich der Beobachtung entzogen haben, ist nicht wunderbar. Die Rasen sind nämlich ausserordentlich schwer und nur dann zu erkennen, wenn man das inficirte Blatt schräg von der Seite betrachtet. Durch das von den dichtstehenden äusserst zarten Conidienträgern reflectirte Licht erscheinen die betreffenden Blattstellen wie mit einem grauen Anflug bedeckt. Entsprechend der von Palla (31) beobachteten Thatsache, dass *Phyllactinia* Ernährungshyphen bildet, welche durch die Spaltöffnungen in das Mesophyll eindringen, finden sich die Conidienrasen nur an der grau-grün gefärbten

Unterseite des Blattes. Auf der viel dunkler gefärbten Oberseite wären sie leichter erkennbar und wohl nicht so verborgen geblieben.

Tulasne stellt auf seiner Tafel I die Conidienträger als nur eine terminal entstehende Conidie tragend dar. Dies ist nicht richtig. Man wird zwar in der Natur meistens nur eine ausgebildete Spore am Träger beobachten. Legt man aber ein *Corylus*blatt mit wohl entwickelten Conidienrasen in einen gegen Erschütterung geschützten feuchten Raum, so wird man nach 1—2 Tagen beobachten, dass die fertile Hyphe 2—3, zuweilen sogar 4 wohl ausgebildete Conidien

trägt, welche jetzt allerdings sehr leicht abfallen (Fig. 25). Die Conidien entstehen also auch bei *Phyllactinia* in basipetaler Reihenfolge, d. h. so, dass die oberste Conidie die älteste ist. Es besteht also in dieser Hinsicht kein Unterschied gegenüber der Conidienbildung der übrigen *Erysipheen*. Die Keimung erfolgt leicht; es entstehen an beliebigen Stellen der Conidien Keimschläuche, welche selten mehr als Sporenlänge erreichen (Fig. 26). Die von Tulasne dargestellten Keimschläuche sind verhältnissmässig selten. In weitaus den meisten Fällen sind dieselben vielfach hin und her gewunden und in der Regel am Ende oder in der Nähe desselben zu einem Appressorium erweitert; wenn dieses gebildet ist, schliesst der Keimschlauch sein Wachstum ab. Eine Orientirung der Keimschläuche nach dem Licht ist nicht zu beobachten. Zahlreiche Infectionsversuche, welche ich mit Conidien

(auch solchen, welche ich zuerst mit Wasser hatte keimen lassen) anstellte, blieben erfolglos. Wodurch diese Misserfolge bedingt waren, ist mir unklar, nachdem die dazu verwendeten Conidien sich stets keimkräftig erwiesen hatten.

Auf die weiteren aus den Keimungserscheinungen sich ergebenden Gesichtspunkte bezüglich der Umgrenzung der Arten komme ich in den „Schlussfolgerungen“ des nächsten Kapitels zurück.

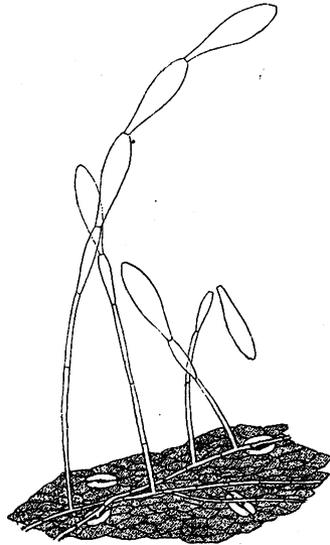


Fig. 25.

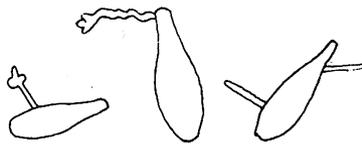


Fig. 26.

Dagegen möge noch bemerkt werden, dass es an der Hand der Keimungserscheinungen, sowie auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens von Fibrosinkörpern unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Wirthes möglich ist, mit ziemlicher Sicherheit schon an den Conidien die systematische Zugehörigkeit (allerdings nur im bisher üblichen Sinn) eines Mehlthaupilzes zu ermitteln, was von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist, nachdem ja in vielen Fällen die Bildung der Perithezien, auf welche die Systematik gegründet ist, unterbleibt.

### III. Infectionsversuche mittelst der Conidien.

Die Frage, ob den *Erysipheen* wirklich die Eigenschaft zukommt, dass eine und dieselbe Art Nährpflanzen aus den verschiedensten Gattungen und sogar Familien zu inficiren im Stande ist, wie es den Anschein hat, wenn man die morphologische Uebereinstimmung der Ascusfrüchte als Kriterium für die Identität mehrerer auf verschiedenen Nährpflanzen beobachteten Mehlthaupilze annimmt, ist von einigen Autoren schon kurz behandelt worden.

Magnus (26) berichtet über einen erfolgreichen Infectionsversuch mittelst Conidien von *Sphaerotheca Castagnei* (Wirthpflanze *Humulus lupulus*) auf *Taraxacum officinale*.

Palla (31) dagegen neigt auf Grund der Beobachtung, dass er seine *Phyllactinia Berberidis* sowie *Ph. corylea* stets nur auf *Berberis vulgaris* bzw. *Corylus avellana*; nie aber vice versa oder auf einem der jene Fundorte umstehenden Sträucher oder Bäume, z. B. *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* etc., für welche gleichfalls das Vorkommen von *Phyllactinia corylea* in der Litteratur angegeben wird, gefunden hat, zu der Anschauung, dass bei den Mehlthaupilzen ein ähnliches Verhältniss besteht, wie es bei den Rostpilzen hauptsächlich von Eriksson (12, 13, 14) nachgewiesen und als Specialisirung des Parasitismus bezeichnet worden ist.

Salmon (34) stellt sich in seiner Monographie der *Erysipheen* auf einen diametral entgegengesetzten Standpunkt; er zieht zusammen, was sich nur einigermassen zusammen ziehen lässt. Dass bei dieser schematischen Behandlung merkwürdige Resultate zu stande kommen, darf nicht Wunder nehmen. So schmarotzt nach Salmon (l. c. pag. 31) *Podosphaera oxyacanthae* auf *Prunus domestica*. Auf der gleichen Nährpflanze soll aber auch die Varietät „*tridactyla*“ vorkommen. An einer anderen Stelle seines Werke (pag. 31) bemerkt aber Salmon selbst, dass die geringfügigen Abweichungen vom Typus, welche für ihn Veranlassung waren zur Aufstellung von Varietäten, wahrscheinlich

auf die Verschiedenheit der als Nährboden dienenden Wirthpflanzen zurückzuführen sind. Welchen Werth hat dann aber die Abgliederung einer Varietät, wenn sowohl Typus als Varietät auf der gleichen Wirthpflanze vorkommen sollen, wie im oben angeführten Fall? Es ist jedenfalls ganz verfehlt, die Systematik der parasitischen Pilze, bei welchen das Nährsubstrat und nicht mehr oder weniger schwankende morphologische Merkmale ausschlaggebend sind für die Umgrenzung der Art, nach dem ohnehin nicht einwandfreien Schema, welches bei Aufstellung phanerogamer Arten und Varietäten befolgt wird, zu behandeln.

Schon seit längerer Zeit waren mir infolge zahlreicher Beobachtungen in der Natur Zweifel darüber aufgestiegen, ob den *Erysipheen* wirklich die weitgehende „Pleiophagie“ zukommt, wie sie ihnen in den meisten Pilzwerken zugeschrieben wird.

Es mögen hier nur einige auffallende Beispiele hervorgehoben werden: Die auf *Boragineen* schmarotzenden Mehlthaupilze werden allgemein als *E. Cichoriacearum* zusammengefasst, desgleichen die weitverbreitete *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris*. Nun beobachtete ich mehrfach, dass *Artemisia vulgaris* von oben bis unten mit Conidienrasen bedeckt war, ein dicht daneben stehendes *Echium vulgare*, dessen Blätter und Blütenstände die *Artemisia* zum Theil unmittelbar berührten, vollkommen gesund blieb. Am gleichen Standort, nur etwa 20 m davon entfernt, bot sich die umgekehrte Erscheinung: *Echium* weiss von Conidienrasen, *Artemisia* vollkommen gesund. Seit zwei Jahren beobachte ich einen Haselnussstrauch, welcher jährlich an allen Blättern von *Phyllactinia* über und über inficirt ist. Unmittelbar daneben stehende Hainbuchen und Eichen bleiben stets unbehelligt.

In einer feuchten Schlucht bei Grosshesselohe (nahe München), welche für das Gedeihen der Mehlthaupilze äusserst günstige Bedingungen gewährt, beobachte ich seit Juni 1901 *Heracleum spondylium* stark inficirt, und dicht daneben, dazwischen und darunter stehend: *Anthriscus silvestris*, dauernd gesund.

Ich könnte noch zahlreiche derartige Beispiele anführen, doch mögen die wenigen genügen.

Nach diesen Erfahrungen schien eine experimentelle Untersuchung dringend nothwendig, um über das Wesen des Parasitismus der *Erysipheen* Klarheit zu gewinnen. Ich habe in diesem Sommer und Herbst solche Versuche ausgeführt, nachdem ich für diesen Zweck schon im Frühjahr eine grössere Anzahl geeigneter Wirthpflanzen herangezogen hatte, um mit einem absolut pilzfreien Material von

Versuchspflanzen arbeiten zu können. Durch im vergangenen Jahr angestellte Vorversuche gelangte ich zu folgenden bei Infectionsstudien mit Mehlthapilzen geeigneten Methoden, sowie zu einigen anderen auf die Eliminirung möglicher Fehlerquellen hinzielenden Vorsichts-massregeln. Statt, wie es bei Infectionsversuchen mit *Uredineen* (vgl. die Arbeiten von Eriksson, Fischer, Klebahn, Dietel u. A.) vielfach üblich ist, die aus dem Lager herausgenommenen Sporen in Wasser angerührt auf die zu impfenden Blätter zu übertragen — diese Methode hat allerdings den Vortheil, dass wirklich nur eine Sporenform verwendet wird und nicht etwa zufällig an die sporentragende Pflanze angeflogene einer anderen Pilzart —, ziehe ich vor, die zu inficirende Pflanze mit einem Zerstäuber zu überbrausen und dann die Blätter, welche den zu übertragenden Pilz beherbergen — womöglich selbstgezogenes Material —, über den Versuchspflanzen in kleine Stückchen zu zerreißen. Dabei lösen sich infolge der Erschütterung des Zerreißens ganze Wolken von Conidien los (ich hatte niemals den gleichen Erfolg beim blossen Schütteln der conidientragenden Pflanzentheile). Diese Conidienwolken fallen — bei vollkommen unbewegter Luft — auf die Versuchspflanzen, und zwar werden auf diese Weise alle Pflanzentheile annähernd gleichmässig bestäubt (zum Theil auch die Unterseite der Blätter), was sehr wichtig ist, da die günstigen Bedingungen für erfolgreiche Infection nicht bei allen Mehlthapilzen die gleichen sind. Manche ziehen die Unterseite der Blätter, manche die Blattachseln, wieder andere die zarteren Axentheile u. s. w. vor. Wenig vortheilhaft ist es, grössere Sporenklumpen in einen Wassertropfen auf das zu inficirende Blatt zu bringen. Sehr bald stellen sich nämlich auf solchen Conidienhaufen Schimmelpilze (besonders *Botrytis*, *Acrostalagmus* u. dgl.) ein, welche unter Umständen eine Infection vollkommen hintanhaltend.

Auch ist ein auf diese Weise gewonnenes negatives Resultat insofern nicht einwandfrei, als der Infectionsversuch an einer anderen Stelle als der zur Impfung benützten möglicherweise von Erfolg hätte begleitet sein können.

Infectionsversuche haben natürlich nur dann Anspruch auf Zuverlässigkeit, wenn das verwendete Sporenmaterial durch nebenhergehende Keimproben in der feuchten Kammer auf seine Keimfähigkeit geprüft worden ist, sowie wenn gleichzeitige Impfung einer der conidientragenden Pflanze gleichnamigen Art von Erfolg begleitet war.

Ergaben die Keimproben Keimunfähigkeit oder blieb die Infection der Controlpflanze aus, so wurden die betreffenden Versuche sofort

ausgeschaltet und sind deshalb in der nachfolgenden Zusammenstellung nicht erwähnt.

So sah ich mich veranlasst, alle Infectionsversuche mit *Sphaerotheca* (auf *Humulus*, *Spiraea*, *Epilobium*, *Taraxacum*) abzubereiten, da sich zeigte, dass die Conidien dieser Arten ausserordentlich schwer, oft nur unter Anwendung besonderer Reizmittel (tiefe Temperatur) zum Keimen zu bringen sind und selbst die Controlpflanzen der Infection hartnäckig widerstehen. Im Juli 1901 impfte ich wiederholt, aber stets erfolglos, frische Conidien von *Sphaerotheca* (entstanden auf *Spiraea ulmaria*) auf junge, frische Topfpflanzen dieser gleichen Art. Ferner machte ich folgende Beobachtungen, für welche eine Erklärung schwer zu finden sein wird.

Drei Wochen lang (23. Juli bis 14. August) cultivirte ich eine von *Sphaerotheca* befallene Pflanze von *Spiraea ulmaria*; die nachwachsenden jungen Triebe inficirten sich stets spontan. Dicht daneben stellte ich eine vollkommen gesunde Pflanze von *Spiraea ulmaria*, so dass die beiden Pflanzen sich mit den Blättern theilweise berührten. Die zweite Pflanze blieb während der drei Wochen vollkommen gesund. Einen gleichen Versuch mit gleichem Erfolg stellte ich mittelst *Sphaerotheca* auf *Epilobium montanum* an (29. August bis Ende September).

Als nicht unwesentliche Fehlerquelle ist der Umstand zu betrachten, dass manche Pflanzen nur in einem ganz bestimmten Altersstadium der Infection durch die Keimschläuche der Conidien zugänglich sind. So beobachtete ich, dass *Galium silvaticum*, so lange die Sprosse sehr jung und frisch grün waren, dauernd gesund blieb; etwas ältere Pflanzen dagegen, welche schon den charakteristischen bläulichen Schimmer zeigten, wurden leicht inficirt. Aehnliche Beziehungen gelten für *Heracleum spondylium* und *Plantago major*.

Im Allgemeinen allerdings erwiesen sich jugendliche Pflanzentheile der Infection stets zugänglicher als ausgewachsene (besonders deutlich zeigte sich dies bei *Uncinula Aceris*). Analoge Beobachtungen machte übrigens auch Klebahn (23, IV) mit *Uredineen*. Er sagt (l. c. pag. 265): „Dem Eindringen der Keimschläuche der *Aecidium*- und der *Uredosporen* scheinen die ausgewachsenen und älteren Blätter im Allgemeinen ebenso günstige oder sogar günstigere Bedingungen zu bieten.“

Die Fehlerquelle, welche diese von dem Entwicklungsstadium abhängende Disposition der Versuchspflanze in sich schliesst, kann wohl am besten dadurch eliminirt werden, dass, wo dies ausführbar ist,

die zu inficirende Pflanze zu der conidientragenden, von welcher aus übergeimpft werden soll, gepflanzt wird. Im Lauf einiger Wochen machen einzelne Blätter unter günstigen Culturbedingungen alle möglichen Entwicklungsstadien durch. Beide Pflanzen aber, die gesunde wie die kranke, stehen während dieser Zeit unter den gleichen äusseren Bedingungen, so dass auch der etwaige Einfluss dieser letzteren nahezu als eliminirt angesehen werden kann. Wenn sich die kranke Pflanze nun fortwährend neu inficirt, die andere dagegen gesund bleibt und sich normal weiter entwickelt, so genügen 3—4 Wochen der Beobachtung, um mit Bestimmtheit sagen zu können: „Der Pilz geht von der einen Pflanze nicht auf die andere über.“ Ich habe diese Methode vielfach befolgt, hauptsächlich auch mit dem Nebenzweck, zu ermitteln, ob die mehrfach aufgestellte Behauptung richtig sei, dass *Erysipheenmycel* sich häufig von einer Pflanze auf eine andere dicht daneben stehende (anderer Art) verbreitet (z. B. 38, pag. 65).

Ich kann gleich jetzt mittheilen, dass ich ein derartiges Uebergreifen des Mycels niemals beobachtet habe, selbst wenn die inficirte und die gesunde Pflanze sich unmittelbar berührten.

Im Lauf der Untersuchung bin ich mehr und mehr zu der Ueberzeugung gekommen, dass bei Infectionsversuchen mit *Erysipheen* die positiven oder negativen Erfolge vereinzelter Infectionen nur eine ziemlich untergeordnete Beweiskraft besitzen, und habe daher die oben beschriebene Methode der fortgesetzten spontanen Infectionsmöglichkeit durch Zusammencultiviren einer gesunden mit einer kranken Pflanze an Stelle der einfachen — ein- bis mehrmaligen — Infection treten lassen. Durch häufiges Lüften der Glocke unter gewissen Vorsichtsmassregeln oder Luftdurchsaugen gelang es meist, der Ansiedelung von Schimmelpilzen vorzubeugen. Dass meine Versuche trotzdem theilweise nicht einwandfrei sind, muss ich selbst zugeben. Eine Fehlerquelle nämlich, welche sich kaum eliminiren lässt, besteht darin, dass es vorkommt, dass gewisse Pflanzenindividuen gegen jede Infectionsgefahr immun zu sein scheinen. So impfte ich eine seit einem Jahr in Cultur befindliche Pflanze von *Ranunculus repens* wochenlang fast täglich in der angegebenen Weise durch Ueberstäuben mit vorzüglich keimfähigen Conidien, welche auf anderen Pflanzen von *Ranunculus repens* entstanden waren. Die Versuchspflanze blieb hartnäckig gesund, während die neu entstehenden Blätter der bereits kranken Pflanze sich fortwährend spontan inficirten. Auch Wechsel des Conidienmaterials, d. h. Verwendung von Conidien verschiedener Provenienz, änderte nichts an diesem Resultat. Hieraus wie aus den

oben beschriebenen Versuchen mit *Sphaerotheca*-Arten geht hervor, dass die individuelle Anlage, möglicherweise auch die Rassendisposition<sup>1)</sup>, bei Mehlthauerkrankungen eine bedeutende Rolle spielt, und dass demnach die nachstehend beschriebenen Versuche trotz aller angewandten Vorsicht eine Fehlerquelle in sich schliessen, welche für manche Fälle die Beweiskraft des negativen Resultates beeinträchtigen mögen.<sup>2)</sup>

Trotzdem glaube ich, dass aus der grossen Anzahl von Infectionsversuchen, welche ich angestellt habe, und aus den dabei sich ergebenden Resultaten der Schluss gezogen werden darf, dass den *Erysipheen* nicht in der bisher angenommenen Ausdehnung die Fähigkeit zukommt, mittelst der Conidien von einer Wirthpflanze auf die andere (verschiedener Arten oder Gattungen) überzugehen, und dieses Problem zu lösen, war ja die Absicht, welche mich bei der Ausführung der nachstehend verzeichneten Versuche leitete. Dass wir damit aber noch nicht berechtigt sind, in jedem dieser einen bestimmten Wirth befallenden Mehlthaupilze eine besondere Art oder auch nur eine forma specialis (im Sinne von Eriksson) zu sehen, werde ich am Schluss zeigen.

Die nachstehenden Tabellen enthalten vier Rubriken:

- I: Zur Infection verwendetes Conidienmaterial;
- II: Versuchspflanze;
- III: Datum der Impfung;
- IV: Angaben über den Erfolg der Impfung, sowie etwaige specielle Bemerkungen und Beobachtungen.

Die Versuche wurden vom Juli bis October 1901 theils im Zimmer, theils (die Mehrzahl) in einigen Gewächs- und Treibhäusern des Münchener botanischen Gartens angestellt. Dadurch gelang es (bei richtiger Vertheilung der Culturen und Versuchspflanzen) unbeabsichtigte Infectionen vollkommen auszuschliessen. — Herrn Professor Goebel spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus für die Erlaubniss der Benützung dieser Räumlichkeiten sowie für das gütige Interesse, welches er stets diesen Studien entgegen brachte.

1) Eine allen Praktikern bekannte Thatsache ist, dass die amerikanischen Sorten von *Trifolium pratense* der Mehlthauerkrankung in höherem Grade zugänglich sind als die europäischen.

2) Zugleich ergibt sich aber hieraus die praktisch wichtige Thatsache, dass die künstliche Zucht immuner Rassen von sonst mehlthaugefährdeten Culturpflanzen nicht aussichtslos ist.

I	II	III	IV	
<i>Erysiphe</i> auf <i>Artemisia vulgaris</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )	<i>Artemisia vulgaris</i>	19. Juni	21. Juli erscheinen die ersten Conidienrasen, welche sich schnell vermehren, so dass die Pflanze bald wie mit Schnee bedeckt erscheint. Auf diese Weise wurden noch einige weitere Pflanzen inficirt.	
	<i>Lithosperm. arvense</i>	19. "	Kein Erfolg.	
	" "	22. "	" "	
	<i>Senecio vulgaris</i>	21. "	" "	
	" "	28. "	" "	
	" "	3. Juli	" "	
	" "	19. Aug.	Die <i>Seneciopflanze</i> wurde in den gleichen Topf mit einer inficirten <i>Artemisiapflanze</i> gesetzt; nach drei Wochen: Keine Infection.	
	<i>Galium silvaticum</i> <sup>1)</sup>	21. Juni	" "	
	<i>Leontod. taraxacum</i>	21. "	" "	
	<i>Ranunculus repens</i> <sup>1)</sup>	21. "	" "	
	<i>Plantago lanceolata</i>	28. "	" "	
	<i>Alchemilla vulgaris</i> <sup>1)</sup>	28. "	" "	
	<i>Lactuca muralis</i>	3. Juli	" "	
	<i>Artemis. absinthium</i>	11. "	" "	
	<i>Sonchus oleraceus</i>	11. "	" "	
<i>Erysiphe</i> auf <i>Lactuca muralis</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriaceum</i> )	<i>Hieraceum murorum</i>	20. Aug.	Keine Infection.	
	" "	25. "	" "	
	<i>Artemisia vulgaris</i>	4. Oct.	Die zwei letzteren Pflanzen wurden am 2. Sept. zu <i>Artemisia</i> gepflanzt; aufgefallene Conidien keimten zwar, entwickelten sich aber nicht weiter.	
	<i>Galium rotundifol.</i>	2. "	8. Oct. sind zahlreiche Conidienrasen sichtbar. Dieser Versuch wurde angestellt, um zu ermitteln, ob die Jahreszeit Einfluss hat auf die Infectionsmöglichkeit. Im vorliegenden Fall offenbar nicht.	
	<i>Lactuca muralis</i>	3. Sept.	Kein Erfolg.	
	<i>Hierac. murorum</i>	3. "	7. Sept. Conidienrasen werden sichtbar und vermehren sich rasch.	
	<i>Galium silvaticum</i>	3. "	Kein Erfolg.	
	<i>Pulmonar. officinalis</i>	3. "	" "	
	<i>Hierac. murorum</i>	8. Juli	" "	
	<i>Sonchus oleraceus</i>	8. "	11. Juli Conidienrasen erscheinen, vermehren sich aber nur langsam.	
	<i>Lactuca muralis</i>	8. "	Kein Erfolg.	
	<i>Erysiphe</i> auf <i>Hieracium murorum</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )			" "
				" "

1) Auf diesen Pflanzen ist *E. Cichoriacearum* in der Natur noch nicht beobachtet worden (teste Salmon).

I	II	III	IV
	<i>Galium silvaticum</i> <sup>1)</sup>	8. Juli	Kein Erfolg.
	<i>Hyperic. montanum</i>	9. "	" "
	<i>Leontod. taraxacum</i>	9. "	12. Juli " zeigte sich ein kleiner Conidienrasen, nur aus wenigen Conidienträgern bestehend. Derselbe war am folgenden Tag spurlos verschwunden.
Erysiphe auf <i>Senecio vulgaris</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )	<i>Artemisia vulgaris</i>	2. Sept.	Kein Erfolg.
	<i>Senecio vulgaris</i>	30. Aug.	4. Sept. Mycel wohl entwickelt am 5. Sept. auch Conidien.
	<i>Hierac. murorum</i>	30. "	Kein Erfolg.
	" "	18. Sept.	" "
	<i>Symphyt. tuberosum</i>	30. Aug.	" "
	<i>Pulmonar. officinalis</i>	30. "	" "
	<i>Lactuca muralis</i>	19. Sept.	23. Sept. Winziger Infectionsrasen sichtbar. Trotz reichlicher Bestäubung zeigte sich nur eine Infectionsstelle. Die wenigen Conidienträger, normal entwickelt, trugen etwa 2—3 Sporen; die Haustorien ziemlich gross.
	" "	25. Sept.	Ohne Erfolg.
	" "	1. Oct.	Ohne Erfolg, später noch einige Male ohne Erfolg.
	<i>Senecio vulgaris</i>	2. "	4. Oktober zahlreiche Infectionsstellen, welche sich schnell weiter entwickeln.
	<i>Lactuca muralis</i>	6. Oct.	Wurde zu obigem stark inficirten <i>Senecio</i> gepflanzt, jedoch ohne Erfolg.
	<i>Plantago major</i>	7. Sept.	Kein Erfolg; der Versuch wurde noch oft wiederholt, aber stets ohne Erfolg. Die Schuld lag aber sicher nicht an den Sporen, sondern daran, dass es mir nicht gelang, die Culturbedingungen von <i>E.</i> auf <i>Plantago major</i> zu ermitteln. So oft ich inficirte Pflanzen in Töpfen unter Glasglocken zu cultiviren suchte, erstarkten die Pflanzen ausserordentlich und der Pilz verschwand. Feuchtigkeit, Trockenheit, directe Besonnung etc. waren ohne jeden Einfluss auf den Vorgang. Dies hindert nicht, dass, falls der <i>Plantagopilz</i> auf andere Pflanzen übertragbar wäre, er auf diesen wenigstens günstige Wachstumsbedingungen gefunden hätte.
Erysiphe auf <i>Plantago major</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )	<i>Plantago major</i>	7. Sept.	Kein Erfolg; der Versuch wurde noch oft wiederholt, aber stets ohne Erfolg. Die Schuld lag aber sicher nicht an den Sporen, sondern daran, dass es mir nicht gelang, die Culturbedingungen von <i>E.</i> auf <i>Plantago major</i> zu ermitteln. So oft ich inficirte Pflanzen in Töpfen unter Glasglocken zu cultiviren suchte, erstarkten die Pflanzen ausserordentlich und der Pilz verschwand. Feuchtigkeit, Trockenheit, directe Besonnung etc. waren ohne jeden Einfluss auf den Vorgang. Dies hindert nicht, dass, falls der <i>Plantagopilz</i> auf andere Pflanzen übertragbar wäre, er auf diesen wenigstens günstige Wachstumsbedingungen gefunden hätte.
	<i>Artemisia vulgaris</i> <sup>1)</sup>	23. Sept.	Ohne Erfolg.

1) Das ausserordentlich häufige Zusammenvorkommen von *Wegerich-* und *Artemisia-Mehlthau* liess mir die Identität beider Arten sehr wahrscheinlich erscheinen.

I	II	III	IV
<i>Erysiphe</i> auf <i>Lappa major</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )	<i>Artemisia vulgaris</i>	27. Sept.	Ohne Erfolg.
	<i>Hierac. murorum</i>	18. "	" "
	<i>Artemisia vulgaris</i>	14. "	Kein Erfolg.
	" "	29. "	" "
<i>Erysiphe</i> auf <i>Verbascum thapsiforme</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )	<i>Artemisia vulgaris</i>	14. Sept.	Kein Erfolg.
	" "	23. "	" "
<i>E.</i> auf <i>Lappa major</i>	<i>Senecio vulgaris</i>	28. Sept.	Kein Erfolg
	<i>Lithosperm. arvense</i>	19. Juli	Nach vier Wochen (während meiner Abwesenheit in Urlaub waren die Culturen sich selbst überlassen, aber mit Glasglocken bedeckt geblieben) war die ganze Pflanze mit Conidien bedeckt und grösstentheils schon getödtet.
<i>E.</i> auf <i>Lithospermum arvense</i> (nach Salmon kommt auf dieser Pflanze <i>E. Cichoriacearum</i> u. <i>E. Polygoni</i> vor)	<i>Hierac. murorum</i>	19. Juli	Kein Erfolg.
	<i>Symphytum tuberos.</i>	24. Aug.	" "
	<i>Pulmonar. officinalis</i>	24. "	" "
<i>Erysiphe</i> auf <i>Pulmonaria officinalis</i> (nach Salmon: <i>E. Cichoriacearum</i> )	<i>Hierac. murorum</i>	1. Oct.	Kein Erfolg.
	" "	2. "	Ein anderes Individuum der gleichen Art wurde am 2. Oktober zu der stark inficirten <i>Pulmonaria</i> gepflanzt und blieb dauernd gesund.
<i>Erysiphe</i> auf <i>Heraclium spondylium</i> (nach Salmon: <i>E. polygoni</i> )	<i>Heracl. spondylium</i>	20. Aug.	22. Aug. Mycel sichtbar; am 23. Aug Conidienrasen sichtbar; nach ca. einer Woche ist die ganze Pflanze bis auf die jüngsten Blätter inficirt.
	<i>Aegopodium podagr.</i>	2. Sept.	Ohne Erfolg.
	" "	7. "	" "
	<i>Anthriscus silvestr.</i>	14. "	" "
	<i>Hyperic. montanum</i>	3. "	" "

NB. Vom 14. Sept. an wurden acht Tage lang je eine Pflanze von *Anthriscus silvestris* und *Heraclium spondylium*, welche seit längerer Zeit unter gleichen Culturbedingungen standen und vorzüglich gediehen, täglich mit frischen Conidien von *E.* auf *Heraclium spondylium* bestäubt. Die Versuchspflanze *Heraclium* war nach vier Tagen an allen Theilen inficirt, *Anthriscus* blieb fortdauernd gesund. Leider war es mir nicht möglich, den gleichen Versuch unter Anwendung von gut keimenden Conidien, welche auf *Anthriscus* entstanden waren, vorzunehmen. Die an verschiedenen Orten gesammelten Conidien zeigten stets mangelhafte Keimkraft. Am 22. Sept. pflanzte ich ein gesundes wohl entwickeltes Individuum von *Anthriscus silvestris* zu dem stark inficirten *Heraclium spondylium*. Ersteres blieb dauernd gesund.

I	II	III	IV
Erysiphe auf <i>Galium silvaticum</i> (nach Salmon: <i>E. Polygoni</i> )	<i>Gal. silvaticum</i> (sehr junge frischgrüne Pflanzen).	25. Aug.	Kein Erfolg.
	<i>Galium silvaticum</i>	2. Sept.	" "
	" "	13. "	15. Sept. Conidienrasen an Stengel und Blättern, welche sich rasch vermehren.
	[etwas ältere Pfl., welche den charakter. bläulichen Schimmer zeigen <sup>1)</sup> ]		
	<i>Senecio vulgaris</i>	25. Aug.	Kein Erfolg.
	" "	13. Sept.	" "
	<i>Aegopod. podagraria</i>	25. Aug.	" "
<i>Vicia sepium</i>	25. "	" "	
<i>Ranunculus repens</i>	25. "	" "	

Am 2. September wurden zu mehreren stark inficirten und sich fortwährend selbst weiter inficirenden Pflanzen von *Galium silvaticum* junge gesunde Pflänzchen von *Ranunculus repens* und *Trifolium pratense* gesetzt. Dieselben blieben andauernd gesund und entwickelten sich ungestört weiter.

Erysiphe auf <i>Ranunculus repens</i> (nach Salmon: <i>E. Polygoni</i> )	<i>Ranunculus repens</i>	15. Sept.	Kein Erfolg. (Die Infection wurde unzählige Male auf's Neue versucht, aber stets ohne Erfolg.)
	" "	26. "	30. Sept. Erscheinen Conidienrasen.
	(anderes Individuum).		
	<i>Galium silvaticum</i>	15. "	Ohne Erfolg.
	" "	19. "	An der Unterseite eines Blattes erschienen am 21. Sept. einzelne Conidienträger, dieselben waren am 22. Sept. wieder spurlos verschwunden. (Die gleiche Beobachtung wurde einmal im vorigen Jahr gemacht, s. Flora Bd. 88 pag. 339.)

Um die Infection von *Galium silvaticum* durch Conidien von *Erysiphe* auf *Ranunculus repens* zu wiederholen, wurden wochenlang in Abständen von 2—3 Tagen die *Galium*-Pflanzen bestäubt, jedoch ohne Erfolg. Die Bildung der wenigen bald wieder verschwindenden Conidienträger im oben erwähnten Fall kann also wohl nicht als die Uebertragbarkeit des *Ranunculus*-pilzes auf *Galium silvaticum* beweisend betrachtet werden.

Erysiphe auf <i>Trifolium incarnatum</i> (nach Salmon: <i>E. Polygoni</i> )	<i>Hyperic. montanum</i>	18. Sept.	Ohne Erfolg.
	<i>Vicia sepium</i>	18. "	Ohne Erfolg.
	<i>Trif. incarnatum</i>	19. "	22. Sept. Reiches Mycel und einzelne Conidienträger sichtbar, welche sich rasch vermehren.
	<i>Trif. repens</i>	19. "	Erfolglos. Später wurde zu reich inficirten Pflanzen von <i>T. incarnatum</i> , <i>T. repens</i> gesetzt. Nach fünf Wochen war noch keine Infection erfolgt.
	<i>Galium silvaticum</i>	26. "	Kein Erfolg.

1) Diese Verschiedenheit in der Empfänglichkeit für die Infection je nach dem Entwicklungsstadium der Wirthspflanze zeigte sich später bei der spontanen Infection noch fortwährend.

I	II	III	IV
<i>Erysiphe</i> auf <i>Hyperricum perforatum</i> (nach Salmon: <i>E. Polygoni</i> )	<i>Galium silvaticum</i>	2. Oct.	Kein Erfolg.
	<i>Hyperic. perforatum</i>	2. "	6. Okt. treten Conidienrasen auf.
	<i>Hyperic. montanum</i>	2. "	Ohne Erfolg.
	" "	9. "	13. Okt. einzelne kleine Conidienrasen werden sichtbar. (NB. Das gleiche Individuum war schon mit Conidien von <i>E.</i> auf <i>Heracleum spondylium</i> und von <i>E.</i> auf <i>Ranunculus repens</i> bestäubt worden, aber gesund geblieben.) Die Infection erfolgte anfangs sehr mangelhaft, nahm aber von Generation zu Generation an Ausbreitung zu.
<i>Erysiphe</i> auf <i>Galeopsis tetrahit</i> (nach Salmon: <i>E. Galeopsidis</i> )	<i>Gal. tetrahit</i> (junge Pflanzen)	7. Juli	11. Juli erscheinen Conidienrasen, welche sich schnell ausbreiten.
	<i>Gal. tetrahit</i> (ältere Pflanzen)	10. Sept.	Kein Erfolg. (Der Versuch wurde mehrfach wiederholt, aber stets ohne Erfolg.)
	<i>Glechoma hederacea</i>	7. Juli	Kein Erfolg.
	" " (junge Pflanzen)	11. "	" "
	<i>Glechoma hederacea</i> (junge Pflanzen)	16. "	" "
	<i>Stachys recta</i>	10. Sept.	" "
	<i>Calamintha acinos</i>	12. Juli	Wurde zu der stark inficirten <i>Galeopsis tetrahit</i> gepflanzt, jedoch ohne Erfolg.
<i>Trichocladia Astragalii</i> auf <i>Astragalus glycyphyllos</i>	<i>Astrag. glycyphyllos</i>	7. Juli	Conidienrasensichtbar. 10. Juli
	" "	19. Aug.	" " 22. Aug.
	" <i>Cicer</i> "	16. Juli	" " 19. Juli
	" " "	19. Aug.	" " 22. Aug.
	" sp. <sup>1)</sup>	19. "	Kein Erfolg.
	" "	25. "	" "
	" <i>Cicer</i>	12. Sept.	Am 15. " Sept. Conidienträger sichtbar, die Pflanze ging aber ein.
	" "	15. "	19. Sept. an der Unterseite der Blätter grosse Conidienrasen.
<i>Vicia sepium</i>	22. "	Kein Erfolg.	
<i>Robin. pseudoacacia</i>	1. Oct.	" "	
Umgekehrt gelang es nicht, mit Hilfe der auf <i>Astragalus Cicer</i> entstandenen Conidien gesunde Pflanzen von <i>A. glycyphyllos</i> zu inficiren.			
<i>Uncinula Salicis</i> auf <i>Salix purpurea</i>	<i>Salix purpurea</i>	3. Sept.	Am 6. Sept. zeigten sich Conidienrasen.
	<i>Salix caprea</i>	3. "	
<i>Uncinula Aceris</i> (normale Sporen) von <i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	20. Aug.	Kein Erfolg
	" "	25. "	28. Aug. treten einzelne Conidienrasen auf.
	" "	28. Sept.	31. Aug. zahlreiche Infectionsstellen.
	" "	4. "	8. Sept. Infection gelungen.

1) Eine ausländische Art mit schmalen Blättchen.

I	II	III	IV
	<i>Acer campestre</i>	12. Sept.	16. Sept. einzelne Conidienrasen an Blattstielen u. Blättern, welche sich langsam vermehren.
<i>Uncinula Aceris</i> (Hungerconidien) von <i>Acer pseudo-</i> <i>platanus</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	28. Aug.	Kein Erfolg. Der Versuch wurde noch drei Mal wiederholt, aber ohne Erfolg.
<i>Phyllactinia corylea</i> auf <i>Corylus avel-</i> <i>lana</i>	<i>Phyllactinia corylea</i> (Unters. d. Bl.)	13. Juli 16. „	Erfolglos. Ausgekeimte Conidien von <i>Phyllactinia Corylea</i> wurden auf die Unterseite der Blätter eines gesunden Coryluspflänzchens gebracht. Die Infection blieb aus.

### Schlussfolgerungen und theoretische Betrachtungen über die Phylogenie von in Specialisirung begriffenen Pilzen.

Das Resultat, welches wir bei unbefangener Betrachtung der Sachlage aus den oben angeführten Versuchen ziehen können, ist, dass vielen *Erysipheen* scheinbar eine weitgehende Specialisirung des Parasitismus zukommt, ähnlich derjenigen, welche bei gewissen *Uredineen*-Gruppen beobachtet wurde.

Es wäre in der That nicht einzusehen, warum diese Erscheinung auf die *Uredineen* beschränkt sein sollte, wie denn auch Eriksson (14) schon die Vermuthung ausgesprochen hat, „dass die Specialisirung des Parasitismus wahrscheinlich in der ganzen Parasitenlehre mehr oder weniger scharf durchgeführt werden könne.“<sup>1)</sup>

Theilweise bilden die vorwiegend negativen Resultate meiner zahlreichen Infectionsversuche eine willkommene Ergänzung zu den auf Grund der oben beschriebenen Keimungserscheinungen gewonnenen Ansichten über die Abgrenzung der Arten bei einzelnen Mehlpilzen.

1) Unter den parasitischen *Exoascen* dürfte in diesem Zusammenhang nach Giesenhagen (18) *Taphrina aurea* zu erwähnen sein. Diese Art kommt (wahrscheinlich in 3 getrennten Rassen) auf *Populus pyramidalis*, *P. nigra* und *P. monilifera* vor. In Deutschland aber, wo *T. aurea* auf *P. nigra* weit verbreitet ist, wurde der Pilz auf der häufig angepflanzten *P. monilifera* bisher noch nicht beobachtet. Ein ähnlicher Fall liegt nach v. Tubeuf (38 p. 135) wahrscheinlich für *Exoascus Alni incanae* vor, welche Art in den Alpen nur auf *A. incana* schmarotzt, niemals aber auf *A. glutinosa*, obwohl letztere hier häufig mit der Weisserle zusammen vorkommt. Die Alpenpilze sind nach dieser Seite hin noch wenig untersucht, für *Protomyces macrosporus* hat Popta (32) allerdings nachgewiesen, dass derselbe auf zahlreichen verschiedenen Wirthpflanzen zu schmarotzen vermag.

Aus der verschiedenen Gestalt der Conidienkeimschläuche hat sich ergeben, dass *Erysiphe* auf *Heracleum spondylium* verschieden sein muss von den *Erysiphe*-Formen auf *Ranunculus repens*, *Galium silvaticum*, *Trifolium incarnatum*, *Trifolium repens* u. s. w. und diese wieder theilweise unter sich verschieden sind, dass demnach die Salmon'sche Sammelspecies *E. Polygoni* (s. 34 p. 174) in eine Anzahl einzelner, hauptsächlich durch die Anpassung an einen speciellen Wirth charakterisirter Specialformen zu zerlegen ist. Diese Auffassung ist durch den Erfolg der Infectionen bestätigt worden. In gleicher Weise hat sich mittelst der Infectionsversuche mit Sicherheit ergeben, dass die auf *Compositen* und *Boragineen* schmarotzenden Mehлтаupilze nicht wie dies bisher immer geschah, in eine Art *E. Cichoriacearum* zusammengezogen werden können, was schon die grosse Verschiedenheit in der Keimschlauchbildung hat vermuthen lassen. Ueberraschender und weniger einleuchtend ist die weiterhin (aber nur aus den Infectionsversuchen) zu ziehende Consequenz, dass auch die Mehltäue der *Compositen*, *Boragineen*, *Labiaten*, *Umbelliferen*, *Trifolium*-Arten etc. unter sich verschiedene Arten darstellen sollen. Ich werde auf diesen Punkt später zurückkommen.

In auffallendem Widerspruch zu einander stehen einige Resultate meiner Versuche:

*Erysiphe* von *Trifolium incarnatum* soll nicht übertragbar sein auf *T. repens*, *Erysiphe* von *Artemisia vulgaris* nicht auf *A. absinthium*. (An beiden Thatsachen kann nicht gezweifelt werden.) Dagegen ist es leicht, *Trichocladia Astragali* von *Astragalus glycyphyllos* auf *A. cicer* und umgekehrt zu übertragen, desgleichen *Uncinula Aceris* von *Acer pseudoplatanus* auf *Acer campestre*, *Uncinula Salicis* von *Salix purpurea* auf *Salix caprea*. Schwerer gelingt die Uebertragung der *Erysiphe* von *Hypericum perforatum* auf *H. montanum*.

So sehr überraschend und unwahrscheinlich ist dieses Resultat indessen doch nicht, wenn wir uns nach analogen Fällen in anderen parasitischen Pilzfamilien umsehen. Es gibt bekanntlich eine Menge Rostpilze, welche bisher nur auf einem einzigen Wirth beobachtet wurden und auf diesen scheinbar auch beschränkt sind, z. B. *Melampsora pinitorqua* (nur auf *Populus tremula*), *Calyptospora Goeppertiana* (nur auf *Vaccinium vitis Idaea*) u. a., andererseits zahlreiche, welche nicht nur auf verschiedenen Arten einer Gattung, sondern auch auf verschiedenen Gattungen einer Familie zu schmarotzen im Stande sind, ja sogar einen, der, wie von Fischer (17) experimentell nachgewiesen wurde, auf Vertretern zweier einander fernstehender

amilien gedeiht, nämlich *Cronartium asclepiadeum* (Willd) auf *Vin. toxicum officinale* und *Paeonia tenuifolia*. Strenge Specialisirung des Parasitismus auf der einen Seite schliesst in der gleichen Pilzgruppe nicht aus einen gewissen Grad von Pleiophagie auf der anderen Seite.

Und so wäre es immerhin denkbar, dass die Beobachtung von Magnus (26): Uebertragung des Hopfenmehlthaus mittels der Conidien auf Löwenzahn, den Thatsachen entspricht.

Nur ein Punkt in dem Bericht, welchen Herrn Professor Magnus über seinen Infectionsversuch gibt, scheint mir nicht ganz einwandfrei; er sagt nämlich (l. c. pag. 68): „ich nahm Anfang Juli 1896 Blätter von *Humulus lupulus*, die mit dem *Oidium* befallen waren, und legte sie auf die Blätter eines pilzfreien *Taraxacum*; am 27. Juli zeigten sich auf den Blättern des *Taraxacum* zahlreiche scharf umschriebene Rasen des *Oidium* etc.“ Nun geht aus meinen zahlreichen, von Erfolg gekrönten Infectionsversuchen mit Sicherheit hervor, dass die Zeit, welche verstreicht zwischen der Impfung und dem Auftreten der ersten deutlichen Conidienrasen, stets zwei bis drei, höchstens vier Tage beträgt.<sup>1)</sup>

Im Versuch von Magnus dagegen wären zwei bis drei Wochen dazu nötig gewesen — vorausgesetzt, dass sich das Datum, 27. Juli, wirklich auf das erste Erscheinen der Conidienrasen bezieht, was allerdings nicht ausdrücklich bemerkt ist.

Ich habe im September 1901 mehrere Male versucht, Hopfenmehlthau auf Löwenzahn zu übertragen (wobei ich mich genau an das Magnus'sche Recept hielt), aber stets ohne Erfolg. Die in jedem Falle beobachtete schwache Keimfähigkeit der Conidien von *Sphaerotheca Humuli* liessen mir übrigens alle diese Versuche wenig aussichtsvoll erscheinen.

Sehr interessant und daher wohl einer besonderen Besprechung werth sind die Fälle, in welchen die Uebertragung des Pilzes von einer auf die andere Pflanze zu einer nur minimalen, sofort wieder verschwindenden Infection führte. Dies traf zu bei der Uebertragung der Conidien von:

1. *Hieracium murorum* auf *Leontodon taraxacum*,
2. *Senecio vulgaris* auf *Lactuca muralis*,

1) Im Hochsommer erfolgt die Infection oft sehr schnell, zuweilen sind schon nach zwei Tagen Conidienrasen sichtbar; im Herbst dagegen bedeutend langsamer; es verstreichen in der Regel vier Tage bis Conidien erscheinen. Aehnliche Erfahrungen machte Klebahn (23) bei seinen Rostpilzstudien.

3. *Ranunculus repens* auf *Galium silvaticum* (wurde einmal auch im Jahre 1900 beobachtet, conf. 29 pag. 339).

Die beiden letzten Impfungen wurden unzählige Male wiederholt, ohne je wieder einen Erfolg zu erzielen.

Nachdem sich bei allen anderen erfolgreichen Impfungen gezeigt hatte, dass, wenn die Infection einmal geglückt war, die Infectionsstellen sich rasch vermehrten und vergrösserten, ist nicht einzusehen, warum dies nicht auch in den vorliegenden Fällen geschah, wenn der betreffende Pilz wirklich die Fähigkeit hätte, von einer auf die andere Wirthspflanze überzugehen.

Offenbar fanden die wenigen am Keimschlauch gebildeten Haustorien — bei *Lactuca* gelang es mir, die Anwesenheit von Haustorien nachzuweisen — nicht die ihnen zusagende Nahrung, welche sie befähigt hätte, reicheres Mycel und wohl entwickelte Conidienträger zu bilden. Die in den vorliegenden Fällen entstandenen Conidienträger mit nur zwei bis drei Conidien bezogen ihr Bildungsmaterial offenbar noch aus der Keimungsconidie. De Bary hat bei der Keimung der Conidien von *Erysiphe Umbelliferarum* auf *Anthriscus silvestris* beobachtet (1 pag. 405): „Wenn das Haustorium gebildet ist, wächst der Keimschlauch weiter und werden auch von anderen Punkten der Conidie Keimschläuche und Mycelzweige, manchmal selbst gleich ein aufrechter Conidienträger getrieben.“ Es ist also sehr wohl denkbar, dass selbst auf einem dem Pilz nicht zusagenden Nährboden die Bildung eines oder weniger Conidienträger zu Stande kommt, wenn nur das Haustorium für Herbeischaffung des nötigen Zellsaftes sorgt. Sowie aber der Plasmavorrath der Keimungsconidie verbraucht ist, macht sich das fremdartige, dem Pilz nicht zusagende Substrat geltend und derselbe geht ein.

Der Fall, dass ein Pilzkeimling in die Zellen einer von ihm sonst nicht bewohnten Pflanze eindringt, ohne sich weiter zum Mycel zu entwickeln, ist schon mehrfach beobachtet worden. Klebahn (23 V pag. 263) erwähnt diese Erscheinung bei seinen Versuchen, mittelst der Sporidien von *P. Digraphidis* (genauer nach Klebahn: *P. Convallariae-Digraphidis*) Blätter von *Polygonatum* zu inficiren. Hier wurden gleichfalls Haustorien erzeugt und die davon betroffenen Zellen geschädigt. „Aber die ungünstigen Ernährungsbedingungen, welche der Pilz vorfand, führten zu einer Hemmung der Entwicklung des Parasiten, welche mit völligem Stillstand endete.“

Auch bei *Ustilagineen* ist beobachtet worden, dass die Keimschläuche in die Epidermis von Pflanzen, welche dem Pilz sonst nicht

zusagen, eindringen, aber nicht bis zur Entwicklung eines Mycelzanges (6). Nach diesen Analogien können wir wohl auch in den uns beschäftigenden Fällen zu dem Schluss kommen, dass von einem positiven Erfolg der Infection nicht die Rede sein kann.

Die Systematik der *Erysipheen* (speciell der *Erysiphe*-Arten), welche bisher, so lange nur morphologische Unterschiede zu Grunde gelegt worden waren, so klar, einfach und durchsichtig erschien, ist nach den obigen Ausführungen offenbar äusserst verwickelt und erinnert — wie schon mehrfach hervorgehoben wurde — in Anbetracht der scheinbaren Launenhaftigkeit der verschiedenen Arten — hier weitgehende Specialisirung, dort Fähigkeit, mehrere Arten von Wirthpflanzen zu inficiren — an die Familie der Rostpilze.

Der eigenthümlichsten Einrichtung in der Lebensgeschichte der *Uredineen*, der Heteroecie (welche den *Erysipheen* fehlt), steht bei letzteren eine ähnliche, wenn auch nicht nach so strengen Gesetzen geregelte Erscheinung gegenüber, welche wiederum bei den Rostpilzen weniger ausgeprägt ist.

Auf zahlreichen Pflanzen nämlich, auf welchen gewisse Mehlthaupilze während des Sommers üppig gedeihen, bleibt die Fructification auf die Erzeugung der Conidien beschränkt. Perithechien dagegen kommen auf vielen Wirthpflanzen nie oder nur sehr selten zur Ausbildung. Bekannte Beispiele für diese Erscheinung sind: *Sphaerotheca pannosa* auf Rosen, *Sph. Epilobii* auf *Epilobium*-Arten, *Erysiphe*-Arten auf *Senecio vulgaris* und anderen *Senecio*-Species, *Galium silvaticum*, *Uncinula necator* (*Oidium Tuckeri*) auf *Vitis vinifera*.

Ferner beobachtete ich häufig massenhafte Conidienfructification (bis spät in den Herbst hinein) ohne nachfolgende Perithechienbildung an: *Pulmonaria officinalis*, *Lithospermum arvense*, *Capsella bursa pastoris*, *Eupatorium cannabinum*, *Centaurea jacea*, *Melilotus officinalis* u. a.

Genauere Aufzeichnungen über das Ausbleiben der Perithechienfructification an bestimmten Pflanzen fehlen. Trotzdem kann behauptet werden, dass dies eine den *Erysipheen* eigenthümliche Erscheinung ist.

Auch bei den Rostpilzen sind solche Fälle, in welchen die Ausbildung der Wintersporen unterbleibt, bekannt geworden. So beobachtete ich auf *Adesmia radicefolia* (10, p. 16) einen Rostpilz, welcher den ganzen (allerdings milden, chilenischen) Winter hindurch *Uredo*-

Sporen hervorbrachte und nie zur Teleutosporenbildung schritt. Jacky (21, p. 132) wies nach, dass der *Chrysanthemum*-Rost in europäischen Gewächshäusern mittelst der *Uredo*-Generation auf *Ch. indicum* überwintert.

Die Frage, wie die bei uns einheimischen *Erysipheen*, welche nicht bis zur Bildung von Peritheciën gelangen, überwintern, ist schon mehrfach (besonders für *Sphaerotheca pannosa* und *Oidium Tuckeri*, weil hier von praktischer Bedeutung) behandelt worden. Bei ausdauernden Pflanzen ist es höchst wahrscheinlich das Mycel, welches die Ueberwinterung vermittelt. Sicher trifft dies in dem folgenden, mir von Herrn Regierungsrath Dr. von Tubeuf gütigst mitgetheilten Fall zu. Im Infectionshaus der botanischen Abtheilung des kaiserl. Reichsgesundheitsamtes wurde für andere Zwecke ein ausdauernder *Senecio*, wahrscheinlich *S. cordatus*, cultivirt. An demselben entwickelte sich im Jahre 1899 ein nicht näher untersuchter Mehlthauptpilz, welcher reichlich Conidien, nie aber Peritheciën erzeugte; im Herbst starb die Pflanze bis auf das überwinternde Rhizom ab. Trotzdem dasselbe keiner weiteren Infectionsgefahr ausgesetzt war, entwickelte sich im folgenden Jahre auf der neu entstandenen Pflanze der Mehlthauptpilz in üppigster Weise. Offenbar war derselbe am Rhizom als Mycel überwintert. (Ueber die Unfähigkeit der Conidien, ihre Keimkraft längere Zeit zu bewahren, s. unten.)

Wie ist es aber zu verstehen, dass einjährige Pflanzen, z. B. *Senecio vulgaris*, jedes Jahr aufs Neue von Mehlthauptpilzen inficirt werden, wenn sie doch niemals Dauersporen bilden? Wie ist es ferner zu verstehen, dass auch ausdauernde Pflanzen, z. B. *Calamintha acinos*, *Symphytum tuberosum*, *Hieracium murorum* u. a. jährlich von einem Pilz befallen werden, welcher noch lange vor Ende der Vegetationsperiode, ohne Peritheciën zu bilden, spurlos verschwindet, also offenbar nicht mittelst des Mycels überwintert.

Dass die Conidien die kalte Jahreszeit überdauern, ist vollkommen ausgeschlossen. Ich habe bei einigen Arten Versuche angestellt, um zu ermitteln, wie lange dieselben ihre Keimkraft bewahren.

Conidien von *E.* auf *Plantago* wurden gegen fremde Infection geschützt in einer vollkommen geschlossenen Glaskammer aufbewahrt; einige Conidien keimten aus, trotzdem, dass keine andere Feuchtigkeit zur Verfügung stand als die von den Conidien abgegebene. Weit aus die meisten anderen blieben unverändert. Als die Conidien nach sieben Tagen befeuchtet wurden, zeigte sich, dass sie ihre Keimkraft sämmtlich verloren hatten. Die Conidien von *Erysiphe* auf *Artemisia*

*vulgaris*, welche sich stets durch vorzügliches Keimvermögen auszeichnen, verloren dasselbe nach 12tägigem Aufbewahren in der oben angegebenen Weise.

Die vielfach, z. B. von Eriksson (15.) versuchte Erklärung, dass die Conidien vielleicht ein hefeartiges Zwischenleben zu führen im Stande seien, ist auf Grund meiner nachfolgend beschriebenen Versuche entschieden von der Hand zu weisen.

Schon Büsgen (7.) hat vergebliche Versuche gemacht, *Erysipheen* auf künstlichen Nährböden zu cultiviren. Rauch (33.) erzielte auch nur die Bildung von kümmerlichen bald sich erschöpfenden Keimschläuchen. Ich versuchte (wie schon im vorigen Jahr, s. 29.) Conidien verschiedener *Erysipheen* in Zuckerlösungen, Pflaumendecoct, ferner in Abkochungen den betreffenden Nährpflanzen (mit und ohne Pilzmycel) in Mist- und Erddecoct zu Mycelien heranzuziehen, stets mit dem Resultat, dass die bekannten Keimschläuche entstanden, welche indessen in nährstoffreichen Lösungen weniger gut entwickelt waren als in verdünnten oder reinem Wasser.

Die Keimschläuche litten offenbar, wenn sie eine gewisse Länge erreicht hatten, Hunger, was daran zu erkennen war, dass sie gleichsam suchend im Kreis herum wuchsen, um schliesslich zu Grunde zu gehen. Nach diesen Beobachtungen kann eine Ueberwinterung mittelst einer hefeartigen Sprossform als ausgeschlossen betrachtet werden. Die *Erysipheen* sind eben gleich den ihnen auch sonst biologisch ähnlichen *Uredineen* echte Parasiten. Die Frage, wie überwintern isolirte Oidien, wenn nicht mit Hilfe des Mycels, konnte bisher in einfacher Weise dahin beantwortet werden, dass eine Ueberwinterung überhaupt nicht nöthig ist, indem die betreffenden Wirthpflanzen mittelst der Conidien, welche auf anderen für die Perithechienbildung besser geeigneten Wirthen sich gebildet hatten, jedes Jahr neu inficirt werden.

Nun habe ich aber durch zahlreiche und theilweise wenigstens vollkommen einwandfreie Versuche nachgewiesen, dass eine Uebertragung des Pilzes von einer Art auf die andere mittelst der Conidien in vielen Fällen nicht möglich ist, selbst wenn es sich um zweifellos sehr nahestehende Formen handelt, z. B. *Erysiphe* auf *Trifolium*-Arten, *Erysiphe* auf *Labiaten*, *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris* und *Lappa major* u. a., bei welchen alle Merkmale, selbst die Art und Weise der Keimschlauchbildung, übereinstimmen.

In diesen Fällen kann die jährliche Neuinfection nur so erklärt werden, dass, wenn auch die Conidien den Pilz nicht von einer Art

auf die andere zu übertragen vermögen, diese Fähigkeit doch den Ascosporen<sup>1)</sup> zukommt.

Diese Erklärung ist meiner Ansicht nach die einzige plausible, wenn sie auch mit einer Vorstellung bricht, welche bisher — aber wohl unberechtigt — einem Dogma gleich die ganze Parasitenlehre beherrscht hat, nämlich mit der physiologischen Gleichwerthigkeit verschiedener Sporengenerationen.

Es ist zwar gewagt, mit einer Hypothese an die Oeffentlichkeit zu treten, für welche zunächst nur indirecte Beweise — wie die oben gegebene Deduction — erbracht werden können. Wenn ich es trotzdem thue, so leitet mich einerseits die Ueberzeugung, dass diese Hypothese für das Verständniss der phylogenetischen Beziehungen auch anderer in fortschreitender Specialisirung begriffenen parasitischen Pilze von Bedeutung sein kann (für die *Uredineen* werde ich den Beweis dafür weiter unten bringen), andererseits bin ich mir wohl bewusst, dass ein directer Beweis für jene Hypothese — wenn überhaupt durchführbar — erst viel später, etwa in ein bis zwei Jahren, wird erbracht werden können, da es bekanntlich schwierig ist, schimmelsporenfreie keimfähige *Erysipheen*-Ascosporen zu erlangen und besonders schwierig, mit diesen Infectionsversuche anzustellen.

Ziehen wir die Folgerungen in Betracht, welche sich aus der oben entwickelten, wahrscheinlichen Verschiedenheit der Infectionskraft von Ascosporen und Conidien ergeben.

Es ist sehr wohl denkbar, dass den wohl ausgestatteten (auf geschlechtlichem Weg entstandenen) Ascosporen in höherem Grad die Fähigkeit zukommt, Vertreter verschiedener Arten, Gattungen, vielleicht sogar Familien zu inficiren, als den dürftig ernährten kurzlebigen (ungeschlechtlich gebildeten) Conidien. Wir können uns ferner wohl vorstellen, dass die letzteren sich so sehr an die Wirthpflanze, auf welcher sie entstanden sind, angepasst haben, dass sie nicht mehr im Stande sind, eine Pflanze anderer Art zu inficiren.

Angenommen z. B., die weit verbreitete *Erysiphe Cichoreacearum* habe auf *Artemisia vulgaris* im Herbst Peritheccien gebildet. Die Fruchtkörper, welche erst im Frühling des nächsten Jahres ihre volle Reife erlangt haben, platzen und entleeren aus ihren Ascis die Sporen, welche vom Wind verbreitet werden. Sie fallen dabei beispielsweise

1) Auf eine höhere Infectionskraft der Ascosporen weist die Beobachtung Schlichting's hin, nach welcher die von den Ascosporen des Apfelmehlthaus ausgehenden Primärinfectionen viel gefährlicher sind als die später durch Conidien verursachten Secundärinfectionen (36).

auf junge Pflanzen von *Artemisia vulgaris*, *Hieracium murorum*, *Lactuca muralis* und *Senecio vulgaris* und erzeugen auf jeder dieser Pflanzen Mycel, welches sehr bald Conidienträger bildet. Entsprechend den verschiedenen günstigen Ernährungsbedingungen, welche diese Pflanzen dem Pilz bieten, werden die Conidien in mehr oder weniger gut genährtem Zustand abgeschnürt und dementsprechend mit mehr (*Artemisia*) oder weniger (*Hieracium* etc.) grosser Keimkraft versehen sein. Auf diese Weise mögen sich die geringen Unterschiede in der Keimschlauchbildung bei einander offenbar nahestehenden Formen erklären.

Die auf den vier (als Beispiel gewählten) Pflanzen gebildeten Conidien sind aber den resp. Wirthpflanzen, auf welchen sie entstanden sind, bereits so weit angepasst, dass sie keine andere Art zu inficiren im Stande sind (s. obige Infectionsversuche!).

Auf einzelnen der Wirthpflanzen, z. B. *Artemisia vulgaris*, finden sich die zur Peritheciebildung günstigen Bedingungen; die anderen, welche aus irgend welchem Grund keinen hiefür geeigneten Nährboden darstellen, tragen bis an ihr Lebensende oder wenigstens bis zum Schluss der Vegetationsperiode ausschliesslich Conidien, welche zuletzt allerdings vollkommen werthlos sind. Damit wäre der mehrfach verzweigte, aber in einigen Zweigen blind<sup>1)</sup> endigende Kreislauf des Pilzes abgeschlossen.

Den heftigsten Widersprüchen wird wohl die Annahme begegnen, dass die Conidiengeneration schon in so kurzer Zeit auf den Wirth, welcher ihr als Substrat gedient hat, specialisirt sein soll, dass sie andere Wirthpflanzen zu inficiren nicht mehr im Stande wäre. Und doch sind eine Anzahl Fälle bekannt geworden, welche beweisen, dass das Rassenbildungsvermögen bei den Pilzen ausserordentlich entwickelt ist und schon in kürzester Zeit zu speciellen Formen führt. Elfving (11.) hat beobachtet, dass die Conidien von *Eurotium herbariorum* bei einer gewissen mittleren Intensität der directen Sonnenbeleuchtung Hefeformen liefern, welche sogleich derartig fixirte Rassen vorstellten, dass sie sich nicht mehr in das *Eurotium* zurückführen

1) Eine interessante Analogie hiezu sehen wir in der Erscheinung, dass gewisse *Gymnosporangium*-Sporidien auf einer grossen Anzahl von *Rosaceen* Infection hervorrufen; auf vielen derselben werden *Roestelien* und *Spermogonien* erzeugt, welche erstere durch Infection eines *Juniperus* die Art erhalten. Blind endigt aber der Kreislauf des Pilzes, wenn, was bei gewissen *Rosaceen* zutrifft, nur *Spermogonien* gebildet werden, welche — wenigstens nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen — für die Erhaltung der Art bedeutungslos sind. (S. die Tabellen in 38, pag. 403.)

liessen, <sup>1)</sup> — gewissermassen also auch blind endigende Zweige im Entwickelungsgang des Pilzes.

Brefeld (6) hat die Erfahrung gemacht, dass gewisse *Ustilagineen*, wenn sie einige Zeit in künstlichen Nährlösungen gezüchtet worden waren, die Fähigkeit verloren, lebende Pflanzen zu inficiren. Kissling (22) endlich kam bei Infectionsversuchen mit *Botrytis cinerea* zu Resultaten, welche an die uns beschäftigenden Fälle sehr nahe herankommen; er fand, dass dieser Pilz in verschiedenen Generationen gewisse Substrate sehr verschieden energisch angreift. Wurden Sporen derselben z. B. auf eine angeschnittene Frucht (Birne) gebracht, so erzeugten sie Mycel und Conidien. Diese Conidien gaben, auf das gleiche Substrat gebracht, einem viel kräftigeren Mycel und einer üppigeren Conidienbildung Ursprung u. s. w. Marshall Ward (42.) beobachtete, dass *Botrytis cinerea*-Sporen, welche auf künstlichem Nährboden gewachsen waren, häufig nicht im Stande waren, gelbe Rüben zu inficiren; leicht gelang dies dagegen, wenn die Conidien auf gelben Rüben entstanden waren.

Aehnliche Erfahrungen macht übrigens jeder, der Pilze auf lebenden oder todtten Substraten züchtet. So beobachtete ich selbst, dass die Uebertragung des Mehlthaus von *Hypericum perforatum* auf *Hypericum montanum* sehr schwierig und langsam erfolgte. Manche Infectionstellen verschwanden sogar wieder. Allmählich aber, als erst die spärlichen auf *H. montanum* gebildeten Conidien keimten und eine weitere Infection hervorbrachten, wurden die Rasen üppiger; gingen noch 2—3 Generationen darüber hinweg, so war der Pilz an sein neues Substrat soweit angepasst, dass er sich bald ausserordentlich üppig entwickelte. <sup>2)</sup>

Eine schnell fortschreitende Rassenbildung der Conidiengeneration, welche zur Folge hat, dass dieselbe speciellen Wirthen mehr oder weniger ausschliesslich angepasst ist, widerspricht also nicht unseren auf thatsächliche Beobachtungen begründeten Ansichten.

Es erübrigt also nur noch den exacten Beweis zu erbringen, dass im Gegensatz dazu die sexuell entstandenen Ascosporen die Fähigkeit besitzen, eine grössere Anzahl von Arten zu inficiren, dass

1) Klebs (24), welcher die Elfving'schen Versuche nachprüfte, kam nicht zu den gleichen Resultaten. Eine weitere Nachuntersuchung der Elfving'schen Beobachtungen wäre deshalb sehr wünschenswerth.

2) In diesem Zusammenhang wäre auch zu erwähnen die von Nobbe und Hiltner (30) bewerkstelligte Ueberführung der Knöllchenbakterien der Erbse in solche der Bohne im Lauf von zwei Generationen.

also die Ascosporen gewissermaassen das Bestreben haben, den Kreis der Wirthpflanzen weit zu erhalten, während die Specialisirung des Parasitismus eine vorzugsweise den Conidien zukommende Tendenz zu sein scheint. Diesen Beweis hoffe ich in einiger Zeit liefern zu können.

Ich legte mir, als ich auf Grund meiner Beobachtungen zu dem oben dargestellten Resultat gelangte, die Frage vor: Sollte nicht schon in anderen Gruppen parasitischer Pilze nachgewiesen worden sein, dass verschiedenen Sporengenerationen eine mehr oder weniger ungleichgrosse Infectionskraft zukommt? Vor allem war zu erwarten, dass Eriksson (12 etc.) bei seinen wichtigen Studien über specialisirte Getreideroste einem derartigen Fall auf die Spur gekommen sei.

Nachdem dieser Forscher auf Grund von *Uredo*-Infectionen seine *Puccinia graminis* (s. s.) in drei specialisirte Formen: f. sp. *Secalis*, f. sp. *Avenae* und f. sp. *Airae* zerlegt hatte, schien es nicht ausgeschlossen, dass das *Aecidium* auf *Berberis vulgaris* die Brücke für diese Spezialformen bildet. Diese Erwartung — welche Eriksson selbst hegte — hat sich nicht bestätigt. Durch Culturversuche mit fortlaufenden Generationen hat derselbe nachgewiesen, dass es entsprechend den drei *Formae speciales* der *Uredo*-Generation von *Puccinia graminis* auch drei biologisch verschiedene *Aecidien* auf derselben *Berberis*-Art gibt, also im vorliegenden Fall eine Ueberführung der drei *Formae speciales* in einander durch das *Aecidium* als Brücke ausgeschlossen ist.

Anders bei *Puccinia coronata*! Zwei der *Formae speciales* derjenigen *Puccinia*, welche ihr *Aecidium* auf *Rhamnus cathartica* bildet (*P. coronifera* Kleb.), nämlich f. sp. *Avenae* auf *Avena sativa* und f. sp. *Alopecuri* auf *Alopecurus pratensis* lassen sich mittelst ihrer *Uredo*-Sporen nicht in einander überführen. Dagegen erhielt Eriksson als er mittelst der Sporidien von *Alopecurus* auf *Rhamnus cathartica* *Aecidien* erzeugte, und mit diesen *Aecidiosporen* *Avena sativa* und *Alopecurus pratensis* inficirte, auf beiden Pflanzen *Uredo*-Häufchen. In diesem Fall dürfte also die *Aecidium*-Generation als Brücke für die auf Grund der *Uredo*-Infection aufgestellten *Formae speciales* dienen. Eriksson allerdings, welcher auf dem Standpunkt steht, dass alle Sporengenerationen bezüglich ihrer Infectionsfähigkeit gleichwerthig seien, führt, um die Beweiskraft dieses Versuches abzuschwächen, an, dass bei der Ausführung desselben einige Nachlässig-

keiten untergelaufen sein könnten, welche dieses — seiner Auffassung widersprechende — Resultat verschulden dürften.

Auch unter den Klebahn'schen Versuchen finden sich einige, welche — unparteiisch betrachtet — dafür zu sprechen scheinen, dass es *Aecidien* gibt, welche specialisirte *Uredo*- und *Teleuto*-Generationen als Brücke verbinden.

Laut Bericht III (23) hat Klebahn mittelst *Uredo*-Infection nachgewiesen, dass *Coleosporium Euphratae* (auf *Alectorolophus* und *Euphrasia*) und *Coleosporium Melampyri* (auf *Melampyrum*) zwei verschiedene Arten sind, welche beide ihr *Aecidium* (*Peridermium*) auf *Pinus silvestris* bilden. Ein nicht ganz überzeugendes Resultat ergeben die Infectionsversuche mittelst *Aecidio*-Sporen. Bei zehn Impfungen mittelst Nadelrostes verschiedener Provenienz zeigte sich, dass in sechs Fällen *Melampyrum* pilzfrei blieb, während *Alectorolophus* inficirt wurde. In vier Fällen aber trat auf beiden Pflanzen Infection ein.

Gewisse vom Verfasser hervorgehobene (s. Original) Nebenumstände lassen allerdings die Deutung zu, dass trotz der vier Fälle beiderseitiger erfolgreicher Infection die Specialisirung des Parasitismus auch den *Aecidien* zukomme. Ebenso gut aber kann behauptet werden, die verwendeten *Aecidio*-Sporen inficiren zwar mit Vorliebe *Alectorolophus*, unter günstigen Umständen aber auch *Melampyrum*, und das *Aecidium* bildet demnach eine Brücke für die specialisirten *Uredo*-Generationen.

Aber angenommen selbst, die Auffassung des Autors entspreche im vorliegenden Fall den Thatsachen, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die von mir vermutheten Fälle in der Natur existiren müssen (welche allerdings noch nicht ermittelt sind, wahrscheinlich weil man noch nicht darnach gesucht hat, oder sich vielmehr stets a priori auf den Standpunkt der physiologischen Gleichwerthigkeit aller Sporengenerationen gestellt hat).<sup>1)</sup>

Der nachstehend entwickelte Gedankengang, dessen Folgerichtigkeit wohl niemand wird bestreiten können, führt in ungezwungener Weise zu diesem Schluss. Alle bisherigen Erfahrungen weisen, wie die meisten *Uredineen*-Biologen zugeben, darauf hin, dass zahlreiche

1) Herr Professor Klebahn hob in einer brieflichen Mittheilung, in welcher er in freundlichster Weise einige Fragen von mir beantwortete, hervor, dass „man bisher bei den Rostpilzen gar nicht daran gedacht habe, dass verschiedene Sporengenerationen sich verschieden verhalten könnten“, weshalb die Anzahl der Fälle, in welchen *Uredo*-Infectionen mit *Aecidium*-Infectionen verglichen wurden, noch mehr beschränkt ist. Nicht unerwähnt möge bleiben, dass Herr Professor Magnus schon im Jahr 1894 die Möglichkeit eines verschiedenen Verhaltens von *Aecidio*- und *Uredo*-Sporen angedeutet hat (27).

Rostpilze sich gegenwärtig in einem Stadium fortschreitender Specialisirung — was den von ihnen bewohnten Wirth anlangt — befinden.

Die Einwürfe, welche in einzelnen Fällen von verschiedener Seite [z. B. Magnus (25)] auf die von Fischer (16) zuerst geäußerte Annahme, dass die Rostpilze ursprünglich wahrscheinlich plurivor gewesen seien, gemacht wurden, hat Dietel (9) auf Grund seiner ausserordentlich reichen Erfahrung auf dem Gebiet der *Uredineen*-Systematik zu widerlegen gewusst. Verloren gegangene Pleiophagie aber deckt sich mit fortschreitender Specialisirung, vorausgesetzt, dass nicht überhaupt Stillstand in der Entwicklung eingetreten ist.

Fassen wir nun einige jener Rostpilze ins Auge, welche die eigenthümliche Erscheinung zeigen, dass sie ihre *Uredo*- und *Teleuto*-Sporengenerationen auf verschiedenen oft einander systematisch sehr fernstehenden Wirthpflanzen bilden, während die zugehörigen *Aecidien* — welche aber biologisch verschieden sind, wie in mehreren Fällen durch Versuche mit fortlaufenden Generationen nachgewiesen worden ist — auf einer und derselben Pflanze zur Entwicklung kommen.

Solche sind z. B.:

1. *Coleosporium*-Arten (*Uredo*- und *Teleuto*-Generation auf *Senecio*, *Tussilago*, *Sonchus*, *Inula* etc.) für die zugehörigen *Aecidium*-Generationen (*Peridermium*) ist *Pinus silvestris* gemeinsamer Wirth;
2. *Melampsora*-Arten auf *Salix*-Arten, gemeinsamer Wirth der resp. *Aecidien* ist *Larix europaea*;
3. die zahlreichen specialisirten Getreideroste, z. B. *P. Graminis* mit drei *Formae speciales* (*Secalis*, *Avenae* und *Airae*), welche sämtlich ihr *Aecidium* auf *Berberis vulgaris* bilden,<sup>1)</sup> u. a.

Aller Wahrscheinlichkeit nach haben sich jene biologisch verschiedenen *Aecidien* aus einem einzigen entwickelt, wofür vor allem die mehr oder weniger vollkommene morphologische Uebereinstimmung der *Aecidio*-Sporen und Pseudoperidien spricht. Es muss also eine Zeit gegeben haben, in welcher die von einem einzigen *Aecidium* stammenden Sporen die Fähigkeit besessen haben, alle jene Wirthpflanzen zu inficiren, auf welchen wir heute specialisirte *Uredo*-Formen beobachteten, z. B. jenes *Ur-Aecidium* auf *Berberis vulgaris* muss damals sowohl *Avena* als auch *Secale cereale* und *Aira caespitosa* inficirt haben. Zu gleicher Zeit wäre es damals wohl auch möglich gewesen, mittelst der *Uredo*-Generation den Pilz von einer auf die

1) Auch der umgekehrte Fall kommt vor (*Uredo-Teleuto*-Generation auf einer, *Aecidium* auf verschiedenen Wirthen), z. B. *Pucc. Caricis montanae* Fisch. und *P. Aecidii Leucanthemi* Fisch., u. a.

andere der letztgenannten Wirthpflanzen zu übertragen, was heute erwiesenermaassen nicht mehr durchführbar ist.

Fragen wir uns nun: In welcher Generation hat sich wohl die Specialisirung des Parasitismus, welche schliesslich zu dem heutigen Zustand führte, zuerst geltend gemacht? Offenbar nicht in der *Aecidium*-Generation, welche entsprechend der sich stets gleich bleibenden Wirthpflanze, weniger Gelegenheit zum Variiren hatte, sondern vielmehr in der *Uredo*-Generation, welche sich mehr und mehr der einen oder anderen Wirthpflanze anpasste.

Wir können uns ferner nicht wohl denken, dass die Specialisirung der *Aecidien* plötzlich eingetreten ist, vielmehr müssen sich auf dem Weg der ·Gewohnheitsrassen (conf. Magnus 27) *Aecidium*-Formen ausgebildet haben, von welchen die eine vorzugsweise *Secale cereale*, *Hordeum vulgare* und *Triticum repens*, dagegen nur mangelhaft *Avena sativa*, *Milium effusum* etc. zu inficiren im Stand war, während eine andere vorzugsweise *Avena sativa* etc., und nur mangelhaft die übrigen Getreidearten inficirte, u. s. w. Dann muss es aber, da die Specialisirung in der *Uredo*-Generation offenbar immer einen kleinen Vorsprung hatte, ein Stadium gegeben haben, in welchem der letzteren die Fähigkeit bereits verloren gegangen war, von einer Wirthpflanze auf die andere (z. B. von *Avena* auf *Secale* etc.) überzugehen, während die auf *Berberis* lebende *Aecidium*-Generation noch die Kraft besass, alle Wirthpflanzen der *Uredo-Teleuto*-Generation zu inficiren, wenn auch in ungleicher Weise, d. h. in jenem Stadium bildete das *Aecidium* die Brücke für die specialisirte *Uredo-Teleuto*-formen.

Welche Zeiträume nöthig sind zur mehr oder weniger vollkommenen Specialisirung einer *Uredo*- oder selbst einer *Aecidium*-Generation, entzieht sich unserer Einsicht.

Jedenfalls aber ist es verfehlt, bei solchen in fortwährender Entwicklung begriffenen Pilzen (wie den sich specialisirenden Rostpilzen) an der vorgefassten Meinung fest zu halten, dass, wenn die *Uredo*-Generation nicht mehr von einer Pflanze auf die andere übergeht, auch die *Aecidium*-Generation schon specialisirt sein müsse. Es ist sehr leicht möglich, dass der Experimentator zuweilen gerade einen derartigen Fall unter den Händen hat, für welchen die soeben theoretisch entwickelten Verhältnisse zutreffen, welcher also sozusagen einen für ihn besonders interessanten „Moment in der Erscheinungen Flucht“ darstellt.

Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass dieser für gewöhnlich

wohl vorübergehende Zustand in der phylogenetischen Entwicklung in einzelnen Fällen sich als besonders vortheilhaft erweist und entsprechend dem Gesetz der natürlichen Zuchtwahl in einen Dauerzustand übergeht.

#### IV. Der Ernährungsmechanismus von *Sphaerotheca Humuli* auf *Humulus Lupulus*.

Nachdem von De Bary (1) die Beobachtung gemacht worden war, dass verschiedene Mehlthauptilze sich mit Hilfe von Haustorien, welche die Epidermiszellen der Wirthpflanze aussaugen, ernähren, war diese Ansicht dahin verallgemeinert worden, dass dieser Ernährungsmechanismus als der ganzen Familie zukommend betrachtet wurde.

Vor zwei Jahren hat Palla (31) nachgewiesen, dass die Gattung *Phyllactinia* insofern von der Regel abweicht, als hier die Hyphen nicht die äusseren Epidermiszellwände durchbohren, sondern durch die Spaltöffnungen Seitenhyphen in das Mesophyll treiben, welche intercellular verlaufen und Haustorien in einzelne Schwammparenchymzellen entsenden.

Die Haustorien der *Erysipheen* sind in der neuesten Zeit noch einmal Gegenstand einer Untersuchung gewesen, wobei sich gleichfalls Resultate ergaben, welche von denjenigen De Bary's abweichen. Grant Smith (45) untersuchte die feinere Structur der Haustorien einiger *Erysipheen* und machte bei dieser Gelegenheit die Beobachtung, dass *Uncinula Salicis* ausser den gewöhnlichen, die Epidermiszellen aussaugenden Haustorien häufig auch noch solche entwickelt, welche subepidermale Zellen befallen. —

Schon seit längerer Zeit fiel mir auf, dass *Sphaerotheca Humuli* auf *Humulus lupulus* (sowie einige andere *Erysipheen*) in der Art des Auftretens eine eigenthümliche Erscheinung zeigen, welche mit der herrschenden Vorstellung von Ernährungsmechanismus der *Erysipheen* schwer in Einklang zu bringen ist. Sehr häufig nämlich — nicht immer! — beobachtet man an von Mehlthau befallenen Hopfenblättern, dass mit völlig isolirten Infectionsstellen auf der Oberseite Conidien- oder Peritheciencrasen auf der Unterseite, welche gleichfalls vollkommen isolirt sind, zusammenfallen oder umgekehrt.

Diese Erscheinung legt — besonders in Erinnerung an das abweichende Verhalten von *Phyllactinia* und *Uncinula* — die Vermuthung nahe, dass Ernährungshyphen, statt nur in die Epidermiszellen einzudringen, vielleicht das Blatt seiner ganzen Dicke nach durch-

bohren und so die Infection der gegenüberliegenden Blattseite veranlassen.

Ich untersuchte, um die angeregte Frage zu entscheiden, eine grosse Anzahl von Schnitten durch solche Blattstücke mit isolirten correspondirenden Infectionsstellen oben und unten, ausserdem zum Vergleich Blätter von *Salix purpurea*, welche von *Uncinula Salicis* befallen waren, und kam zu folgendem Resultat: In keinem einzigen Fall war es möglich, bei *Humulus* nachzuweisen, dass die Haustorien in anderen als Epidermiszellen angelegt werden. Niemals ferner konnte eine myceliale Verbindung correspondirender Infectionsstellen der Ober- und Unterseite constatirt werden. Demnach muss das Zusammentreffen von Infectionsstellen an Ober- und Unterseite doch dem Zufall zugeschrieben werden.

Anderseits konnte ich die Beobachtung Grant Smith's bestätigen, nach welcher bei *Uncinula Salicis* häufig Haustorien in einer unter der Epidermis gelegenen Palissadenzelle gebildet werden. Aus dem Vergleich der beiden Befunde (an *Humulus* und *Salix*) ergibt sich zugleich ungezwungen die Erklärung für dieses ungleiche Verhalten. Es ist bedingt durch die verschiedene Art und Weise des Reagirens der Wirtspflanze auf den Angriff des Parasiten.

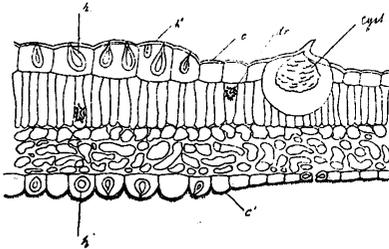


Fig. 27. *h* Haustorien, *c* Cuticula, *dr* Oxalatdrusen, *cyst* Cystolith.

NB. Das Luftmycel ist in der Zeichnung nicht widergegeben.

Die beistehende Figur (Fig. 27) eines Blattquerschnittes von *Hu-*

*mulus lupulus* zeigt, dass die Epidermiszellen, welche von den Haustorien befallen sind, starke Hypertrophie erlitten haben. Sie erreichen oft eine ausserordentliche Grösse und stehen zuweilen an Lumen den cystolithenführenden Zellen wenig nach. Dieses vom Parasiten angeregte abnorme Wachsthum der Epidermiszellen lässt es verständlich erscheinen, warum der Pilz keine Veranlassung hat, tiefer in das Blattgewebe einzudringen. Er findet reichlich Nahrung in den Epidermiszellen, nach welchen, entsprechend ihrer abnormen Grösse, sich zweifellos ein lebhafter Strom von Nahrungsstoffen aus dem benachbarten Gewebe ergiesst. Aeusserlich gibt sich die Hypertrophie der Epidermiszellen zu erkennen in Form buckelartiger Erhöhungen, welche meist an der Oberseite convex gewölbt erscheinen.

Anders bei *Salix*. Eine Verunstaltung des Blattes wird durch

den Pilz nicht bewirkt. Die Epidermiszellen reagiren nicht auf den vom Parasiten ausgehenden Reiz, und werden nicht zu abnormalem Wachstum angeregt. Bei ihrer Kleinheit bieten sie den Haustorien offenbar auch wenig Nahrung. Dem Pilz bleibt also nichts anderes übrig als einzelne Haustorien auch in die nächste Zelllage, nämlich in die obersten Palissadenzellen zu entsenden, in welchen die Haustorien oft eine ausserordentliche Grösse erlangen, was auf dort bestehende günstige Ernährungsbedingungen schliessen lässt.

### Zusammenfassung.

Ich möchte zum Schluss der Uebersichtlichkeit halber die wichtigsten Resultate der vorstehenden Untersuchungen kurz wiedergeben:

1. Die Conidien von *Phyllactinia* werden nicht, wie bisher angenommen worden war, einzeln, sondern in gleicher Weise wie bei den anderen *Erysipheen* in Ketten abgeschnürt.

2. *Uncinula Aceris* bildet zweierlei Conidien; nämlich:  
a) normale: 30—35  $\mu$  gross, abgerundet, leicht abfallend, gut keimend;  
b) abnormale: rückgebildet (wahrscheinlich infolge ungünstiger Ernährung), sehr klein (ca. 8—12  $\mu$ ), cylindrisch, an den Enden nicht abgerundet; dieselben fallen ausserdem dadurch auf, dass sie schwer einzeln frei werden, vielmehr in langen Ranken abfallen und durchaus nicht zum Keimen zu bringen sind; ich nenne sie Hungerconidien.

3. Die Keimschläuche zahlreicher *Erysipheen*-Conidien reagiren in sehr charakteristischer Weise auf Licht- und Berührungreiz. Der Lichtreiz bewirkt eine Beschleunigung der Keimschlauchbildung, sowie in vielen Fällen ein Wachstum des Keimschlauches gegen die Lichtquelle hin. Mit der Reaction auf Contactreiz steht die Art und Weise der Appressorienbildung in naher Beziehung.

4. Die Vorgänge der Keimschlauchbildung können — besonders innerhalb der schwierigen Gattung *Erysiphe* — als Kriterien zur Umgrenzung der Arten Verwendung finden. Besonders kommen hier in Betracht: Grösse, Gestalt, Verzweigungsgrad, Aeusserungen des Heliotropismus und Haptotropismus der Keimschläuche. So kann auf Grund der Keimungserscheinungen als sicher angenommen werden, dass die auf *Boragineen* schmarotzende *Erysiphe* verschieden ist von dem auf *Compositen* lebenden Mehlthaupilz — beide bisher als *E. Cichoriaceum* bezeichnet. Gleiches gilt für *Erysiphe* auf *Papilionaceen* und auf *Umbelliferen* — beide bisher als *E. Polygoni* bezeichnet — u. a.

5. Die Infectionsversuche mittelst Conidien haben ergeben, dass die Uebertragung eines Mehlthaupilzes von einer Wirthpflanze auf eine andere — nach den bisherigen Anschauungen dem gleichen Pilz als Nährboden dienende — in zahlreichen Fällen nicht gelingt. Daraus den Schluss zu ziehen, dass ebenso viele biologische Arten existiren als Nährpflanzen — auf welche ein Pilz beschränkt zu sein scheint —, wäre übereilt, wenn auch, nach den Erfahrungen, welche man bei anderen Pilzgruppen (besonders Uredineen) gemacht hat, nicht ganz von der Hand zu weisen. Der Umstand aber, dass auf einjährigen Pflanzen, z. B. *Senecio vulgaris* (bei welchem also Mycelüberwinterung ausgeschlossen ist), eine *Erysiphe* sich in jedem Jahr reichlich entwickelt, ohne indessen je zur Peritheciembildung zu gelangen, legt die Vermuthung nahe, dass mittelst der Ascosporen die Uebertragung eines Mehlthaupilzes von einer Art auf eine andere (Wirthpflanze) wohl möglich ist. Demnach wären die Ascosporen dadurch ausgezeichnet, dass sie das Bestreben zeigen, den Kreis der Wirthpflanzen eines Pilzes weit zu erhalten, während die Conidien sich sehr schnell einem bestimmten Substrat anpassen.

Ob es möglich sein wird, hiefür einen exacten Beweis zu liefern, muss bei der Schwerzugänglichkeit reifer *Erysipheen*-Ascosporen, dahingestellt bleiben. Hingegen lassen die Resultate der zahlreichen mit *Uredineen* angestellten Infectionsversuche Eriksson's, Klebahn's, Fischer's u. A. darauf schliessen, dass es bei dieser Familie analoge Fälle gibt, d. h. dass *Aecidium*-Formen existiren, welche die Fähigkeit besitzen, mehrere verschiedene Arten von Wirthpflanzen zu inficiren, während die bezüglichen *Uredo*-Generationen specialisirt sind, d. h. nicht die Fähigkeit besitzen, von einer Wirthpflanze auf die andere (verschiedener Art) überzugehen.

Auf die wahrscheinliche physiologische Ungleichheit der verschiedenen Sporengenerationen bei specialisirten Pilzen wäre deshalb gelegentlich künftiger Untersuchungen das Augenmerk zu richten.

6. Der Ernährungsmechanismus der Mehlthaupilze ist verschieden, je nach dem wie die Wirthpflanze auf den vom Pilz ausgehenden Reiz reagirt.

Die Haustorien beschränken sich auf die Epidermiszellen, wenn die das Haustorium beherbergende Zelle hypertrophirt wird und infolge dessen reichlichen Zufluss von Nährstoffen nach der vergrösserten Zelle stattfindet (*Sphaerotheca Humuli*). Die Haustorien dringen

dagegen häufig in das Mesophyll ein, wenn die Epidermiszellen zu einer abnormen Vergrößerung nicht angeregt werden (z. B. *Uncinula Salicis*).

### Litteratur.

1. de Bary, *Eurotium, Erysiphe, Cicinnobolus*. (Abh. der Senkenberg'schen Naturf. Gesellschaft. Bd. VII, 1871.)
2. — — Recherches sur le developpement de quelques champignons parasites. (Ann. sc. nat. Sér. IV Botanique, t. XX, 1863.)
3. Brefeld, Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde. (Bot. Zeitung Bd. 35, 1877.)
4. — — Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. (Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mycologie.) Heft IV, 1881.
5. — — Ebenda. Heft VIII, 1889. (Basidiomycetes.)
6. — — „ „ XI, 1895. (Brandpilze.)
7. Büsgen, Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. (Bot. Ztg. Bd. 51, 1893.)
8. Cieslar, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Samen. (Forschungen auf dem Gebiet der Agriculturphysik. Bd. VI, 1893.)
9. Dietel, Waren die Rostpilze in früheren Zeiten plurivor? (Bot. Centralbl. Bd. 79, 1899.)
10. — — et Neger, *Uredinaceae chilenses* III (Engler's Botanische Jahrbücher Bd. 27, 1899.)
11. Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Academische Abhandlung. Helsingfors 1890.
12. Eriksson, Ueber die Specialisirung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XII, 1894.)
13. — — Der heutige Stand der Getreiderostfrage. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897.)
14. — — und Henning, Die Hauptresultate einer neuen Untersuchung über die Getreideroste. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. Bd. IV, 1894.)
15. — — Bidrag till Kännedom om våra odlade växters sjukdomar I. (Referat im Bot. Centralbl. Bd. 26, 1886.)
16. Fischer, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze. (Beitrag zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. I, Heft 1, 1898.)
17. — — Fortsetzung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen etc. (Ber. d. schweiz. bot. Ges. Heft 11, 1901.)
18. Giesenhagen, Die Entwicklungsreihen der parasitischen *Exoascen*. (Flora 1895. Bd. 81 [Ergänzungsband].)
19. Heinricher, Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17, 1899.)
20. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.
21. Jacky, Der *Chrysanthemum*-Rost. (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten. Bd. X, 1900.)
22. Kissling, Zur Biologie der *Botrytis cinerea*. (Dresden 1889.)
23. Klebahn, Culturversuche mit heteroecischen Rostpilzen. I—VIII. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten,

24. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
25. Magnus, Ueber die Beziehungen zweier auf *Stachys* auftretenden *Puccinien* zu einander. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVI, 1898.)
26. — — Der Mehlthau auf *Syringa vulgaris* in Nordamerika. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVI, 1898.)
27. — — Die systematischen Unterschiede nächst verwandter parasitischer Pilze auf Grund ihres verschiedenen biologischen Verhaltens. (Hedwigia, Bd. XXXIII, 1894.)
28. Moeller, Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. (Ref. in Bot. Zeitung. Bd. XXXXVI, 1888.)
29. Neger, Beiträge zur Biologie der *Erysipheen* I. (Flora. Bd. 88, 1901.)
30. Nobbe und Hiltner, Künstliche Ueberführung der Knöllchenbakterien von Erbsen in solche von Bohnen. (Centralbl. f. Bact. u. Parasitenkunde. II. Abt., 1900.)
31. Palla, Ueber die Gattung *Phyllactinia*. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17, 1899.)
32. Popta, Beiträge zur Kenntniss der Hemiasci. (Flora, Bd. 86, 1899.)
33. Rauch, Beitrag zur Keimung von *Uredineen*- und *Erysipheensporen* in verschiedenen Nährmedien. (Inaug.-D. Erlangen 1895.)
34. Salmon, A monograph. of the *Erysiphaceae*. (Mem. of the Torrey botanical Club Vol. IX. 1900.)
35. — — The Strawberry Mildew (*Sphaerotheca Humuli*). (Journal of the R. horticultural Soc. Vol. XXV. 1900.)
36. Schlichting, Zur Bekämpfung des Apfelmehlthaues. (Der praktische Rathgeber im Obst- und Gartenbau. Jahrg. XVI.)
37. Stebler, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Keimung. (Bot. Zeitung. Bd. VII, 1881.)
38. v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin 1895.
39. Tulasne, Selecta fungorum carpologia. Tom. I. Paris 1861.
40. van Tieghem, Action de la lumière sur la végétation du *Penicillium glaucum* dans l'huile. (Bull. Soc. bot. de France. 1881.)
41. Wiesner, Ueber die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von *Viscum album*. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897.)
42. Ward Marshall, On some relations between Host and Parasite in certain epidemic diseases of plants. (Proceedings of the R. Soc. of London. Bd. XXXXVII, 1889—1890.)
43. Zanardini in Mohl, Ueber die Traubenkrankheit. Bot. Ztg. Bd. XI, 1858.
44. Zopf, Ueber einen neuen Inhaltkörper in pflanzlichen Zellen. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. V, 1887.)
45. Grant Smith, The haustoria of the *Erysiphaceae*. (Bot. Gazette, Bd. XXIX, 1900.)

### Bemerkung zu den Figuren.

Fig. 24. Vergr. 350.

" 25. " 225.

" 27. " 200.

Alle anderen Fig.: Vergr. 250.