

Zeitschrift: Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft
Herausgeber: Thurgauische Naturforschende Gesellschaft
Band: 23 (1920)

Artikel: Untersuchungen über den Pilz des Salates *Bremia Lactucae* Regel
Autor: Schweizer, Jean
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-593807>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 29.11.2024

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

Untersuchungen über den Pilz des Salates *Bremia Lactucae* Regel

von Dr. Jean Schweizer, Dießenhofen.

Bremia Lactucae, mit der sich die folgende Arbeit beschäftigt, gehört zu den Peronosporaceen. Zu dieser Familie zählen bekanntlich eine Reihe verderblicher Parasiten der Landpflanzen. So erzeugt *Phytophthora infestans* die Krautfäule der Kartoffeln, *Plasmopara viticola* den falschen Mehltau der Weinrebe. *Bremia* ist ein Parasit der Körbchenblütler und richtet in feuchten Perioden bei Salat (*Lactuca sativa*) und Artischocken (*Cynara Cardunculus*) oft sehr beträchtlichen Schaden an. In Treibhäusern werden manchmal ganze Kulturen von Zierpflanzen, wie *Cineraria*, *Dendroseris*, vollständig zerstört. Diese Pilze treten hauptsächlich blattunterseits in mehr oder weniger dichtem Schimmel auf. Derselbe besteht aus zierlich gebauten, reichverzweigten Konidienträgern, die wie Bäumchen aus den Spaltöffnungen der Wirtspflanze hervorbrechen. An den letzten Verzweigungen sitzen dann die Konidien, die zur Verbreitung des Pilzes dienen. Die Konidienträger gehen im Blattinnern in ein reichverzweigtes Myzelium (Pilzfadengeflecht) über. Dieses lebt meistens in den Interzellularen (Lufträumen) und treibt Saugapparate in die lebenden Zellen. Auf diese Art stirbt das befallene Gewebe ab, oder wird zu abnormem Wachstum veranlaßt; so werden die von einem weißen Ueberzug bedeckten Verkrüppelungen am Hirtentäschchen von *Cystopus Candidus* verursacht. Als Gegenmittel gegen diese Schädlinge gilt die Bordelaiser-Brühe. Was speziell *Bremia* anbelangt, hat E. Marchal (16) diesbezügliche Versuche angestellt; nach ihm soll sich das genannte Verfahren auch auf Salat mit Erfolg anwenden lassen. In unsern Gegenden werden hauptsächlich die Setzlingsbeete gefährdet. Werden aber die jungen Salatpflanzen rechtzeitig versetzt, so wird die Köpfchenbildung

absolut nicht verhindert, und deshalb ist es bei uns nicht gebräuchlich, den Salat mit Bordelaiser-Brühe zu bespritzen.

Was nun die Biologie der Peronosporaceen anlangt, so haben die Arbeiten der letzten Jahre gezeigt, daß diese Pilze, soweit wenigstens untersucht, spezialisiert sind, d. h. ein Pilz auf einer gewissen Wirtspflanze hat nur die Fähigkeit, Pflanzen derselben Art oder doch Gattung zu infizieren. Solche Arten nennt man biologische Arten. Die Methoden der Variationsstatistik haben gezeigt, daß sich diese Arten auch durch mikroskopisch-kleine Unterschiede voneinander unterscheiden können. Diese morphologischen Merkmale gehen aber bei den so geschiedenen Formen (die man *petites espèces*, *formae speciales* nennt) allmählich ineinander über; sie bilden gleitende Reihen ohne scharfe Grenzen. Praktisch wird man die einzelnen Arten nur durch ihre strenge Anpassung an ganz besondere Wirte auseinanderhalten können. Bei den Peronosporaceen sind es nun besonders Form und Größe der Sporen und Konidienträger, die die morphologischen Unterschiede der kleinen Arten bedingen. Die allerfeinsten Merkmale finden sich bei den Sporengrößen. Letztere werden auf die Abszisse, die Sporenzahl auf die Ordinate abgetragen und die Variationskurven konstruiert, wie sie weiter unten abgebildet sind. Die Unterschiede bestehen dann in der verschiedenen Lage des Kurvengipfels oder der Kurvenform überhaupt. Diese Frage der Spezialisierung und der morphologischen Differenzierung wurde nun für *Bremia Lactucae* näher verfolgt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß bei den parasitischen Pilzen der Speziesbegriff in enger Beziehung zur Wirtswahl steht. Es ist nun theoretisch sehr interessant zu wissen, ob der Wirt bei der Bildung sowohl biologischer als auch morphologisch differenter Spezies beteiligt ist. Bei den vorliegenden Untersuchungen am Salatschimmel hatten wir Gelegenheit, den Einfluß des Wirtes und der Feuchtigkeit auf Sporen und Konidienträger zu untersuchen. Die Resultate zeigen, daß die genannten beiden Faktoren einen formverändernden Einfluß auf den Parasiten ausüben. Inwieweit dieser erblich ist und an der Bildung und Umgrenzung neuer kleiner Arten beteiligt ist, haben wir nicht untersucht. Es war dann weiter zu ermitteln, wie sich die Einflüsse der Feuchtigkeit und des Wirtes mit den Unterschieden, die zwischen den biologischen Arten

bestehen, kombinieren. Es zeigte sich dabei, daß man in unserm Falle eine kleine Art erst dann vollständig kennt, wenn man sie auf die möglichen äußeren Einflüsse hin geprüft hat; denn bei den multivoren Formen (solchen Pilzen, die vielerlei Pflanzen befallen) können letztere für die kleinen morphologischen Unterschiede verantwortlich gemacht werden, bei streng spezialisierten Parasiten vor allem die Feuchtigkeit oder andere, noch unberücksichtigte Faktoren.

Bremia Lactucae, der Salatschimmel, ist aber nicht allein auf diese Compositae beschränkt; es werden eine große Anzahl anderer Vertreter dieser Familie befallen, deren Liste hier folgen mag:

A. Tubuliflorae: Röhrenblütige Compositae.

Helichrysum chrysanthemum; *Cineraria hybrida*; *Senecio vulgaris*, *S. abrotanifolius*, *S. elegans*, *S. cruentus*, *S. Jacobaea*, *S. hybridus*, *S. vernalis*, *S. erucifolius*, *S. alpinus* × *Jacobaea*, *S. aquaticus*, *S. rupester*; *Lappa major*, *L. minor*, *L. officinalis*; *Carduus defloratus*; *Cirsium arvense*, *C. canum*, *C. lanceolatum*, *C. oleraceum*, *C. palustre*, *C. ciliatum*, *C. anglicum*, *C. carniolicum*, *C. pannonicum*, *C. Erisithales*, *C. pauciflorum*, *C. bulbosum*, *C. pyrenaicum*; *Cynara Cardunculus*; *Centaurea Jacea*, *C. Cyanus*, *C. nigricans*, *C. macrocephala*, *C. rutifolia*, *C. nigrescens*, *C. uniflora*, *C. melitensis*, *C. nervosa*, *C. Rapontica* (*C. scariosa* Rouy), *C. ferox*, *C. phrygia*, *C. montana*, *C. nigra*, *C. Jacea* var. *angustifolia*; *Dendroseris macrophylla* var. *marginata*.

B. Liguliflorae: Zungenblütige Compositae.

Cichorium Endivia, *C. Intybus*; *Lampsana communis*; *Hypochoeris glabra*, *H. radicata*; *Leontodon hispidus*, *L. autumnalis*, *L. hispidus* var. *hastatus*; *Picris hieracioides*; *Tragopogon pratensis*, *T. orientalis*; *Mulgedium alpinum*; *Sonchus oleraceus*, *S. asper*, *S. arvensis*, *S. fallax*, *S. tingitanus*, *S. palustris*; *Lactuca sativa*, *L. sagittata*, *L. Scariola*, *L. virosa*, *L. sativa* var. *capitata*, *L. viminea*, *L. altissima*, *L. canadensis*, *L. crispa*, *L. hirsuta*, *L. sagittifolia*, *L. spicata*, *L. Ludoviciana*, *L. muralis*, *L. pulchella*, *L. perennis* (?); *Andropogon Dandelion*; *Nabulus albus*, *N. altissimus*; *Crepis biennis*, *C. virens*, *C. tectorum*, *C. paludosa*, *C. grandiflora*, *C. vesicaria*, *C. vesicaria* ssp. *taraxaci-*

folia, *C. aurea*, *C. sibirica*, *C. blattarioides*, *C. rubra*, *C. mollis*, *C. foetida*, *C. bulbosa*; *Hieracium Pilosella*, *H. stoloniflorum*, *H. pratense*, *H. murorum*, *H. vulgatum*, *H. boreale*, *H. umbellatum*, *H. aurantiacum*, *H. rubrum*, *H. prenanthoides*, *H. pulmonarioides*, *H. auricula*, *H. lanatum*, *H. amplexicaule*, *H. ripaecum*, *H. praecox*, *H. viscosum*, *H. laevigatum*, *H. villosum*, *H. picroides*, *H. sabaudum*, *Taraxacum officinale*, *H. pratense*; *Dimorphotheca aurantiaca*.

Von diesen 126 Wirtspflanzen sind über 30 in der Literatur bisher noch nicht angegeben worden. Es sind dies Arten, die, in unsere Versuchsreihen miteinbezogen, pilzbefallen wurden. Wenn mir noch mehr Spezies zur Verfügung gestanden hätten, so wäre die Liste wahrscheinlich noch leicht zu vermehren gewesen. Es fragt sich nun, ob alle die Formen ein und derselben biologischen Art angehören und wenn nein, ob zwischen den verschiedenen Formen, ähnlich wie es Gäumann für *Peronospora parasitica* festgestellt hat, kleine morphologische Unterschiede bestehen. Es ist darüber noch sehr wenig bekannt. In Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten (20) begegnet man der Meinung, daß die Salatkrankheit durch „wilde Kompositen“ eingeschleppt würde. De Bary (1), der mit *Bremia* experimentierte, führte nur Infektionsversuche mit Konidien von *Lactuca sativa* stammend aus und infizierte wiederum dieselbe Pflanze, um die damals noch herrschende Meinung der individuellen Prädisposition endgültig zu widerlegen. Ebenso hatten die Versuche von E. Marchal (15) nur den Zweck, für *Lactuca sativa* ein Immunisationsverfahren zu finden. Jaczewski (8) endlich untersuchte *Bremia* auf ihre morphologische Einheitlichkeit und kam auf Grund „des Vergleiches zahlloser Exemplare Rußlands und anderer Länder“ zum Schlusse, daß selbst mikroskopische Messungen eine Aufteilung in Unterarten nie gestatten würden.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1917 und 1918 im botanischen Institute der Universität Bern ausgeführt. Ich bin meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ed. Fischer, für das interessante Thema herzlich dankbar. Es sei mir auch erlaubt, ihm für seine wohlwollende Aufmerksamkeit und die kostbaren Ratschläge, die er meiner Arbeit förderlichst in hohem Maße angedeihen ließ, meinen innigsten Dank auszusprechen.

Es ist mir ferner eine angenehme Pflicht, folgenden Herren, die mich durch verschiedene Mitteilungen und Materialsendungen in meinen Untersuchungen in freundlicher Weise unterstützt haben, zu danken: Dr. G. von Büren, Assistent am botanischen Institut der Universität in Bern; Dr. Denis Cruchet, Pfarrer in Montagny; Dr. E. Gäumann in Biel; Dr. E. Mayor in Perreux s/Boudry; Dr. A. Wartenweiler in Bern.

Endlich danke ich noch Herrn Obergärtner A. Schenk, der mich bereitwilligst mit Wort und Tat in die Pflanzenwartung einführte, seinen Gehilfen für die gewissenhafte und sorgfältige Pflege, die sie meinen zahlreichen Versuchspflanzen haben angedeihen lassen.

Die Samen der zu den Versuchen dienenden Pflanzen stammen aus botanischen Gärten, wie Bern, Zürich, Basel, Lausanne, Berlin, München, Prag usw., aus der Samenhandlung Haage & Schmidt in Erfurt; einen großen Teil sammelte ich selbst. In vielen Fällen gelangten die Keimlinge zur Blüte und konnten so verifiziert werden.

I. Kapitel.

Die Spezialisierung von *Bremia Lactucae*.

a. Infektionsbedingungen.

Die Infektion ist durch den Zustand des Konidienmaterials und der Wirtspflanzen bedingt; doch bedingen äußere Einflüsse, wie Feuchtigkeit, Trockenheit, Temperatur, Licht, den Verlauf derselben in hohem Maße.

Was die Konidien anbelangt, so sind diejenigen die keimfähigsten, die von einem frischen, über Nacht gebildeten Konidienrasen stammen. In einem Falle konnte beobachtet werden, daß solche Sporen schon in feuchter Atmosphäre keimten; im allgemeinen ist aber der Wassertropfen der günstigste Ort dazu. Gegen Wärme und Trockenheit sind sie sehr empfindlich. So verloren die Konidien abgeschnittener, infizierter *Lactuca*-Blätter an der Sonne sehr bald ihre Keimfähigkeit. Die Keimungen erfolgen am leichtesten bei einer Temperatur von 20—25 ° C. Niedere Temperaturen stören sie oder hindern sie gänzlich. Bei 10 ° C. beobachtete ich Sporen, die auf

Senecio vulgaris waren, im hängenden Tropfen; die Keimschläuche waren sehr klein und abnormal dick. Auch die Strahlung spielt bei den Infektionen eine nicht zu unterschätzende Rolle; denn die Keimung erfolgt in direktem und diffusem Sonnenlicht nicht so leicht wie im Dunkel.

Was nun die Versuchspflanzen anbetrifft, so ist darüber zu sagen, daß im allgemeinen deren Alter keine große Rolle spielt; denn unter günstigen Bedingungen werden die Pflanzen in allen Stadien befallen, was durch Befunde im Freien bestätigt wird. Eines ist hingegen bei der künstlichen Infektion sehr zu beachten, das ist die Verteilung der Stomata auf dem Blatte, da das Eindringen des Keimschlauches nur durch diese erfolgt. Zwar gibt de Bary (1) an, daß das Eindringen der *Bremia*-Sporen durch die Epidermis geschehe. Rush (19) konnte dies jedoch für *Lactuca sativa* nie beobachten; dasselbe konnten wir für *Centaurea Jacea*, *Sonchus oleraceus*, *Lactuca Scariola* und *L. virosa* konstatieren. *Lampsana communis* hat keine, oder jedenfalls sehr wenig Spaltöffnungen blattoberseits. Die Infektion auf der Oberseite mit frischem Sporenmateriale blieb ohne Erfolg. Ein zweiter Versuch blattunterseits ergab ein positives Resultat. Diese Versuche scheinen zu zeigen, daß die Infektion nur da Aussicht auf Erfolg hat, wo Stomata vorhanden sind. Da die Verteilung derselben auf Ober- und Unterseite eine sehr ungleiche ist und von Spezies zu Spezies variiert, so müssen bei den Versuchen immer beide Seiten berücksichtigt werden.

b. Infektionsverfahren.

Die günstigen Verhältnisse, unter denen bei *Bremia* die Wirtsinfektion stattfinden kann, vereinfachen das Infektionsverfahren bedeutend. Die gesammelten pilzbefallenen Pflanzen wurden 24 Stunden unter eine feuchte Glasglocke gebracht, die jungen, über Nacht entstandenen Konidien abgepinselt und auf die mit dem Zerstäuber vorher besprengten Blätter der Versuchspflanzen gelegt. Ober- und Unterseite wurden gleich stark berücksichtigt. Die Pflänzchen wurden einen Tag vor dem Auftragen der Sporen reichlich begossen, was unter der feuchten Glasglocke die Transpiration sehr herabsetzt, den Zellsaft verdünnt und die Infektionsmöglichkeit

erhöht (Molz 16). In den Fällen, wo die Beschaffenheit der Blätter wenig Garantie bot, daß größere Infektionstropfen mechanisch festgehalten werden, nahm ich zum Zerstäuber Zuflucht, oder, wenn das Pilzmaterial nicht reichlich zu Handen war, band ich kleine, infizierte Blattstücke an die Unterseite fest, die die Feuchtigkeit kapillar zurückhielten. Jeder Infektionsreihe ging ein Keimversuch der Sporen im hängenden Tropfen parallel. So hatte man wenigstens in der Beurteilung der Versuchsergebnisse einen Anhaltspunkt. Die Pflänzchen wurden, je nachdem sie es ertragen konnten, 3 bis 4 Tage unter der mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleideten Glasglocke gehalten, nach Entfernung des Filtrierpapiers begossen und einen weitem Tag stehen gelassen, um den Uebergang zu normalen Verhältnissen erträglicher zu machen. Die Versuchsreihen sind nachher bis zu ihrem Abschlusse in den Versuchshäuschen gelassen worden, wo sie täglich kontrolliert wurden. Die Inkubationszeit dauerte durchschnittlich 6 bis 8 Tage. Bei ganz günstigen Verhältnissen, d. h. wenn die Versuchspflanzen bis zum Hervorbrechen des Pilzes unter der Glasglocke bleiben konnten, verkürzte sich dieselbe bis auf fünf Tage. In den Versuchshäuschen war nun die relative Feuchtigkeit nicht immer groß genug, um die Pilzrasen zu bilden. Aus diesem Grunde unterbrach ich jede Versuchsreihe nach ungefähr 20 Tagen, indem alle Blätter abgeschnitten und zwei Tage unter eine Glasglocke gebracht wurden. War Myzel vorhanden, so konnte man nun sicher sein, daß sich ein dichter Pilzrasen entwickelte. In unsicheren Fällen suchte ich die Blätter mikroskopisch nach Trägern ab; so konnte nicht die geringste Spur einer Infektion übersehen werden; denn die zierlichen Bäumchen machen sich durch ihre hygroskopischen Drehungen um die Achse sofort sichtbar. Um ganz sicher zu gehen, behandelte ich in zweifelhaften Fällen noch die infiziert geglaubten Stellen mit kochender Milchsäure, und nachher konnten die Stämmchen der Träger bis zum Eintritt in die Stomata verfolgt werden. Dies ist wichtig, weil oft lose Konidienträger auf der Blattspreite liegen, die von den Infektionstropfen herkommen. Auf diese Weise konnten allfällige Trugschlüsse vermieden werden.

Abstufungen in der Stärke der Infektionsergebnisse lassen sich nicht gut auseinanderhalten, und daher sind dementsprechende

Schlüsse auf die Wirtsempfänglichkeit unzulänglich. Dennoch seien hier gewisse Intensitätsgrade eingeführt, damit man sieht, wie viel Wert auf die gleichzeitigen negativen Versuchsergebnisse gelegt werden darf:

- 1 = sehr schwache Infektion (1 bis 5 Konidienträger mikroskopisch gefunden).
- 2 = von bloßem Auge schon ziemlich gut sichtbar.
- 3 = lichter Rasen; mittlere Infektion.
- 4 = ziemlich starke Infektion.
- 5 = sehr starke Infektion; über das ganze Blatt verbreitet.

Es ist klar, daß bei starken Infektionen (5, 4) die negativen Versuchsergebnisse dementsprechend an Beweiskraft gewinnen.

c. Versuchsergebnisse.

Die Ergebnisse der Versuchsreihen, die je nach Vorhandensein des Sporenmateriels öfters wiederholt wurden, sind in folgenden Tabellen zusammengestellt. Um Raum zu sparen, mußte auf die Wiedergabe des genauen Protokolles im Journal, sowie auf die Angabe der Samenbezugsquellen verzichtet werden.

I. Versuche mit Bremia auf Crepis-Arten.

Das Konidienmaterial für die folgenden Versuche stammte aus der Umgegend von Bern, Ostermundigen, Bolligen und teilweise aus den Versuchsreihen selbst. Das Ergebnis derselben ist in folgender kleiner Tabelle zusammengestellt:

| gebracht auf | <i>Crepis biennis</i> | <i>Cr. virens</i> | <i>Cr. tectorum</i> | <i>Cr. paludosa</i> | <i>Cr. vesicaria</i> | <i>Cr. aurea</i> | <i>Cr. sibirica</i> | <i>Cr. blattarioides</i> | <i>Cr. rubra</i> | <i>Cr. foetida</i> |
|------------------------------|-----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|----------------------|------------------|---------------------|--------------------------|------------------|--------------------|
| Konidien von: | | | | | | | | | | |
| <i>Cr. vesicaria</i> | — | +1 | +1 | +3 | +3 | +5 | +5 | +5 | +3 | +1 |
| <i>Cr. blattarioides</i> . . | | +2 | | | +2 | | | +3 | | |
| <i>Cr. virens</i> | — | +2 | | | +2 | | +2 | +5 | | |

Außer Crepis-Arten wurden noch die folgenden Pflanzen abwechselungsweise in die Versuchsreihen einbezogen (der Kürze halber werden sie nicht in die Tabelle aufgenommen): *Lappa*

minor, *Lappa major*, *Cirsium arvense*, *C. oleraceum*, *Onopordon tauricum*, *Senecio viscosus*, *Cichorium Endivia*, *Sonchus oleraceus*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium aurantiacum*, *H. Pilosella*, *H. laevigatum*, *Lactuca sativa*, *Picris hieracioides*, *Leontodon autumnalis*, *Centaurea Jacea*, *Lampsana communis*, *Helichrysum chrysanthemum*, *Hypochoeris glabra*, *Tragopogon pratensis*, *Carduus defloratus*, *Cynara Cardunculus*.

Auf denselben war das Versuchsergebnis stets negativ.

Man sieht also, daß die *Crepis*-bewohnende *Bremia* auf Vertreter dieser Gattung beschränkt ist; eine weitere Einschränkung scheint bei *Crepis biennis* zu bestehen, die in unsern Versuchen nie befallen wurde. Es wurden Kotyledonen, einjährige und zweijährige Pflanzen zur Infektion gebraucht. Da *Crepis biennis* als Wirt von *Bremia* bekannt ist, scheint es also, daß auf der Gattung *Crepis* noch eine weitere *forma specialis* existiert. Leider konnte der umgekehrte Versuch, mit Konidien von *Cr. biennis* die übrigen Vertreter der Gattung zu infizieren, nicht ausgeführt werden, da ich diese Spezies nie selber pilzbefallen sammeln konnte. Immerhin ist die Annahme mit Vorsicht aufzunehmen, da es doch möglich ist, daß die Immunität in unsern Versuchen auf andern Faktoren beruht.

Hand in Hand mit den Experimenten gingen Beobachtungen im Freien. So beobachtete ich während drei Wochen befallene Stöcke von *Crepis virens* und *Cr. vesicaria* ssp. *taraxacifolia*; daneben blieben beständig gesund: *Taraxacum officinale*, *Sonchus oleraceus*, *Cirsium arvense*, *Senecio vulgaris*, *Lapsana communis*, *Leontodon hispidus*. Auf die Beobachtungszeit entfielen mindestens 10 Tage Regenwetter, also eine für die Infektion sehr günstige Zeit. Es ist interessant, auf andere *Crepis*-bewohnende Pilze hinzuweisen; so sind die beiden auf *Crepis* lebenden *Protomyces*-Formen spezialisiert und vermögen keine andern *Crepis*-Spezies zu infizieren (v. Büren) (2). Auch A. Hasler (6) fand, daß die *Crepis* bewohnenden Puccinien mehr spezialisiert sind, als dies nach unsern Versuchen für *Bremia* der Fall ist.

II. Versuche mit *Bremia* auf *Centaurea*-Arten.

Das Sporenmateriale, das zu den folgenden Versuchen diente, stammte aus dem Dählhölzli bei Bern, vom Areal des Güter-

bahnhofes in Bern, aus dem Lauterbrunnental und aus den Versuchsreihen selbst. Folgende Tabelle zeigt die Versuchsergebnisse zusammengestellt:

| gebracht auf | <i>C. Jacea</i> | <i>C. Cyanus</i> | <i>C. nigricans</i> | <i>C. macrocephala</i> | <i>C. rutifolia</i> | <i>C. nigrescens</i> | <i>C. uniflora</i> | <i>C. melitensis</i> | <i>C. nervosa</i> | <i>C. Rapontica</i> | <i>C. ferox</i> | <i>C. phrygia</i> | <i>C. montana</i> | <i>C. nigra</i> | <i>C. Jac. var. angustifolia</i> | <i>C. Scabiosa</i> |
|---|-----------------|------------------|---------------------|------------------------|---------------------|----------------------|--------------------|----------------------|-------------------|---------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-----------------|----------------------------------|--------------------|
| Konidien von: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. Jacea</i> . . | +5 | +1 | +2 | +5 | +2 | ? | ? | +3 | +3 | +3 | +1 | +5 | +1 | ? | +5 | — |
| <i>C. montana</i> . | +1 | +1 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. Jacea</i> ssp. <i>angustifolia</i> | +5 | | | | | | | | | | | | | | | — |
| <i>C. nervosa</i> . | +3 | | | +3 | +1 | | | | +4 | | | | +2 | | | |
| <i>C. rutifolia</i> . | +5 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. nigricans</i> . | +5 | | | | | | | | | | | | | | | |

Auf folgende Pflanzen, die abwechslungsweise in die Versuchsreihen einbezogen wurden, gingen die angewandten Pilzformen nie über: *Onopordon tauricum*, *Cynara Cardunculus*, *C. Scolymus*, *Cichorium Endivia*, *C. Intybus*, *Lampsana communis*, *Hypochoeris glabra*, *H. radicata*, *Leontodon hispidus*, *Picris hieracioides*, *Tragopogon pratensis*, *Sonchus asper*, *Lactuca sativa*, *Crepis biennis*, *C. vesicaria*, *C. aurea*, *Hieracium aurantiacum*, *Taraxacum officinale*, *Helichrysum chrysanthemum*, *Cineraria lobata*, *Senecio vulgaris*, *S. paludosus*, *S. elegans*, *S. alpinus*, *Lappa major*, *Carduus defloratus*.

Wir sehen daraus, daß *Bremia* von den *Centaureen* nicht auf Vertreter anderer Gattungen übergeht, aber innerhalb der Gattung *Centaurea* eine ganze Reihe verschiedener Arten befällt. Eine Ausnahme bildet *Centaurea Scabiosa*, die nie infiziert wurde. Da diese Spezies nicht als *Bremia*-Wirt bekannt ist, so ist wohl einfach anzunehmen, daß diese Spezies gegen den Pilz immun ist. Beobachtungen im Freien bestätigen auch hier die Tatsache, daß wir es mit einer auf die Gattung begrenzte spezialisierte Form zu tun haben. So blieben während längerer Zeit neben stark befallenen *Centaurea Jacea* und *C. Jacea* ssp. *angustifolia* vollständig gesund: *Crepis virens*, *Cr. vesicaria* ssp. *taraxacifolia*, *Taraxacum officinale*, *Picris hieracioides*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, *Senecio vulgaris*,

Hieracium Pilosella, Tragopogon pratensis. Es sei darauf hingewiesen, daß A. Hasler (6) bei den Centaurea bewohnenden Puccinien eine viel weitgehendere Spezialisierung gefunden hat.

III. Versuche mit Bremia auf Sonchus-Arten.

Das Infektionsmaterial für die folgenden Versuche stammte aus dem Dählhölzli bei Bern, von der Hunzikerai bei Belp und aus den „Gruben“ bei Birsfelden.

Die Resultate dieser Reihe lauten:

Konidien von Bremia auf Sonchus oleraceus ergaben ein positives Resultat auf:

Sonchus oleraceus (+4)
- asper (+4)

Konidien von Bremia auf S. asper ergaben ein positives Resultat auf:

Sonchus oleraceus (+5)
- asper (+5)

Konidien von Bremia auf S. arvensis ergaben ein positives Resultat auf:

Sonchus arvensis (+5)
- palustris (+5)
- oleraceus (?)
- asper (?)

Dagegen blieben die folgenden Versuchspflanzen überall, wo sie geprüft wurden, gesund: Lapsana communis, Hypochoeris glabra, Leontodon hispidus, Picris hieracioides, Tragopogon pratensis, Lactuca sativa, L. sativa var. capitata, L. Scariola, L. virosa, L. quercina, L. viminea, Crepis biennis, Cr. virens, Cr. vesicaria, Hieracium Pilosella, H. aurantiacum, Taraxacum officinale, Helichrysum macranthum, Cineraria lobata, Senecio vulgaris, S. elegans, S. alpinus, Lappa major, Carduus defloratus, C. crispus, Onopordon tauricum, Cirsium arvense, Cynara Cardunculus, C. Scolymus, Centaurea Jacea, Cichorium Endivia.

Aus obiger Zusammenstellung ersehen wir, daß Bremia auf Sonchus oleraceus und Sonchus asper identisch ist. Bremia auf Sonchus arvensis infizierte dagegen nur wieder Sonchus arvensis und S. palustris; doch ist es wahrscheinlich, daß es sich nicht um eine besondere forma specialis handelt, da die

Versuchspflanzen von *Sonchus oleraceus* und *S. asper* unter der Glasglocke litten. Aber auch hier geht der Pilz nicht auf Spezies anderer Gattungen über. Im Freien sind neben stark infizierten *Sonchus oleraceus* und *S. asper* während vier Wochen gesund geblieben: *Senecio vulgaris*, *Lactuca sativa*, *Lact. sativa* var. *capitata*, *Taraxacum officinale*, *Cirsium oleraceum*, *C. arvense*, *Crepis virens*, *Centaurea Jacea*, *Picris hieracioides*, *Hieracium Pilosella*, *Lampsana communis*. Hie und da zeigten sich zwar verdächtige Flecke; aber als die verdächtigen Blätter abgeschnitten und unter die Glasglocke gebracht wurden, zeigten sich nie auch nur Spuren von Myzel oder Konidienträgern.

IV. Versuche mit *Bremia* auf *Picris hieracioides*.

Das Konidienmaterial für die Infektionsversuche stammte aus dem Areal des Güterbahnhofes Bern und von der Wohlenstraße im Bremgartenwald bei Bern. Die Versuche ergaben nun, daß *Bremia* auf *Picris hieracioides* spezialisiert ist; die Konidien dieser einzigen Gattung und Spezies vermögen Vertreter anderer Genera nicht zu infizieren. So blieben folgende Versuchspflanzen gesund: *Helichrysum chrysanthemum*, *Cineraria lobata*, *Senecio vulgaris*, *S. alpinus*, *Carduus crispus*, *C. defloratus*, *Cirsium arvense*, *Cynaria Cardunculus*, *C. Scolymus*, *Centaurea Jacea*, *C. nervosa*, *Cichorium Endivia*, *C. Intybus*, *Lampsana communis*, *Leontodon hispidus*, *Tragopogon pratensis*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, *S. arvensis*, *Lactuca sativa*, *Crepis biennis*, *Cr. blattarioides*, *Hieracium Pilosella*, *H. aurantiacum*, *H. boreale*, *Taraxacum officinale*, *Hypochoeris glabra*.

Hand in Hand mit den experimentellen Untersuchungen gingen die Beobachtungen in der Natur, die die obigen Resultate bestätigten. So konnten an einer feuchten Stelle des Straßensbordes der Wohlenstraße, wo ein ganzer Bestand von *Picris* stark infiziert war, während drei Wochen folgende gesunde Wirtspflanzen konstatiert werden: *Taraxacum officinale*, *Leontodon hispidus*, *Centaurea Jacea*, *Cirsium oleraceum*, *C. palustre*, *C. arvense*, *Crepis virens*.

V. Versuche mit *Bremia* auf *Lactuca*-Arten.

Das Sporenmateriel zu den in nachfolgender Tabelle zusammengefaßten Versuchsreihen sammelte ich im botanischen Garten Bern, in den Gemüsegärten der Umgegend von Bern;

ferner sandte mir in freundlicher Weise Herr Dr. Mayor Infektionsmaterial aus dem Gemüsegarten in Perreux; endlich kam das Sporenmateriel der einzelnen Versuchsreihen selbst zur Anwendung.

| gebracht auf | <i>Lactuca sativa</i> | <i>Lac. sat. var. capitata</i> | <i>Lac. Scariola</i> | <i>Lac. virosa</i> | <i>Lac. viminea</i> | <i>Lac. quercina</i> | <i>Lac. perennis</i> | <i>Lac. muralis</i> |
|--|-----------------------|--------------------------------|----------------------|--------------------|---------------------|----------------------|----------------------|---------------------|
| Konidien von: | | | | | | | | |
| <i>Lactuca sativa</i> | +5 | +5 | +4 | +3 | +5 | — | — | — |
| <i>L. sat. var. capitata</i> | +5 | +5 | +5 | +3 | +5 | — | — | — |
| <i>L. virosa</i> | +2 | +3 | | | | | | |
| <i>L. viminea</i> | +5 | +5 | | | | | | |

Die folgenden Versuchspflanzen ergaben in allen Reihen stets negative Resultate: *Cichorium Endivia*, *Lampsana communis*, *Hypochoeris glabra*, *Leontodon hispidus*, *Picris hieracioides*, *Tragopogon pratense*, *Sonchus oleraceus*, *S. asper*, *S. arvensis*, *Crepis biennis*, *Cr. virens*, *Cr. sibirica*, *Hieracium Pilosella*, *H. auricula*, *H. boreale*, *H. aurantiacum*, *Taraxacum officinale*, *Helichrysum chrysanthemum*, *Cineraria lobata*, *Senecio vulgaris*, *Lappa major*, *Carduus defloratus*, *C. crispus*, *Cynara Cardunculus*, *C. Scolymus*, *Centaurea Jacea*.

Aus der Tabelle ersehen wir, daß *Bremia* von *Lactuca* eine ganze Anzahl verschiedener Spezies dieser Gattung befällt; jedoch werden Vertreter anderer Genera nicht befallen. Auch hier liegt also eine *forma specialis* vor. Auffallend war bei den positiven Versuchsergebnissen auf *Lactuca sativa* und *L. Scariola*, daß keine Konidienträger, sondern nur Myzel und dann Oogonien und Antheridien beobachtet wurden. Letztere bildeten sich innerhalb 10 Tagen und zwar ohne daß das Myzel vorher einen Konidienträgerrasen gebildet hätte; dies geschah offenbar unter dem Zwange der ungünstigen Verhältnisse der Versuchspflanzen unter der Glasglocke.

Die negativen Resultate auf *Lactuca muralis* müssen mit Vorbehalt aufgenommen werden. Da auf *L. muralis* *Bremia* als vorkommend angegeben wird, so könnte man daraus schließen, daß es sich hier um eine besondere *forma specialis* handelte. Dies ist aber erst einwandfrei festgestellt, wenn der umgekehrte

Versuch ausgeführt worden ist. *Lactuca quercina* und *L. perennis* sind als Wirtspflanzen nicht bekannt; sie dürften als immun gelten; denn die dicke, mit Wachs überzogene Cuticula ist wahrscheinlich ein unüberwindbares Hindernis für den Keimschlauch.

VI. Versuche mit *Bremia* auf *Cirsium*-Arten.

Das Konidienmaterial für diese Versuche wurde in der Umgegend von Bern und an der Aare unterhalb Muri gesammelt; ferner wurde auch das Pilzmaterial der Infektionsreihen dazu benützt. Die Resultate lauten folgendermaßen:

Konidien von *Bremia* auf *Cirsium oleraceum* ergaben positive Resultate auf: *C. arvense* (+5), *C. canum* (+5), *C. lanceolatum* (+3), *C. acaule* (+5).

Konidien von *Bremia* auf *C. Erisithales* ergaben positive Resultate auf: *C. Erisithales* (+3), *C. arvense* (+3), *C. canum* (+3), *C. oleraceum* (+5).

Konidien von *Bremia* auf *C. arvense* ergaben positive Resultate auf: *Cirsium arvense* (+5), *C. canum* (+4), *C. lanceolatum* (+5), *C. acaule* (+4), *C. oleraceum* (+4), *C. palustre* (+1), *C. ciliatum* (+3), *C. anglicum* (+3), *C. carniolicum* (+3), *C. pannonicum* (+4), *C. Erisithales* (+4), *C. pauciflorum* (+2), *C. pyrenaicum* (+3), *C. bulbosum* (+3).

Die nachfolgenden Pflanzen blieben in den verschiedenen Versuchsreihen, in die sie einbezogen wurden, gesund: *Helichrysum chrysanthemum*, *Cineraria lobata*, *Senecio vulgaris*, *Carduus defloratus*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea Jacea*, *Cichorium Intybus*, *Lampsana communis*, *Hypochaeris glabra*, *Leontodon hispidus*, *Picris hieracioides*, *Tragopogon pratense*, *Sonchus oleraceus*, *Lactuca sativa*, *Crepis biennis*, *Crepis virens*, *Hieracium boreale*, *Taraxacum officinale*.

Die Versuche zeigen, daß *Bremia* auf *Cirsium* sehr viele Spezies dieser Gattung mit großer Leichtigkeit befällt, daß aber keine Spezies anderer Genera befallen werden können. Beobachtungen im Freien bestätigen viele obiger Resultate. So blieben neben sehr stark infizierten *Cirsium oleraceum* und *C. arvense* während anhaltender Regenzeit immer gesund: *Senecio vulgaris*, *Centaurea Jacea*, *Lampsana communis*, *Leontodon hispidus*, *Picris hieracioides*, *Tragopogon pratensis*, *Sonchus oleraceus*, *Lactuca sativa*, *Crepis biennis*, *Cr. virens*, *Cr. vesicaria* ssp. *taraxacifolia*.

Die Versuche von Jacky (7) zeigten, daß die Cirsien bewohnenden Puccinien weitgehender spezialisiert sind, als dies hier für *Bremia* der Fall ist.

VII. Versuche mit *Bremia* auf *Senecio*-Arten.

Das Infektionsmaterial zu folgenden Versuchen wurde in der Umgegend von Bern gesammelt. Die Resultate sind folgenderweise zusammengefaßt worden:

Konidien von *Bremia* auf *Senecio vulgaris* ergaben positive Resultate auf: *Senecio vulgaris* (+5), *S. elegans* (+5), *S. abrotanifolius* (+5), *S. erucifolius* (?), *S. viscosus* (?); *S. Jacobaea* (?), *S. alpinus* (?), *S. aquaticus* (?). Negativ war das Resultat auf: *S. clivorum*.

Konidien von *Bremia* auf *S. erucifolius* ergaben positive Resultate auf: *S. alpinus* × *Jacobaea* (+5), *S. alpinus* (+4), *S. aquaticus* (+4), *S. rupester* (+3), *S. palustris* (?), *S. viscosus* (?). Negativ war das Resultat auf: *S. clivorum*.

Auf allen folgenden Pflanzen war in den Versuchsreihen nie eine Infektion zu finden: *Cineraria lobata*, *Lappa major*, *Carduus defloratus*, *Onopordon tauricum*, *Cirsium arvense*, *Centaurea Jacea*, *Lampsana communis*, *Hypochoeris glabra*, *Leontodon hispidus*, *Picris hieracioides*, *Sonchus oleraceus*, *Lactuca sativa*, *Cynara Cardunculus*, *Crepis biennis*, *Hieracium boreale*, *Taraxacum officinale*.

Um ein definitives Resultat zu bekommen, müssen die Versuche wiederholt werden. Viele Versuchspflanzen litten nämlich unter der Glasglocke. Trotzdem ist aber der Schluß zulässig, daß dieselbe biologische Art von *Bremia* auf *Senecio* beschränkt ist und Vertreter anderer Gattungen nicht befallen kann. Die Beobachtungen im Freien zeigten, daß neben sehr stark infizierten *Senecio vulgaris* folgende Wirtspflanzen beständig gesund blieben: *Cirsium arvense*, *Lampsana communis*, *Leontodon hispidus*, *Sonchus oleraceus*, *S. asper*, *S. arvensis*, *Lactuca sativa*, *L. sat. var. capitata*, *Crepis biennis*, *Cr. virens*, *Cr. vesicaria* ssp. *taraxacifolia*, *Taraxacum officinale*.

VIII. Versuche mit *Bremia* auf *Hieracium*-Arten.

Das Konidienmaterial für diese Versuche sammelte ich im botanischen Garten in Bern und in den umgebenden Wäldern der Stadt Bern; ein großer Teil stammte auch aus

| gebraucht auf | Hieracium Pilosella | H. pratense | H. murorum | H. vulgatum | H. boreale | H. umbellatum | H. aurantiacum | H. prenanthoides | H. pulmonarioides | H. lanatum | H. amplexicaule | H. praecox | H. silvaticum | H. viscosum | H. laevigatum | H. calendulifolium | H. albidum | H. aurant. × furcatum | H. villosum | H. picroides | H. sabaudum |
|------------------|---------------------|-------------|------------|-------------|------------|---------------|----------------|------------------|-------------------|------------|-----------------|------------|---------------|-------------|---------------|--------------------|------------|-----------------------|-------------|--------------|-------------|
| Konidien von: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| H. pulmonarioid. | | | +2 | | 1 | +3 | +4 | | | | | | | | +3 | | | | +4 | | |
| H. silvaticum . | +2 | +1 | +1 | +2 | +2 | | +3 | +2 | +4 | +2 | +5 | +3 | | +5 | +2 | | +3 | +5 | +4 | +2 | +1 |
| H. Pilosella . | +4 | | | | | | +2 | | | | +1 | +1 | | | | +2 | | | | | |
| H. aurantiacum | | | | +2 | +1 | +2 | +3 | | | | | | +3 | | +2 | | | | +5 | | |
| H. boreale . . | | | | | +4 | | | +3 | | | +1 | | | | | +2 | | | | | |
| H. villosum . . | +2 | | | +1 | | | +4 | | | | +2 | +2 | | | | | | +2 | | +1 | |

den Versuchsreihen selbst, da die Infektion leicht gelang und reichlich positive Resultate zeitigte. Letztere sind in nebenstehender Tabelle (S. 16) kurz zusammengestellt.

Die nachfolgenden Versuchspflanzen blieben in den verschiedenen Reihen immer gesund: *Helichrysum chrysanthemum*, *Cineraria lobata*, *Senecio vulgaris*, *Carduus defloratus*, *Cirsium arvense*, *Cynara Cardunculus*, *Centaurea Jacea*, *Lampsana communis*, *Hypochoeris glabra*, *Leontodon hispidus*, *Picris hieracioides*, *Sonchus oleraceus*, *Lactuca sativa*, *Crepis biennis*, *C. virens*, *Taraxacum officinale*.

Aus der Tabelle ist zu sehen, daß *Bremia* von *Hieracium* nicht auf Vertreter anderer Gattungen übergeht, aber innerhalb der ersteren eine große Anzahl verschiedener Spezies befällt. Zahlreiche Beobachtungen in der Natur zeigten, daß neben stark infizierten *Hieracium Pilosella*, *H. aurantiacum*, *H. pulmonarioides*, folgende Wirtspflanzen immun blieben: *Lactuca sativa*, *Taraxacum officinale*, *Picris hieracioides*, *Cirsium oleraceum*, *C. palustre*, *Centaurea Jacea*, *Leontodon hispidus*, *Crepis biennis*, *Cr. virens*.

Nach Probst (17) sind die *Hieracien* bewohnenden *Puccinien* im Gegensatz zu *Bremia* sehr weitgehend spezialisiert.

IX. Versuche mit *Bremia* auf *Taraxacum officinale*.

Das Infektionsmaterial stammte aus dem botanischen Garten Bern und aus der Umgebung der Stadt. Da dasselbe nur spärlich zu finden war, konnten nur wenige Wirtspflanzen in die Versuchsreihen einbezogen werden.

Die Versuche ergaben, daß die Konidien von *Bremia* auf *Taraxacum officinale* nur wieder diese einzige Gattung und Spezies zu infizieren vermag; die folgenden Versuchspflanzen hingegen wurden nie befallen: *Centaurea Jacea*, *Lampsana communis*, *Leontodon hispidus*, *Crepis biennis*, *Cr. virens*, *Hieracium Pilosella*, *Cirsium arvense*, *Lactuca sativa*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus asper*. Das stark positive Infektionsresultat auf *Taraxacum officinale* (+4) macht es sehr wahrscheinlich, daß *Bremia* auch hier spezialisiert ist.

X. Versuche mit *Bremia* auf *Lampsana communis*.

Das Pilzmaterial stammte aus verschiedenen Gärten der Stadt Bern. Die Resultate der Versuchsreihen zeigten, daß

Bremia auf *Lampsana communis* spezialisiert ist und nicht überzugehen vermag auf: *Helichrysum chrysanthemum*, *Senecio vulgaris*, *S. palustris*, *S. erucifolius*, *Lappa major*, *Cirsium arvense*, *Cynara Cardunculus*, *Cichorium Endivia*, *Hypochaeris glabra*, *Leontodon hispidus*, *Sonchus arvensis*, *S. oleraceus*, *Tragopogon pratensis*, *Crepis biennis*, *Cr. virens*, *Cr. blattarioides*, *Lactuca sativa*, *L. Scariola*, *L. virosa*, *Centaurea Jacea*, *C. nervosa*, *C. macrocephala*, *Taraxacum officinale*.

Die Beobachtungen im Freien zeigten, daß neben sehr stark infizierten *Lampsana communis* folgende Wirtspflanzen gesund blieben: *Crepis virens*, *Centaurea Jacea*, *Senecio vulgaris*, *Leontodon hispidus*, *Sonchus oleraceus*, *Cirsium arvense*, *Taraxacum officinale*, *Lactuca sativa*.

XI. Versuche mit *Bremia* auf *Leontodon hispidus*.

Zu diesen Versuchen stand mir sehr wenig Konidienmaterial zur Verfügung. Die Infektion ergab auf *Leontodon hispidus* ein stark positives Resultat (+5); *Picris hieracioides*, *Crepis vesicaria* ssp. *taraxacifolia*, *Lactuca sativa* blieben hingegen gesund. Dieser Versuch scheint also darzutun, daß *Bremia* auch auf *Leontodon* spezialisiert ist. Spätere Experimente müssen diese Annahme noch befestigen.

Die *Bremien* auf andern Wirten waren mir nicht oder in zu geringem Maße zu Infektionszwecken zugänglich. Aus den Tabellen ist aber ersichtlich, daß jene Wirtspflanzen für die durchexperimentierten Formen nicht empfänglich sind, voraussichtlich also auch auf ihnen der Pilz spezialisiert ist. Die später auszuführenden umgekehrten Versuche werden aber erst die endgültige Klarheit bringen.

Faßt man alle Ergebnisse zusammen, so ergibt sich, daß *Bremia Lactucae* in eine ganze Reihe von biologischen Arten zerfällt. Das Konidienmaterial eines Wirtes infiziert nur wieder denselben Wirt und Spezies derselben Gattung. Ein Uebergang auf Spezies einer andern Gattung konnte in keinem Falle festgestellt werden. Bei den Versuchen mit *Crepis* ergab sich die Möglichkeit einer weitem Spezialisierung des Pilzes innerhalb der Vertreter dieses Genus, indem *Crepis biennis* nie von Konidien anderer Arten befallen wurde. Der umgekehrte Versuch konnte leider nicht ausgeführt werden. Vorsichtig

müssen die Fälle bei *Lactuca*, *Centaurea*, *Senecio* und *Sonchus* beurteilt werden. Auch hier könnte es sich um *formae speciales* innerhalb der Gattung handeln; es bleibt hier aber immer noch die Möglichkeit, daß in der Natur der Uebergang auf die fraglichen Arten infolge günstigerer Bedingungen gelingen kann; „denn die Disposition scheint außerordentlich vom Entwicklungszustande der Blätter abhängig zu sein.“ (Tubef 21, S. 301.)

Wenn wir im experimentellen Teile für zahlreiche Wirtspflanzen die Beweise erbracht haben, daß *Bremia* auf denselben spezialisiert ist, so scheint folgende Tatsache die Möglichkeit offen zu lassen, daß dies wenigstens nicht für alle der Fall ist: Im Garten von Perreux sind nach Herrn Dr. Mayor die exotischen Genera *Helichrysum* und *Cynara* stets pilzbefallen. Wenn wir nun nicht annehmen wollen, daß schon die Samen dieser Pflanzen beim Import nach Europa infiziert gewesen seien (es sei dazu bemerkt, daß A. Wartenweiler für einige *Plasmopara*-Arten Sameninfektion mittels Oosporen konstatiert hat), so müssen wir eben doch annehmen, daß diese Gattungen durch *Bremia*, die auf einheimischen Wirtspflanzen auftraten, befallen worden sind. Dafür kämen die „wilden Kompositen“ Sorauers in Betracht, wie *Senecio vulgaris*, *Sonchus oleraceus*, *S. asper*, *Crepis virens*, *Centaurea Jacea* usw. Aber die Konidien genannter pilzbefallener Pflanzen wurden in reichlichem Maße auf die fraglichen Gattungen gebracht; doch stets mit negativem Erfolg. Demgegenüber seien zwei weitere Tatsachen erwähnt, die wohl eher für eine Sameninfektion sprechen. Professor Skottsberg aus Upsala brachte im Jahre 1917 Samen der in Juan Fernandez endemischen *Dendroseris macrophylla* var. *marginata* nach Gothenburg; sie keimten in einem Gewächshaus daselbst. Alle Pflanzen (es waren deren viele) waren pilzbefallen. Herr Dr. Gäumann, der die Güte hatte, mir diese Mitteilung zu machen, erkannte den Schädling als *Bremia Lactucae*. Aehnliches konnte Herr Obergärtner Schenk konstatieren. Im Jahre 1907 erhielt er von Frl. von Rodt in Bern ebenfalls Samen von *Dendroseris* aus Juan Fernandez. Er zog die Sämlinge auch in einem Gewächshause, und es ist anzunehmen, wie übrigens im vorhergehenden Falle auch, daß keine fremden Keime in die betreffenden Räume kamen. Die Sämlinge waren samt und sonders mit einem Schimmel

behaftet, der sich später als *Bremia* entpuppte (E. Gäumann). Die jungen Pflänzchen wurden dann in den botanischen Garten versetzt; doch erholten sie sich nicht mehr und gingen ein. Das spontane und überaus starke, allgemeine Auftreten von *Bremia* in diesen beiden Fällen läßt die Möglichkeit einer Oosporeinfektion durch die Samen sehr wohl zu. Spätere Beobachtungen und Untersuchungen müssen noch weitere Klarheit bringen.

II. Kapitel.

Morphologische Untersuchungen.

A. Die Konidien.

1. Untersuchungen der Konidien an Herbarmaterial.

Aus den Resultaten des vorigen Kapitels erhebt sich die Frage, ob die biologisch differenten Formen auch morphologische Unterschiede erkennen lassen, wie dies Gäumann für *Peronospora parasitica* in ausgedehntem Maße nachgewiesen hatte. Die bisherigen Erfahrungen haben gezeigt, daß vor allem die Konidien in ihren Größenverhältnissen dafür gute Anhaltspunkte bieten; ich suchte mir nun zunächst an Hand von Herbarienmaterial einen Einblick in die Verhältnisse zu verschaffen. Das Untersuchungsmaterial stammte aus dem Herbarium des Herrn Dr. Mayor und aus der eigenen Sammlung.

Bei den Messungen ist es wichtig, daß die Konidien immer in gleicher Lage gemessen werden. Zur richtigen Orientierung derselben dienen uns zwei charakteristische Bildungen; die ausgewachsene Spore besitzt an ihrer Basis ein mehr oder minder langes Stielchen, das im Gegensatz zu den Angaben von Rostowzew (18) nur allmählich in die paukenförmige Endverdickung des Konidienträgers übergeht. Dieses Anhängsel ist praktisch konstant vorhanden und variiert nur in engen Grenzen, sodaß es beim Messen stets miteinbezogen wurde. Diesem Stielchen diametral entgegengesetzt ist die Scheitelpapille; sie ist nicht immer deutlich sichtbar, weil sie sehr flach angelegt ist und sich nur vor der Keimung der Spore etwas stärker vorwölbt. Die Länge der Konidie ist also durch

Basis und Scheitel ganz deutlich gekennzeichnet und die Messung derselben kann ausgeführt werden. Neben der Lage der Sporen bei der Messung muß auch, um Fehler zu vermeiden, das Alter derselben berücksichtigt werden. Junge Konidien drücken natürlich den Mittelwert herunter. Im lebenden Zustand erkennt man sie an ihrer kleinen, rundlichen Form; ihr Plasmainhalt ist vollständig homogen, während die ausgewachsenen Konidien mehr oder weniger vakuolisiert sind und häufig lichtbrechende Körperchen in sich haben. Durch die vielen Messungen gelang es uns dann bald, diese Fehlerquelle auszuschalten. Um ein möglichst genaues Resultat zu erhalten, wurden dieselben mit einem Immersionsobjektiv ausgeführt. Was die Bestimmung der Mittelwerte anbelangt, so sei auf die schon öfters genannte Arbeit Gäumanns verwiesen. Im Verlaufe der Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß zur Berechnung der Mittelwerte auch weniger als 1000 Konidien genügen. Es wurden je 1000 Sporen 15 verschiedener Wirte gemessen und zwar so, daß von 100 zu 100 der Mittelwert bestimmt wurde. Es zeigte sich, daß die 10 gefundenen Mittelwerte im Maximum um $3/10 \mu$ variierten. Diese Tatsache zeigt, daß für *Bremia* 100 Messungen mit 1000 verglichen werden können, ohne dabei einen namhaften Fehler zu begehen.

In folgender Tabelle sind nun die Resultate unserer Messungen in Form der erhaltenen Mittelwerte für Länge und Breite zusammengestellt:

| | Länge | Brette | L/Br. | Inhalt |
|--|-------|--------|-------|---------|
| | μ | μ | | μ^2 |
| 1. <i>Cirsium canum</i> | 14,8 | 12,8 | 1,15 | 148 |
| 2. - <i>oleraceum</i> | 15,6 | 13,8 | 1,13 | 169 |
| 3. - <i>palustre</i> | 15,9 | 13,1 | 1,21 | 163 |
| 4. - <i>lanceolatum</i> | 16,0 | 13,3 | 1,20 | 167 |
| 5. - <i>bulbosum</i> | 16,0 | 13,1 | 1,22 | 163 |
| 6. - <i>ciliatum</i> | 16,2 | 13,0 | 1,24 | 165 |
| 7. - <i>carniolicum</i> | 16,3 | 13,2 | 1,23 | 168 |
| 8. - <i>pauciflorum</i> | 16,5 | 13,4 | 1,23 | 173 |
| 9. - <i>pyrenaicum</i> | 16,5 | 13,3 | 1,24 | 172 |
| 10. - <i>Erisithales</i> | 16,7 | 13,2 | 1,26 | 173 |
| 11. <i>Senecio erucifolius</i> | 17,0 | 15,3 | 1,11 | 204 |
| 12. <i>Crepis tectorum</i> | 17,1 | 12,3 | 1,39 | 164 |

| | Länge μ | Breite μ | L/Br. | Inhalt μ ² |
|---|------------|-------------|-------|--------------------------|
| 13. <i>Senecio abrotanifolius</i> | 17,2 | 14,2 | 1,21 | 191 |
| 14. <i>Crepis virens</i> | 17,2 | 14,0 | 1,23 | 189 |
| 15. <i>Cirsium acaule</i> | 17,2 | 14,0 | 1,23 | 189 |
| 16. - <i>pannonicum</i> | 17,3 | 12,2 | 1,41 | 165 |
| 17. - <i>anglicum</i> | 17,3 | 13,4 | 1,29 | 181 |
| 18. <i>Crepis taraxacifolia</i> | 17,6 | 13,9 | 1,26 | 192 |
| 19. <i>Carduus defloratus</i> | 17,7 | 14,4 | 1,23 | 200 |
| 20. <i>Hieracium pulmonarioides</i> | 17,7 | 15,2 | 1,16 | 216 |
| 21. <i>Cirsium arvense</i> | 17,7 | 14,7 | 1,24 | 211 |
| 22. <i>Centaurea macrocephala</i> | 18,3 | 14,7 | 1,24 | 211 |
| 23. <i>Crepis vesicaria</i> | 18,3 | 14,4 | 1,27 | 207 |
| 24. <i>Centaurea maritima</i> | 18,3 | 16,4 | 1,11 | 235 |
| 25. <i>Cineraria spec.</i> | 18,3 | 16,2 | 1,13 | 233 |
| 26. <i>Centaurea Raponticum</i> | 18,6 | 16,1 | 1,15 | 233 |
| 27. - <i>phrygia</i> | 18,7 | 16,0 | 1,14 | 234 |
| 28. <i>Picris hieracioides</i> | 18,6 | 16,2 | 1,14 | 237 |
| 29. <i>Senecio elegans</i> | 18,6 | 16,1 | 1,15 | 209 |
| 30. <i>Lactuca sativa</i> | 18,8 | 17,3 | 1,08 | 255 |
| 31. <i>Senecio Jacobaea</i> | 18,8 | 16,5 | 1,13 | 243 |
| 32. <i>Centaurea melitensis</i> | 18,8 | 15,0 | 1,25 | 221 |
| 33. - <i>rutifolia</i> | 18,9 | 15,1 | 1,25 | 222 |
| 34. <i>Crepis rubra</i> | 18,9 | 12,6 | 1,50 | 186 |
| 35. <i>Centaurea Jacea</i> | 18,9 | 16,6 | 1,20 | 246 |
| 36. <i>Hieracium boreale</i> | 19,1 | 16,7 | 1,14 | 250 |
| 37. <i>Senecio vulgaris</i> | 19,1 | 15,8 | 1,20 | 237 |
| 38. <i>Centaurea Cyanus</i> | 19,1 | 16,1 | 1,18 | 241 |
| 39. <i>Hieracium Pilosella</i> | 19,2 | 16,8 | 1,14 | 253 |
| 40. <i>Helichrysum macranthum</i> | 19,3 | 17,2 | 1,12 | 261 |
| 41. <i>Crepis aurea</i> | 19,4 | 12,7 | 1,50 | 193 |
| 42. <i>Hieracium umbellatum</i> | 19,7 | 17,4 | 1,30 | 269 |
| 43. <i>Sonchus asper</i> | 19,7 | 17,9 | 1,10 | 277 |
| 44. <i>Hieracium aurantiacum</i> | 19,9 | 16,6 | 1,19 | 259 |
| 45. <i>Sonchus oleraceus</i> | 20,1 | 18,4 | 1,09 | 290 |
| 46. <i>Leontodon hispidus</i> | 20,1 | 17,3 | 1,16 | 272 |
| 47. <i>Lactuca canadensis</i> | 20,2 | 16,4 | 1,24 | 260 |
| 48. <i>Cynara Cardunculus</i> | 20,2 | 18,0 | 1,12 | 285 |
| 49. <i>Centaurea nervosa</i> | 20,4 | 16,5 | 1,23 | 264 |
| 50. <i>Lactuca sativa</i> | 20,5 | 16,9 | 1,21 | 272 |

| | Länge μ | Breite μ | L/Br. | Inhalt μ ² |
|--|------------|-------------|-------|--------------------------|
| 51. <i>Picris hieracioides</i> | 20,5 | 16,8 | 1,22 | 270 |
| 52. <i>Taraxacum officinale</i> | 20,6 | 17,3 | 1,19 | 279 |
| 53. <i>Hieracium villosum</i> | 20,8 | 17,1 | 1,21 | 279 |
| 54. - <i>murorum</i> | 21,0 | 17,2 | 1,22 | 284 |
| 55. <i>Cent. nigricans</i> | 21,2 | 16,4 | 1,29 | 272 |
| 56. <i>Hieracium silvaticum</i> | 21,3 | 18,7 | 1,14 | 313 |
| 57. <i>Lampsana communis</i> | 21,4 | 16,5 | 1,30 | 277 |
| 58. <i>Hieracium praecox</i> | 21,7 | 19,2 | 1,13 | 327 |
| 59. <i>Crepis blattarioides</i> | 21,8 | 18,2 | 1,20 | 311 |
| 60. <i>Lactuca sat.</i> var. <i>capitata</i> | 22,1 | 17,9 | 1,23 | 310 |
| 61. <i>Hieracium albidum</i> | 22,5 | 18,8 | 1,19 | 332 |
| 62. <i>Sonchus arvensis</i> | 22,7 | 19,9 | 1,14 | 355 |
| 63. <i>Hieracium calendulifolium</i> | 22,7 | 18,9 | 1,20 | 336 |
| 64. <i>Sonchus palustris</i> | 22,9 | 18,9 | 1,21 | 339 |
| 65. - <i>arvensis</i> | 23,4 | 21,2 | 1,09 | 389 |
| 66. <i>Picris hieracioides</i> | 23,6 | 17,4 | 1,35 | 322 |
| 67. <i>Centaurea macrocephala</i> | 24,4 | 18,2 | 1,34 | 348 |
| 68. <i>Lactuca sativa</i> | 24,7 | 19,7 | 1,20 | 381 |

Aus obiger Zusammenstellung ersehen wir, daß die Längenmittelwerte der Konidien auf 68 Wirtspflanzen zwischen den Extremen von 14,8 μ bis 24,7 μ schwanken, die der Breitenmittelwerte von 12,2 μ bis 21,2 μ. Die Differenz zwischen den Extremen beträgt für die Länge 9,9 μ und für die Breite 9 μ. Die dritte Kolonne der Tabelle illustriert uns das Verhältnis von Länge zu Breite; je näher dieser Quotient der Einheit rückt, umsomehr nähert sich die Form der Kugel; umgekehrt zeigt ein wachsender Wert mehr elliptische Konidien an. In der 4. Kolonne sind die Inhalte der Durchschnittskonidien berechnet nach der Formel $I = a b \pi$. Die Rechnung bezieht sich auf den größten Flächenschnitt der Spore, der als Ellipse gedacht wird. Alle die Längen- und Breitenmittelwerte bilden, wie auch Gäumann für *Peronospora parasitica* gefunden hat, eine gleitende Reihe.

Wenn man nun aber die obige Zusammenstellung der Konidienmaße mit den Ergebnissen des biologischen Abschnittes vergleicht, so fällt auf, daß die Wirte ein und derselben biologischen Art an sehr verschiedenen Stellen der Tabelle erscheinen. Das legt die Frage nahe, ob die gefundenen Unter-

schiede der Sporengrößen nicht wenigstens teilweise auf andere Ursachen zurückzuführen sind als auf morphologische Verschiedenheiten zwischen den betreffenden kleinen Arten. Zweierlei kann hier in Frage kommen: erstens können äußere Einflüsse die Größenverhältnisse der Sporen bedingen, und zweitens kann auch der Wirt eine Rolle dabei spielen.

2. Abhängigkeit der Konidiengrößen von äußeren Faktoren und vom Wirt.

a. Einfluß der Feuchtigkeit.

Bei den Parallelkeimversuchen der Sporen im experimentellen Teile fiel mir oft die abweichende Größe derselben gegenüber den normalen Maßen auf. Da die Wirtspflanze, die die Konidie lieferte, 1 bis 2 Tage unter einer feuchten Glasglocke war, so lag der Schluß nahe, daß die Feuchtigkeit die Ursache der Abweichung sei. Ähnliche Beobachtungen machte ich an Konidienmaterial, das unter verschiedenen Verhältnissen im Freien gebildet worden war. Die Mittelwerte der nach längerer Regenzeit gebildeten und gemessenen Sporen waren durchwegs größer als diejenigen, denen Konidien zu Grunde lagen, die unter normalen Verhältnissen gebildet wurden. Die erste Frage, die sich nun stellte, war, in welchen Grenzen sich diese Abweichungen bewegen, ob sie mehr oder weniger bei allen Wirtspflanzen vorhanden seien und ob der Einfluß der Feuchtigkeit überall in gleich starkem Sinne wirke. Zu diesem Zwecke wurden die Konidien möglichst vieler Wirte im Freien gesammelt und gemessen, die infizierten Pflanzen hernach längere Zeit unter eine mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Glasglocke gebracht und wiederum von Tag zu Tag die Sporen gemessen und der Mittelwert berechnet. Es zeigte sich nun, daß letzterer in den meisten Fällen mit der Länge des Glockenaufenthaltes in Beziehung steht. Nach den ersten 24 Stunden steigt der Mittelwert. Unterdessen sind natürlich wieder viele neue Konidien gebildet worden, die in ihrer Größe noch hinter den älteren zurückstehen und deshalb den gefundenen Wert wieder herabdrücken oder doch stationär halten. Der dritte Tag kann unter Umständen ein neues Ansteigen der Größenverhältnisse zur Folge haben. Wird der Einfluß der Feuchtigkeit auf 5 und mehr Tage

ausgedehnt, so werden öfters abnormale Formen ausgebildet, so bei *Bremia* auf *Cirsium*- und *Crepis*-Spezies. Es kam uns nun sehr darauf an, die Schwankungsmöglichkeit der Längen- und Breitenmittelwerte der Konidien möglichst vieler Wirtspflanzen zu ermitteln, um eine einheitliche Basis für den Vergleich der Resultate zu bekommen. Es könnte noch die Frage aufgeworfen werden, ob wirklich von einem Feuchtigkeitseinfluß auf die Konidien gesprochen werden dürfe oder ob die Erscheinungen nur auf Wasseraufnahme vor der Keimung zurückzuführen seien. Am 14. VIII. 18 sammelten wir in der Umgegend von Dießenhofen *Bremia* auf *Senecio vulgaris*. Es wurden 2 Präparate hergestellt, vom selben Blatte, und fast von derselben Stelle. Das erste wurde sofort mit Milchsäure behandelt und zum Messen der Sporen vorbereitet; das zweite wurde von abends 7 Uhr bis nachts 12 Uhr im hängenden Tropfen unter der Glasglocke gehalten und nachher ebenso behandelt; es konnten hier einige Keimungen konstatiert werden; die Anschwellung hätte also ihr Maximum erreicht haben müssen. Die Meßresultate waren folgende:

- | | | |
|--|--------|------------|
| 1. Kurve (Material direkt vom Blatte gemessen) | Länge | 17,6 μ |
| | Breite | 15,6 - |
| 2. Kurve (Material während 5 Std. in Wasser) | Länge | 18,0 - |
| | Breite | 15,8 - |

Der Längenmittelwertsunterschied beträgt 0,4 μ , derjenige der Breite 0,2 μ ; sie sind also absolut zu vernachlässigen. Dies scheint in der Tat zu zeigen, daß die Anschwellung vor der Keimung gering sein muß. (Für das Experiment kamen je 150 Sporen zur Messung.)

Die Veränderungen der Konidien, die in sehr feuchter Luft gebildet wurden, können auch deshalb nicht als einfache Anschwellungserscheinungen betrachtet werden, weil die *Bremien* der verschiedenen Wirtspflanzen nicht gleichartig darauf reagieren, was aus der folgenden Tabelle leicht zu ersehen ist. So sind die Sporen von *Bremia* auf *Cirsium*-Spezies, wenn sie unter einer feuchten Glasglocke gebildet wurden, stets viel langelliptischer als diejenigen, die unter normalen Verhältnissen im Freien abgeschnürt wurden. Bei den *Bremien* auf *Sonchus*, *Senecio* u. a. sind nur geringfügige Unterschiede zu bemerken. Endlich sei noch zugunsten des Feuchtigkeitseinflusses

auf die Veränderungen der paukenförmigen Anschwellungen der letzten Aesteverzweigung hingewiesen. Wenn nun die letztern tiefgehende Abweichungen erleiden, so ist für die Sporen die gleiche Möglichkeit vorhanden; wir werden weiter unten noch näher darauf eingehen.

Es wurden 22 verschiedene Wirtspflanzen auf die oben genannte Art durchexperimentiert. Im Prinzip ist die Erscheinung immer dieselbe: eine mehr oder weniger große Veränderung der Sporengrößenverhältnisse; daher seien nur einige wenige Beispiele herausgegriffen; in einer spätern Tabelle, die die potentielle Variationsbreite der untersuchten *Bremia*-formen zeigt, sind alle Resultate mitberücksichtigt worden.

Die folgende Tabelle (S. 41) zeigt uns die Veränderlichkeit der Konidienmaße unter dem Einflusse der Feuchtigkeit. In weitaus den meisten Fällen wurden hiezu 100 Sporen gemessen.

Die untersuchten Beispiele zeigen, daß der Einfluß der Feuchtigkeit keine zufällige Erscheinung ist. Bei den meisten Formen waren die Mittelwerte der unter der feuchten Glasglocke gebildeten Konidien stets größer als diejenigen Konidien, die im Freien gesammelt wurden. Diese Wachstumszunahme ist in der dritten und vierten Kolonne der Tabelle angegeben. Dieser Wert wird einige Male für die Breitenmittelwerte negativ, was heißen würde, daß die Zunahme in der Länge auf Kosten der Breite geschieht. Im großen und ganzen ist hervorzuheben, daß in großer Feuchtigkeit die Neigung besteht, mehr länglich-elliptische Konidien zu bilden.

Die oben zusammengestellten Tatsachen finden sich teilweise durch Befunde im Freien bestätigt. Wenn das Pilzmaterial nach längerer Regenzeit gesammelt und gemessen wurde, so zeigte sich auch, daß die Messungen größere Mittelwerte ergaben. So beträgt die Differenz für *Lactuca sativa* var. *capitata* 3,8 μ für die Länge und 2,1 μ für die Breite; bei *Picris hieracioides* 4,3 μ für die Länge und 1,0 μ für die Breite. Diese Abweichungen stimmen nun auffällig gut mit denen überein, die sich beim eintägigen Glockenaufenthalt ergeben haben. Diese Tatsache berechtigt wohl zur Annahme, daß die künstlich hervorgerufenen Bedingungen, wie sie unter einer feuchten Glasglocke herrschen, unter Umständen auch im Freien verwirklicht sein können. Hier liegt wohl einer der Gründe, warum in unserer ersten Zusammenstellung der

| Konidien auf | Mittelwerte der | | Differenz zwischen den Mittelwerten der Feuchtigkeits- formen und den im Freien gefundenen | |
|--|--------------------|--------|--|--------|
| | Länge | Breite | Länge | Breite |
| | μ | μ | μ | μ |
| <i>1. Lactuca sat. var. capitata:</i> | | | | |
| Unter normalen Verhältnissen im Freien gebildet | 18,3 | 15,8 | | |
| Nach eintägigem Aufenthalt unter der Glasglocke | 22,1 | 17,6 | 3,8 | 1,8 |
| Nach zweitägigem Aufenthalt unter der Glasglocke | 20,4 | 17,4 | 2,1 | 1,6 |
| Nach dreitägigem Aufenthalt unter der Glasglocke | 21,3 | 17,8 | 3,0 | 2,0 |
| Aus einer Versuchsreihe, die bis zum Abschlusse unter der Glasglocke blieb | 23,0 | 17,1 | 4,7 | 1,3 |
| Nach anhaltendem Regen im Freien gesammelt | 22,1 | 17,9 | 3,8 | 2,1 |
| <i>2. Cirsium oleraceum:</i> | | | | |
| Unter normalen Verhältnissen im Freien gebildet | 15,9 | 13,8 | | |
| Nach eintägigem Aufenthalt unter der Glasglocke | 18,4 | 13,0 | 2,5 | -0,8 |
| Nach zweitägigem Aufenthalt unter der Glasglocke | 18,0 | 13,0 | 2,1 | -0,8 |
| <i>3. Senecio vulgaris:</i> | | | | |
| Unter normalen Verhältnissen gebildet | 19,1 | 15,8 | | |
| Nach ein- und zweitägigem Glockenaufenthalt | 19,2 | 15,4 | 0,1 | -0,4 |

Konidienmaße die Vertreter ein und derselben biologischen Art an ganz verschiedenen Stellen auftreten können. Man kennt eben nicht in allen Fällen die näheren Umstände, unter denen bei dem vorliegenden Herbarmaterial die Sporen gebildet worden sind, und daher wird die genaue Diskussion desselben illusorisch. Die in der obigen Zusammenstellung untersuchten Formen hingegen sind unter denselben Bedingungen entstanden; wir kennen die obere und untere Grenze der Schwankungen der Längen- und Breitenmittelwerte der Sporen auf ein und demselben Wirt. Auf dieser einheitlichen Basis lassen sich die Resultate diskutieren, was in einem späteren Abschnitte geschehen soll.

Es muß noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß gegen die in der Tabelle als „unter normalen Verhältnissen im Freien gebildeten Konidien“ ein Einwand geltend gemacht werden könnte. Es ist nämlich auffallend, daß die betreffenden Werte immer die kleinsten sind; man könnte nun sagen, daß jene Sporen noch nicht ganz ausgewachsen gewesen wären und daß sie, wenn sie nicht unter eine feuchte Glasglocke gebracht worden wären, ihre Werte noch hätten ändern können. Um diesen Einwurf zu kontrollieren, benützte ich im Freien ein auf der Rückseite vollständig infiziertes *Lactuca sativa*-Blatt. Die eine Hälfte schnitt ich ab und brachte sie unter eine feuchte Glasglocke, wo nach dem 1., 2. und 3. Tage Messungen ausgeführt wurden. Vorher hatte ich die Mittelwerte der Konidien auf beiden Blatthälften berechnet, die praktisch identisch waren. Parallel den Messungen des Konidienmaterials unter der Glasglocke gingen die Messungen, ausgeführt an Sporen der im Freien gebliebenen Hälfte des Salatblattes. Sämtliche Mittelwerte dieser Art, auch der 8 Tage nach der Einleitung des Versuches berechnete, waren fast identisch. Sie schwankten zwischen $18\ \mu$ und $18,5\ \mu$ in der Länge, $16\ \mu$ und $16,5\ \mu$ in der Breite. Die gefundenen Feuchtigkeitswerte stiegen dagegen in der Länge am 1., 2. und 3. Tage auf $20,3\ \mu$, $22,0\ \mu$ und $21,5\ \mu$; die entsprechenden Werte für die Breite waren $17,4\ \mu$, $17,6\ \mu$ und $17,8\ \mu$.

Es muß nun noch mit einigen Worten der Formen gedacht werden, die Konidiengrößen aufwiesen, welche weit über die erwähnten gefundenen Feuchtigkeitswerte hinaus gingen. So wurden im Freien infizierte *Lactuca sativa*-Blätter gesammelt,

deren Konidien einen Längenmittelwert von 24,7 μ ergaben. An früher ebenfalls im Freien gesammelten Sporen zeigte sich ein Mittelwert der Länge von 18,8 μ . Die Abweichung beträgt also 5,9 μ . In einer Versuchsreihe ergab *Centaurea macrocephala* einen Unterschied in dem Längenmittelwert gegenüber einem früheren Werte von 6,1 μ . Die in extremer Feuchtigkeit gebildeten Sporen von *Picris hieracioides* unterscheiden sich von den im Freien gebildeten um 9,3 μ . Wenn wir bedenken, daß solche Formen nicht immer entstehen, trotzdem im Experimente möglichst dieselben Bedingungen herrschten, so kommen wir zum Schlusse, daß noch andere Faktoren bei der Bestimmung der Sporengrößenverhältnisse mitwirken müssen, über die aber einstweilen nur Vermutungen ausgesprochen werden können. Nach den Umständen zu schließen, unter denen die Sporen der genannten Lactuca-Blätter gebildet wurden, wäre daran zu denken, daß in diesem Falle zur hohen Feuchtigkeit noch ein Temperaturoptimum hinzugekommen wäre und diese beiden Faktoren zusammen die extremen Formen gebildet hätten.

Es bleibt noch die Frage zu erwähnen, in welcher Weise die Feuchtigkeit auf den Pilz einwirkt, ob direkt oder indirekt, indem zuerst der Wirt beeinflusst wird und dann nachher dieser seinen Einfluß auf den Pilz geltend macht. Einige Beobachtungen, die wir im Verlaufe der Untersuchungen machen konnten, scheinen letztere Annahme wahrscheinlicher zu machen.

b. Hat der Wirt einen Einfluß auf die Sporengröße der Parasiten?

Da bei den hochspezialisierten Parasiten Wirtswahl und Speziesbegriff eng miteinander verknüpft sind, so ist schon längst die Frage aufgeworfen worden, ob der Wirt einen entscheidenden Einfluß auf Bildung und Umgrenzung neuer Arten ausüben könnte. Einen wichtigen Beitrag liefern Johnson und Freemann (9) in ihrer Arbeit über Getreideroste Nordamerikas. Hier wird unter anderem der Einfluß des Wirtes auf den Parasiten in morphologischer Hinsicht gezeigt. Bei Ueberzüchtung von *Puccinia graminis tritici* von Weizen auf Gerste und *Puccinia graminis hordei* von Gerste auf Weizen wurde gefunden, daß eine morphologische Differenz existiere zwischen den Uredo-

sporen des Stammrostes von Gerste und demjenigen von Weizen, und zwar nahm ersterer um 2,61 μ in der Länge zu und letzterer verlor 2,32 μ . Einen bedeutend weitergehenden Wirtseinfluß, der sich auch in der Ausbildung der Peridienzelle äußert, glauben Dodge (3) und Long (13) bei einigen andern Uredineen gefunden zu haben; doch bemerkt Ed. Fischer (4) mit Recht, daß diesen Angaben Versuchsfehler zu Grunde liegen dürften.

Es soll hier noch einmal auf die Tatsache aufmerksam gemacht werden, daß die in der ersten Tabelle zusammengestellten Konidienmaße gleicher biologischer Arten auf verschiedenen Wirten verschiedene Werte aufweisen. Es lag dabei die Frage nahe, ob die Wirtspflanzen einen formverändernden Einfluß auf die Sporen von *Bremia* ausüben können. Dies konnte nun an einigen Beispielen mit Sicherheit festgestellt werden.

1. Versuch:

Am 22. Juni 1917 wurde eine Versuchsreihe eingeleitet mit Konidienmaterial auf *Cirsium oleraceum*; es stammte aus einer Sumpfwiese oberhalb Muri (Bern). Die infizierten Versuchspflanzen blieben 3 Tage unter einer feuchten Glasglocke. Die erste Infektion zeigte sich am 1. Juli. Die sehr stark befallenen Blätter von *Cirsium arvense*, *C. acaule*, *C. canum* wurden am 18. Juli abgeschnitten und ins Herbarium gelegt. Das üppige Auftreten des Pilzes läßt vermuten, daß in den Versuchshäuschen günstige Bedingungen herrschten. Die Infektion der drei Spezies geschah zur selben Zeit; die Versuchspflanzen kamen zur selben Stunde ins Versuchshaus; daselbst standen sie während der gleichen Zeit nebeneinander. Die äußeren Bedingungen waren also absolut dieselben; auch das Alter der Sämlinge war dasselbe, da sie am selben Tage ausgesät wurden. Um allfällige persönliche Einflüsse beim Messen auszuschalten, wurden je 1000 Sporen rasch aufeinander gemessen. Die Messungen ergaben folgende Mittelwerte:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|-----------------------------|------------------|-------------------|
| <i>Cirsium acaule</i> . . . | 17,2 μ | 14,0 μ |
| - <i>arvense</i> . . . | 17,7 - | 15,2 - |
| - <i>canum</i> . . . | 14,8 - | 16,8 - |

Der Unterschied zwischen den gemessenen Längenmittelwerten beträgt $2,9 \mu$, zwischen den Breitenmittelwerten $2,4 \mu$. (Die Unterschiede in Variationskurven sind für dieses und die folgenden Beispiele gemeinsam weiter unten dargestellt.)

Das ursprüngliche Sporenmateriale auf *Cirsium oleraceum* ergab die Werte von $15,6 \mu$ in der Länge und $13,8 \mu$ in der Breite. Die Konidien auf den übrigen *Cirsium*-Spezies haben ihre Gipfel auch in dieser Höhe. Der Unterschied von $2,9 \mu$ der Längenmittelwerte von *Cirsium arvense* und *C. canum* und von $2,4 \mu$ der Breitenmittelwerte ist also dem Wirtseinfluß zuzuschreiben.

Um die äußern Bedingungen möglichst einfach und gleich zu halten (was bei diesen Untersuchungen von fundamentaler Bedeutung ist), wurden die Experimente unter Glasglocken ausgeführt; dabei ist aber der Umstand zu betonen, daß unter längerem Glockenaufenthalt die Pflanzen verschieden stark widerstandsfähig sind und dementsprechend vielleicht den Pilz verschieden beeinflussen könnten. Diese Fehlerquelle kann durch öftere Wiederholung der Versuche mehr oder weniger vermieden werden.

2. Versuch:

Konidien von *Crepis virens* wurden auf *Crepis virens* und *Cr. blattarioides* gebracht. Die Versuchspflanzen waren gleichen Alters und im selben Topfe beisammen, um die äußeren Bedingungen für beide Spezies absolut gleich zu gestalten. Das Meßresultat war folgendes:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|----------------------------------|------------------|-------------------|
| <i>Crepis virens</i> | $17,9 \mu$ | $14,1 \mu$ |
| - <i>blattarioides</i> | $24,8 -$ | $15,6 -$ |

Es wäre nun aber immer noch der Einwand möglich, daß auf *Crepis virens* 2 Spezies von *Bremia* existieren; die eine mit kleinen Konidien, die ausschließlich auf *C. virens* spezialisiert wäre und eine großsporige, die auch auf *C. blattarioides* übergeht. Es wurde daher das auf *Crepis virens* gewonnene Infektionsmateriale für eine Rückinfektion auf die beiden Spezies verwendet. Das Meßresultat ergab folgende Werte:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|----------------------------------|------------------|-------------------|
| <i>Crepis virens</i> | $17,3 \mu$ | $13,7 \mu$ |
| - <i>blattarioides</i> | $21,7 -$ | $14,5 -$ |

Der Unterschied der Längenmittelwerte ist auch hier beträchtlich, nämlich 4,3 μ .

Die beiden Versuche wurden zweimal wiederholt, und es ergaben sich zuletzt folgende Mittelwerte von Mittelwerten:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|---------------------------|------------------|-------------------|
| Crepis virens | 17,7 μ | 13,9 μ |
| - blattarioides | 22,6 - | 14,9 - |

Mithin ist gezeigt, daß die beiden Formen von *Bremia* identisch sind und daß der gefundene Unterschied auf Wirtseinfluß zurückzuführen ist. Die übrigen Spezies, die in die Reihe einbezogen wurden, ergaben folgendes Resultat:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|---------------------------|------------------|-------------------|
| Crepis sibirica | 19,3 μ | 13,5 μ |
| - vesicaria | 20,0 - | 14,4 - |
| - aurea | 19,5 - | 12,7 - |
| - tectorum | 17,1 - | 12,3 - |

3. Versuch:

Aehnliche Versuchsreihen wurden mit *Centaureaspezies* eingeleitet; das Infektionsmaterial stammte von *Cent. Jacea*. Die Mittelwerte schwankten jedoch innerhalb enger Grenzen. Ein abweichender Fall sei erwähnt, zu dessen Erklärung allerdings, wie früher schon betont wurde, der Wirtseinfluß nicht genügt. Es folgen die Meßresultate:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|-------------------------------|------------------|-------------------|
| <i>Centaurea macrocephala</i> | 24,4 μ | 18,2 μ |
| - nigricans | 21,6 - | 16,5 - |
| - Rapontica | 18,6 - | 16,1 - |
| - phrygia | 18,7 - | 16,0 - |
| - melitensis | 18,8 - | 15,0 - |

Es muß erwähnt werden, daß *C. macrocephala* in einer Parallelreihe unter der Glasglocke einen Längenmittelwert von 18,3 μ hatte.

4. Versuch:

Konidienmaterial auf *Hieracium aurantiacum* wurde wiederum auf *H. aurantiacum* gebracht, ebenso auf *H. pilosella*, *H. boreale*, *H. calendulifolium* und *H. albidum*. Die Versuchsanordnungen

geschahen, wie überall, ähnlich wie sie im ersten Versuch beschrieben wurden. Die Untersuchungen ergaben folgende Konidienmaße:

| Konidien auf | Längenmittelwert | Breitenmittelwert |
|-------------------------|------------------|-------------------|
| Hieracium aurantiacum . | 19,9 μ | 16,6 μ |
| - Pilosella . . | 19,2 - | 16,8 - |
| - boreale . . | 23,0 - | 19,2 - |
| - calendulifolium | 22,7 - | 18,9 - |
| - albidum . . | 22,5 - | 18,8 - |
| - praecox . . | 21,7 - | 19,2 - |

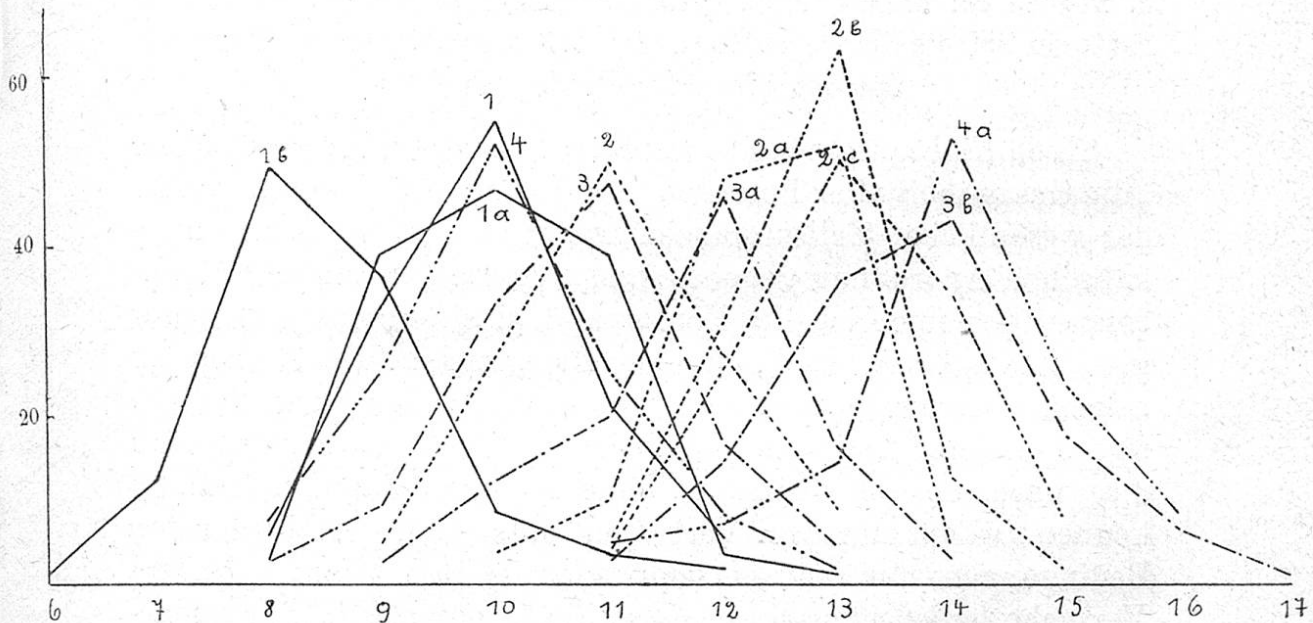


Fig. 1. Variationskurven, den Einfluss des Wirtes zeigend.

Konidien auf: *Cirsium acaule* (1), *C. arvense* (1a), *C. canum* (1b); *Hieracium Pilosella* (2), *H. praecox* (2a), *H. albidum* (2b), *H. boreale* (2c); *Centaurea Jacea* (3) *C. nigricans* (3a), *C. macrocephala* (3b); *Crepis virens* (4), *Cr. blattarioides* (4a)

Es sind nur die Längenwerte dargestellt. Auf der Abszisse sind die Konidienmaße in Teilstrichen des Meßokulars abgetragen; um den wirklichen Wert zu bekommen, müßten die einzelnen Zahlen mit dem Multiplikator 1,75 multipliziert werden. Die Ordinaten geben die Zahl der gemessenen Sporen an.

Der Wirtseinfluß dürfte hier durchschnittlich 3,5 μ in der Länge und 2,2 μ in der Breite ausmachen.

Die Versuche, die allerdings wenig zahlreich sind, zeigen aber doch deutlich, daß ein und dieselbe biologische Art von *Bremia*, bei vollkommen gleichen äußeren Bedingungen, auf verschiedenen Wirten verschieden große Konidien bildet. Der

Wirt hat also einen formverändernden Einfluß auf die Sporen, was aus den Variationskurven (S. 47) gut ersichtlich ist.

Innerhalb ein und derselben biologischen Art schwankt somit die Größe der Konidien je nach den Kulturbedingungen und je nach dem Wirt. Daraus geht aber ohne weiteres die Frage hervor, ob es dann noch möglich ist, innerhalb *Bremia*, gestützt auf die Konidiengrößen, kleine, morphologisch differente Arten zu unterscheiden. Diese Frage soll im folgenden Abschnitte untersucht werden.

3. Können bei *Bremia*, unter Berücksichtigung der Einwirkung äußerer Faktoren auf die Konidienbildung, dennoch kleine Arten auf Grund der Sporengröße unterschieden werden?

Nach Klebs (12) umfaßt der Begriff der spezifischen Struktur „die Gesamtheit aller Potenzen, die durch die Molekularstruktur der wesentlichen Zellsubstanzen in der uns unbekanntem physikalischen Anordnung gegeben sind. . . . Das wesentliche Kennzeichen derselben ist ihre Konstanz, d. h. die Eigenschaft, unter gleichen äußeren Bedingungen die gleichen Reaktionen zu zeigen, während eine andere Spezies unter denselben Bedingungen andere Reaktionen aufweist.“ Bei *Bremia* wird man also nach unsern Versuchen eine Art erst dann vollständig kennen, wenn man ihr Verhalten unter den verschiedensten Bedingungen und auf verschiedenen Wirten kennt. Unsere Versuche haben nun gezeigt, daß diese potentielle Variationsbreite auch innerhalb der biologischen Arten größer ist, als man bisher annahm. Fand man zwischen zwei biologisch differenten Parasiten kleine morphologische Unterschiede, so hielt man sie für Artunterschiede. Das braucht nun aber nach unseren Erfahrungen nicht absolut der Fall zu sein. Vielmehr können zwei biologische Arten erst dann als morphologisch verschieden gelten, wenn sich die Unterschiede unter den verschiedensten Kulturbedingungen und auf allen Wirten konstant erhalten. Sind die zu untersuchenden biologischen Arten nicht multivor, so fällt die zweite Bedingung weg. Dies trifft z. B. in den Untersuchungen Gäumanns bei *Peronospora parasitica* zu, deren einzelne biologische Arten offenbar nur einzelne Spezies oder ganz kleine Kreise von Wirten bewohnen. In diesen Fällen fällt also der Wirtseinfluß weg. Morphologische

Verschiedenheit zweier Pilze auf verschiedenen Wirten beweist also nach dem Gesagten noch nicht, daß es verschiedene Arten sind; das Experiment allein entscheidet die Frage.

Sehen wir nun zu, ob bei *Bremia Lactucae* die verschiedenen biologischen Arten, unter Berücksichtigung der durch Feuchtigkeit und Wirt bedingten Schwankungen, sich dennoch konstante Unterschiede erkennen lassen. In der folgenden Tabelle sind die Konidienmaße von *Bremia* auf den verschiedenen Wirten zusammengestellt unter Berücksichtigung der bisher von uns nachgewiesenen potentiellen Variationsbreite jeder biologischen Art. Dabei sind alle die für mich erreichbar gewesenen Spezies auf die Verhältnisse, wie sie im Freien herrschten und die, welche durch Feuchtigkeitseinfluß bedingt sind, untersucht worden; ebenso wurde der Einfluß des Wirtes mitberücksichtigt. Die Zahlen in der Tabelle stellen also Mittelwerte von Mittelwerten dar. So wurden also z. B. bei der Gattung *Cirsium* 14 verschiedene Spezies auf ihre Konidien untersucht, indem zuerst ein Mittelwert von dem im Freien gefundenen Sporenmateriale berechnet wurde, dann ebenso von allen 14 ein solcher von den Konidien, die 24 Stunden unter einer feuchten Glasglocke waren; ferner wurden soweit möglich die Sporen gemessen,

| Wirt | Länge μ | Breite μ | Variationsweite der Längen- mittelwerte in μ | Differenz derselben in μ | Variationsweite der Breiten- mittelwerte in μ | Differenz derselben in μ | Anzahl der berück- sichtigten Wirte |
|-----------------------|-------------|--------------|---|---------------------------------|--|---------------------------------|--|
| 1. <i>Cirsium</i> . | 16,4 | 13,3 | 14,8—20,3 | 5,5 | 12,2—15,2 | 3,0 | 14 |
| 2. <i>Senecio</i> . | 18,2 | 15,5 | 17,0—19,2 | 2,2 | 14,2—16,5 | 2,3 | 5 |
| 3. <i>Centaurea</i> | 19,7 | 16,2 | 18,3—24,4 | 6,1 | 14,7—18,2 | 3,5 | 9 |
| 4. <i>Crepis</i> . | 19,1 | 14,1 | 17,1—24,5 | 7,4 | 12,3—18,2 | 5,9 | 7 |
| 5. <i>Hieracium</i> | 20,1 | 17,1 | 17,7—22,7 | 5,0 | 15,6—19,2 | 3,6 | 11 |
| 6. <i>Sonchus</i> . | 21,0 | 19,0 | 19,7—23,4 | 3,7 | 17,9—21,5 | 3,6 | 3 |
| 7. <i>Lactuca</i> . | 21,2 | 17,6 | 18,8—24,7 | 5,9 | 16,4—19,7 | 3,3 | 1 |
| 8. <i>Taraxacum</i> . | 21,7 | 17,1 | 20,6—23,1 | 2,5 | 17,0—17,3 | 0,3 | 1 |
| 9. <i>Lampsana</i> | 22,1 | 15,5 | 21,4—23,0 | 1,6 | 15,0—16,5 | 1,5 | 1 |
| 10. <i>Picris</i> . | 22,7 | 17,7 | 18,6—27,9 | 9,3 | 16,2—22,2 | 6,0 | 1 |

die zwei, und, wenn nötig und möglich, drei Tage unter der Glasglocke gewesen waren. Zeigte sich bei einem zweitägigen Glockenaufenthalte keine große Veränderung der Werte, so unterließen wir weitere Messungen. Die unter sich verschiedenen so gefundenen Mittelwerte wurden addiert und das arithmetische Mittel daraus gezogen. In dieser Weise wurde mit allen Konidien der 14 Spezies verfahren, zuletzt alle 14 gefundenen arithmetischen Mittel nochmals zusammengezählt und ein neuer Mittelwert berechnet, der für alle Konidien der untersuchten Spezies maßgebend ist und sich in der 1. Kolonne der Tabelle befindet. In der gleichen Weise wurde zur Berechnung der Breitenmittelwerte verfahren. In der 3. Kolonne finden sich die kleinsten und größten Mittelwerte, deren Bestimmung wir oben beschrieben haben. Auf diese Art bekommen wir für alle biologischen Arten Werte, die miteinander verglichen werden und zur Umgrenzung der Arten dienen können, weil sie auf dieselbe Weise berechnet worden sind. Die 4. und 6. Kolonne gibt uns die Grenzen an, innerhalb welcher die Mittelwerte von Bremiakonidien auf den verschiedenen Spezies einer Gattung variieren können, mit andern Worten, die potentielle Variationsbreite der biologisch differenten Art.

Die Tabelle zeigt uns, daß trotz Wirts- und Feuchtigkeits-einfluß dennoch kleine morphologische Unterschiede zwischen den verschiedenen biologischen Arten existieren. Differieren sie nur wenig in den Längen- oder Breitenmittelwerten, so ist doch der Unterschied in den entsprechenden Variationsweiten umso beträchtlicher. Trotz der gleitenden Unterschiede dieser 10 Formen lassen sich einige charakteristische Typen herauschälen:

- 1) Ein kleinsporiger Typus, zwischen oval und länglich-elliptisch. Hieher gehören die Formen auf *Cirsium* und *Senecio* und wahrscheinlich auch die auf *Carduus*; doch haben spätere Experimente definitiv darüber zu entscheiden.
- 2) Ein mittlerer Typus mit länglich elliptischen Formen; dazu sind die Formen auf *Crepis* und *Centaurea* zu rechnen.
- 3) Konidien mittlerer Größe von mehr oder weniger stumpf-elliptischer Form; dazu zählen die Konidien auf *Hieracium*.

- 4) Ein großsporiger Typus mit länglich- bis flachelliptischen Konidien; er findet sich auf *Lactuca*, *Picris*, *Lapsana*, *Taraxacum*.
- 5) Ein großsporiger Typus mit rundlichen Konidien auf *Sonchus*.

Um ein anschauliches Bild der Sporengröße der verschiedenen Wirte zu bekommen, haben wir Längen- und Breitenmittelwerte für die Konstruktion einer Durchschnittskonidie kombiniert. Die Achsenwerte dieser Ellipsen finden sich in der Tabelle. Die Konstruktion setzt nun voraus, daß jede Spore eine Ellipse als größten Flächenschnitt habe, was in Wirklichkeit aber nicht immer der Fall ist, sondern häufig wird eben derselbe eiförmig sein. (Fig. 2, S. 52.)

Die punktierten Ellipsen zeigen die kleinste und größte Durchschnittskonidie an, die auf Grund der Messungen der Sporen auf den verschiedenen Wirtspflanzen konstruiert wurden.

Wenn man sich fragt, ob obige Werte eine Beziehung zu den verschiedenen Gruppen der Kompositen aufweisen, so ist im allgemeinen zu sagen, daß die Ligulifloren größere Konidien aufweisen als die Tubulifloren; die Längenmittelwerte der ersteren sind im Mittel um 3 μ größer als die der letzteren:

| | | | |
|---|------------|---|-----------|
| Mittelwert der Längenmittelwerte der Liguliflorae | 21,1 μ | } | 3 μ |
| - - - - - Tubuliflorae | 18,1 - | | |
| - - - - - Breitenmittelwerte der Liguliflorae | 16,8 - | } | 1,8 μ |
| - - - - - Tubuliflorae | 15,0 - | | |

Es wurden ungefähr gleich viele Wirtspflanzen der beiden Unterfamilien berücksichtigt, nämlich 28 Spezies der Tubuliflorae und 25 der Liguliflorae. Es ist ein aussichtsloser Versuch, die Parallelisierung der morphologischen Merkmale mit der systematischen Stellung der Wirte auf Tribus, Gattungen und Sektionen auszudehnen. Solches hatte Probst (17) bei den Hieracien bewohnenden Puccinien gefunden; hier sucht der Pilz seine Wirte nach der systematischen Verwandtschaft aus, indem nie eine Form von den Piloselloiden auf die Euhieracien übergeht. In voller Uebereinstimmung ist auch das morphologische Verhalten. Der Pilz unterscheidet sich bei den beiden Untergattungen in der Lage des Keimporus.

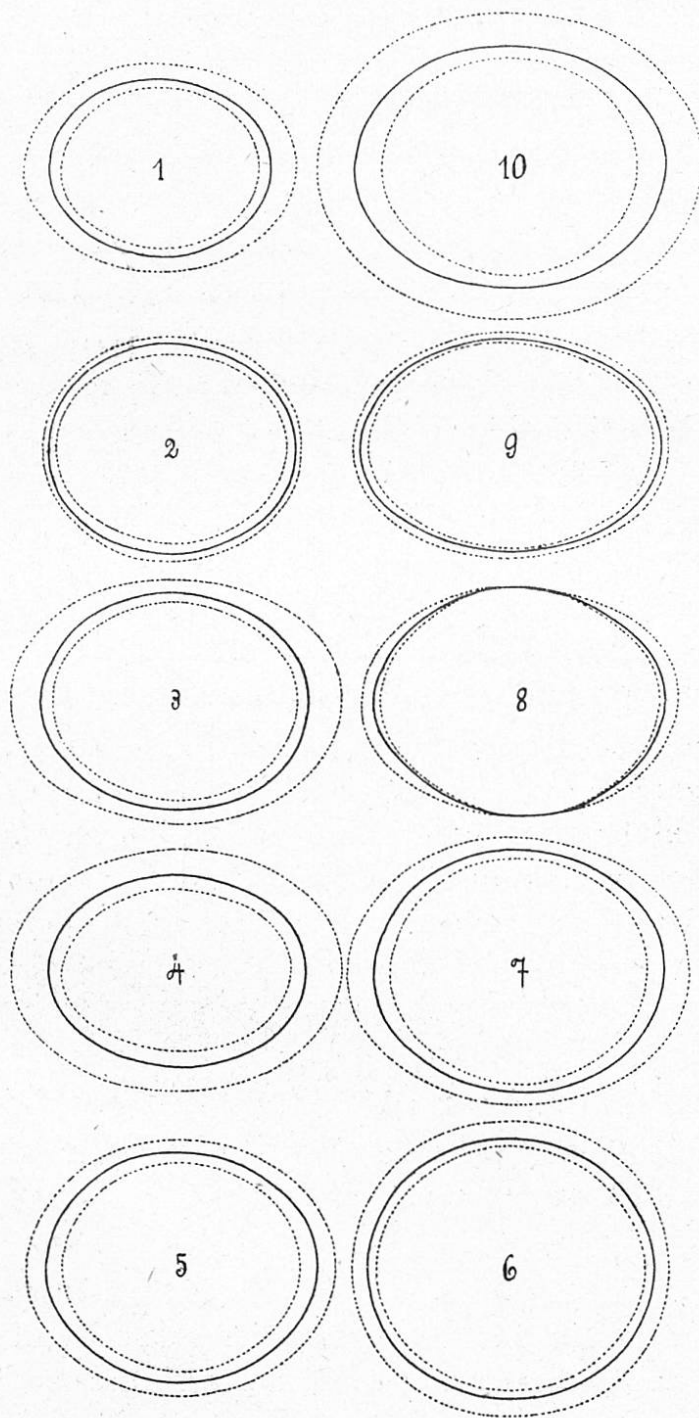


Fig. 2. Durchschnittsellipsen, die potentielle Variationsweite der verschiedenen biologischen Arten von *Bremia Lactucae* zeigend.

Die mittlere Ellipse ist jeweils der Ausdruck aller gefundenen Mittelwerte; die punktierten Ellipsen geben den kleinsten resp. den größten gefundenen Mittelwert wieder. Die Nummern beziehen sich auf die Wirtspflanzen der letzten Tabelle.

B. Die Konidienträger.

1. Untersuchungen an Herbarmaterial.

Gäumann fand bei den zahlreichen *formae speciales* der *Peronospora parasitica* sieben ausgeprägte Typen von Konidienträgern und zwar auf Grund der Gabelform der letzten Verzweigungen. Wartenweiler (23) kommt bei der Gattung *Plasmopara* zu ähnlichen Resultaten; so weist *Pl. pygmaea* in der Länge der Endverzweigungen und in der Art der Konidienabbruchstellen eine große Formenfülle auf; *Pl. densa* zeigt alle Uebergänge zwischen monopodialer und dichotomer Verzweigung der Träger.

Für den Vergleich der Konidienträger bei *Bremia* können nur die letzten Gabeläste, die am Ende zu einer paukenförmigen oder verkehrt-kegelförmigen Anschwellung auswachsen, in Betracht kommen. Die Sterigmen können, entgegen den Literaturangaben, auch an den äußern und innern Wänden der Verdickung sitzen, sodaß das Ganze morgensternartige Form bekommt. Oft ist auch in der Mitte eine trichterförmige Vertiefung zu beobachten. Diese Variationen kommen aber mehr oder weniger bei allen Formen vor. Ebenso verhält es sich mit Form und Größe der Sterigmen. Man könnte glauben, daß großen Konidien auch große Sterigmen entsprechen würden. Dies ist aber nicht der Fall; bei den kleinsporigen Formen auf *Cirsium* und *Senecio* trifft man sehr oft starke, massiv gebaute Händchen mit langen Fingerchen; umgekehrt bei den großsporigen *formae speciales* auf *Sonchus*, *Lampsana*, *Picris* usw. solche von schwächlichem Bau, mit kleinen Stämmchen. Auch stünden der Messung der Sterigmen sehr große Schwierigkeiten entgegen; denn die einen gehen unten in breiter Basis in die paukenförmige Verdickung über, andere heben sich deutlich vom Rande ab; das Ansetzen der Meßskala müßte also mit einiger Willkürlichkeit geschehen. Auch die Form der Konidienabbruchstelle kann auf demselben Wirt sehr variieren, indem sie konvex oder eben, spitzig oder röhrig, also offen sein kann. Wenn Jaczewski bemerkte, daß alle Formen von *Bremia* in ihren Merkmalen übereinstimmen, eine Aufteilung in Unterarten also nicht möglich sei, so gilt dies sicherlich für die Konidienträger.

2. Einfluß äußerer Faktoren auf die Konidienträger.

a. Einfluß der Feuchtigkeit.

Die Konidienträger, die man im Freien sammelt, variieren in ihrer Größe zwischen 200 bis 500 μ ; werden sie aber unter einer feuchten Glasglocke gebildet, so sind Bäumchen



Fig. 3. Konidienträger von *Bremia Lactucae* Regel auf *Lactuca Scariola*.

Die Entwicklung des Pilzes geschah unter einer mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleideten Glasglocke; die Figur zeigt die Reduktion der Endverdickungen; links daneben sind solche dargestellt, die im Freien gebildet wurden; es ist ein typisches Köpfchen mit vielen Sterigmen vorhanden.

von 500 bis 900 μ keine Seltenheit. Mangin (14) konstatierte schon, daß die Konidienträger der Peronosporaceen in ihrer Form nicht konstant seien und zieht daraus den Schluß, „que la spécification établie sur la différence des organes de fructification n'offre pas toujours un critérium suffisant“ (p. 95). Jaczewski betont ausdrücklich die Veränderlichkeit der Aesterverzweigung und die Abhängigkeit der Gabelkrümmungen vom Lichte. Gäumann fand ebenfalls in der Feuchtigkeit einen Grund für die Steigerung der Konidienträgergröße. Doch scheinen diese Milieubedingungen keinen Einfluß auf die Form der Endgabeln von *Peronosporaparasitica* zu haben.

Die Versuche, die wir an *Bremia* auf *Lactuca sativa*, *L. sat. var. capitata*, *L. Scariola*, *L. virosa*, *Taraxacum*, *Cirsium*, *Crepis* und *Lampsana* anstellten, zeigten, daß die Feuchtigkeit die händchenförmigen Anschwellungen unterdrücken und die Sterigmen in ihrer Zahl stark zu reduzieren vermag. Dies

trifft namentlich für die Träger auf den erstgenannten Wirtsgattungen zu. Wenn Istvanffi (10) in der Zusammenfassung seiner Resultate über *Plasmopara viticola* den Satz aufstellen kann: „Die Beschleunigung durch konstante Regen erniedrigt die Zahl der Konidien proportional“, so ist diese Tatsache eine direkte Bestätigung für die Untersuchungen an *Bremia*. Im folgenden mögen einige Abbildungen diese Unterschiede illustrieren. (Fig. 3, S. 54.)

Die Abbildung zeigt uns, daß die händchenförmigen Anschwellungen, die als konstantes Merkmal für *Bremia* gelten, sehr variabel sein können. Der Habitus des obigen Konidienträgers ist sehr ähnlich mit demjenigen der *Peronospora*; dies ist für die Abgrenzung der beiden Gattungen gegeneinander von gewissem Interesse. (De Bary vereinigte die Gattung *Bremia* mit *Peronospora*, in welcher Stellung sie die besondere Section der *Acroblastae* bildete).

Die Feuchtigkeit bestimmt bei *Bremia* ferner die Art und Weise des Austretens der Träger aus den Stomata. Sind solche blattober- und unterseits vorhanden, so tritt der Pilzrasen auf beiden Seiten im Verhältnis der Zahl der Spaltenöffnungen auf. In gleicher Weise ist das Hervorbrechen des Trägers zu zweien oder zu dreien aus einer Spaltenöffnung in gesättigter Atmosphäre keine Seltenheit, während sie normalerweise einzeln hervorkommen. Ziemlich häufig trifft man auch abnormale Bildungen, wie das Hervorquellen eines ganzen Myzeliumknäuels, dessen Schläuche in einer Entfernung von 50 bis 100 μ von dem Stoma liegend, normale Endverdickungen tragen und keine Verzweigungen aufweisen.

b. Einfluß des Wirtes.

Bei den Untersuchungen über den Einfluß des Wirtes auf die Konidienträger hat sich kein greifbarer Unterschied feststellen lassen. Dies kann nicht überraschen, nachdem wir oben gesehen haben, daß der Formenreichtum der Endverzweigungen auf den verschiedenen Wirtspflanzen mehr oder weniger derselbe ist. Für *Plasmopara nivea* gibt Mangin (14) ganz bedeutende Unterschiede an, je nachdem sie auf „*Angélique*“ oder auf „*Cerfeuil*“ vorkommt. Nach ihm zu schließen sind die beiden Formen auf genannten Wirtspflanzen nicht spezialisiert; denn er will *Pl. nivea* von *Angelica silvestris* auf

Chaerifolium übergebracht haben. In diesem Falle wären die auffallenden Unterschiede, die sich auf Größe und Verzweigung der Konidienträger erstrecken, dem Einfluß des Wirtes zuzuschreiben. Da wir aber über die näheren Umstände, unter denen die Infektion ausgeführt wurde, von Mangin nicht orientiert werden, so läßt sich aus diesen Angaben kein endgültiger Schluß ziehen. Wartenweiler*, der sich intensiver mit diesen und ähnlichen Infektionen befaßte und deren Resultate trotz der mannigfachsten Verfahren bis jetzt negativ ausfielen, verhält sich obigen Ausführungen Mangins gegenüber sehr zurückhaltend.

Hier möchte ich noch eine Form auf *Tragopogon pratensis* erwähnen, die eine ausgesprochene Zwischenstellung zwischen den Gattungen *Plasmopara* und *Bremia* einnimmt. Sie hat sehr große Ähnlichkeit mit *Plasmopara Halstedii* Farl. (*Rhysotheca Halstedii* Farl. nach G. W. Wilson). Während diese aber durch zahlreiche 2 — 4fach fiederige, horizontal abstehende Seitenäste, die nach oben kürzer werden, charakterisiert wird, ist der Pilz auf *Tragopogon* in dieser Beziehung abweichend. Was ihn aber *Bremia* näher bringt, sind die paukenförmigen Anschwellungen mit den mehr oder weniger zahlreichen Sterigmen, wie man sie nur in der genannten Gattung trifft; ferner haben die Konidien, die sehr groß sind (der Längensmittelwert von 100 Messungen beträgt 30,1 μ , der Breitenmittelwert 27,2 μ) einen gut sichtbaren Keimporus und ein Sterigmenanhängsel, was die Form von *Plasmopara Halstedii* ausdrücklich unterscheidet. Wohin der Pilz definitiv zu stellen ist, müssen spätere Untersuchungen zeigen; namentlich wird die Keimung einen wichtigen Aufschluß bringen können.

C. Die Oosporen.

Die Oosporen von *Bremia* sind nur spärlich zu finden. De Bary gibt sie nur auf *Senecio vulgaris* an. Wie aus dem experimentellen Teil zu ersehen ist, sind solche auf *Lactuca sativa* und *L. Scariola* unter einer feuchten Glasglocke gebildet worden und zwar ohne vorherige Konidienträgerbildung. Die Dauersporen sind klein, kugelig, ausnahmsweise länglich-

* Nach einer, in den *Annales Mycologici* bald erscheinenden Arbeit.

elliptisch (der Quotient Lg. : Br. kann manchmal den Wert 1,25 annehmen). Die Variationsbreite derselben schwankt zwischen 21 μ bis 39 μ ; die meisten Durchmesser liegen aber zwischen 27 μ und 30 μ . Die bisher auf Oosporen untersuchten Wirte ergaben aber eine auffällige Konstanz in bezug auf die Größenverhältnisse. Die Oogonien sind variabler in der Form. Auf demselben Blatte trifft man die verschiedensten Werte.

Es dürften sich daher, soweit die Beobachtungen reichen, bei den Oosporen und Oogonien keine Unterschiede zwischen den biologisch verschiedenen Formen von *Bremia Lactucae* ergeben.

Résumé.

Die Formen von *Bremia Lactucae* sind auf den verschiedenen Wirtspflanzen spezialisiert. Das Konidienmaterial eines Wirtes infiziert nur wieder denselben Wirt oder Spezies derselben Gattung; ein Uebergang auf Arten eines andern Genus ergab sich in keinem Falle.

Die variationsstatistischen Untersuchungen der Sporen der verschiedenen Wirtspflanzen zeigten eine gleitende Anordnung der Mittelwerte. Aus der Zusammenstellung derselben ergab sich die Tatsache, daß die Konidienmittelwerte ein und derselben biologischen Art an sehr verschiedenen Stellen der Tabelle stehen können. Daraus ließ sich der Schluß ziehen, daß die gefundenen Größenunterschiede in den Sporenmaßen nicht unbedingt morphologische Speziesmerkmale sein müssen, sondern daß dieselben auf andere Faktoren zurückzuführen sind. In erster Linie fallen in Betracht: Feuchtigkeit und Wirtseinfluß.

Der Feuchtigkeitseinfluß bewirkt im allgemeinen eine ziemlich bedeutende Verschiebung der Sporenmittelwerte im gleichen Sinne. Diese Erscheinung muß bei der Untersuchung von Herbarienmaterial berücksichtigt werden, da wir nicht immer genau die nähern Umstände wissen, unter denen die Konidien gebildet worden sind. Die hier gefundenen Werte können Modifikationen sein, die ihren Grund in der ungleichen Konstellation der Außenbedingungen haben.

Was den Wirtseinfluß anbelangt, so konnte für einige multivore Formen von *Bremia Lactucae* nachgewiesen werden, daß sie sich in ihren Mittelwerten auf verschiedenen Wirten verschieden verhalten, daß also der Wirt seinen Einfluß auf die Konidiengröße der Parasiten geltend machen kann. Dieser Befund hat auch großes theoretisches Interesse für die Frage der Speziesentstehung; dadurch, daß der Wirt einen formverändernden Einfluß auf den Parasiten ausüben kann, ist die Möglichkeit zur Entstehung neuer, morphologischer Arten gegeben, indem die biologische Spezialisierung entweder der morphologischen Differenzierung vorausgeht oder nachfolgt. Stellt man sich vor, es gelänge für *Bremia* auf *Crepis*- und *Centaurea*-Spezies dieselbe Gewöhnung des Parasiten an bestimmte Wirte, beziehungsweise die Abgewöhnung anderer, wie dies Klebahn (11) für die ursprünglich multivore *Puccinia Smilacearum-Digraphidis* gelungen ist, so würde man auf experimentellem Wege wirkliche kleine Arten im morphologischen Sinne hergestellt haben.

Es geht daraus hervor, daß, wenn sich zwei biologische Formen auch morphologisch verschieden zeigen, wir noch nicht berechtigt sind, sie als verschiedene, wirklich morphologisch differierende Arten aufzufassen. Darüber dürfen wir erst entscheiden, wenn wir das Verhalten des Pilzes auf den verschiedenen Wirten und unter den verschiedensten Kulturbedingungen kennen, d. h. seine potentielle Variationsbreite. Unsere Versuche haben gezeigt, daß sie auch innerhalb der biologischen Arten größer sein kann, als man bisher annahm.

Wir haben nun eine Anzahl biologischer Arten von *Bremia Lactucae* nach obigen Gesichtspunkten untersucht und gefunden, daß trotz Wirts- und Feuchtigkeitseinfluß kleine morphologische Arten unterschieden werden können.

Wenn wir das Entsprechende bei den Konidienträgern suchen, so finden wir allerdings auch eine große Formenfülle, namentlich in bezug auf die Endverdickungen, an denen die Sporen aufsitzen; doch ist diese nicht auf einzelne Formen beschränkt, sondern ist auf ein und demselben Wirt zu finden, Extreme Feuchtigkeit wirkt in dem Sinne, daß die Sporenproduktion reduziert wird; im selben Maße verschwinden die Sterigmen, die auf den paukenförmigen Endverdickungen inserieren. Die Reduktion kann bei Formen, wie denen auf

Lactuca sativa, *L. virosa*, *L. Scariola*, *Taraxacum* u. a. so weit gehen, daß wir an Stelle der händchenförmigen Anschwellung nur noch 2—3 Sterigmen finden, die sich in ihrer Dicke fast nicht von den letzten Aesten des Trägers unterscheiden. Solch abgeänderte Formen der Konidienträger von *Bremia Lactucae* nähern sich sehr der Gattung *Peronospora*. Umgekehrt kennen wir aber auch einen Pilz auf *Tragopogon*, der in den Endverdickungen der Konidienträger vollständig *Bremia* angehört, was aber die Verzweigung anbetrifft, zur Gattung *Plasmopara*, im speziellen zu *Pl. Halstedii* hin tendiert.

Literaturangaben.

1. DE BARY: Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Annales des sc. nat. Sér. IV, vol. XX, pag. 1—148, 1863.
2. VON BÜREN, G.: Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der Protomycetaceen. Abdruck aus d. Mitteilg. der Naturf. Ges. in Bern aus dem Jahre 1916 (Bern 1917). Sitzungsber. p. XLVII—L.
3. DODGE, B. O.: The effect of the host on the morphology of certain species of *Gymnosporangium*. Bull. Torrey botanical Club 1915, vol. 42, p. 519—542.
4. FISCHER, ED.: Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen. Verhandlg. d. schweiz. Naturf. Ges., 98. Jahresvers. Schuls 1916, p. 15—35.
5. GÄUMANN, E.: Ueber die Formen der *Peronospora parasitica* (Pers.) Fries. Beihefte z. bot. Zentralblatt Bd. XXXV, Abt. 1, 1918. 143 S. 8°.
6. HASLER, ALFR.: Beiträge zur Kenntnis der *Crepis*- und *Centaurea*-Puccinien vom Typus der *Puccinia Hieracii*. Zentralblatt f. Bakteriologie, II. Abtlg., Bd. 48, Nr. 10/15, p. 221—286, 1918.
7. JACKY, E.: Die Kompositen bewohnenden Puccinien vom Typus der *Puccinia Hieracii* und deren Spezialisierung. Zeitschrift f. Pflanzenkrankh., Bd. IX, Heft 4, p. 193 ff., Heft 5, p. 263 ff., Heft 6, p. 330 ff., 1899.
8. JACZEWSKI, A.: Mykologische Flora des europäischen und asiatischen Rußland. Bd. 1, *Peronosporaceen*. Material z. Kenntnis d. Fauna & Flora d. Russ. Reiches, Bot. Abt. H. 4, 1901, p. 1—227 (Russ.).
9. JOHNSON, EDW. C. and FREEMAN, E. M.: The rusts of grains in the United States. U. S. Department of agriculture. Bureau of Plant Industry; Bull. Nr. 216, Washington.
10. ISTVANFFI et PALINKAS: Etudes sur le Mildiou de la Vigne. Ann. d. l'inst. centr. ampél. R. Hongrois; Tome IV, 1913.

11. KLEBAHN, H.: Kulturversuche mit Rostpilzen. XIII. Bericht. Zeitschrift f. Pflanzenkrankh. XVII. Jahrg. 1907, p. 129 ff. (und vorangehende Berichte).
 12. KLEBS, G.: Ueber das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsbericht d. Heidelberg. Ak. d. Wiss., Abtlg. B d. mathem. naturw. Kl., 5. Abhandlung, 1913, p. 1—47.
 13. LONG, W. H.: Influence of the host on the morphological characters of *Puccinia Ellisiana* and *Puccinia Andropogonis*. Journ. of Agric. Research II, 1914, p. 303—319.
 14. MANGIN, L.: Recherches sur les Péronosporées. VIII^e Bull. Soc. d'hist. nat. d'Autun, 1895, p. 94—95.
 15. MARCHAL, E.: De l'immunisation de la laitue contre le meunier. Compt. rend. CXXXV, 1902, p. 1067.
 16. MOLZ, E.: Ueber die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. Bd. 5, 2. Heft, p. 121 bis 244, 1917.
 17. PROBST, RENÉ: Die Spezialisierung der *Puccinia Hieracii*. Zentralbl. f. Bakteriologie, II. Abtlg., XXII. Bd., p. 675—720, 1909.
 18. ROSTOWZEW, S. J.: Beiträge zur Kenntnis der Peronosporen. Flora Bd. 92, p. 405, Taf. XIII, fig. 3, 1903.
 19. RUSH, W. H.: Botanical Gazette, vol. XVI, p. 208, 1891. (Mitteilg. üb. Keimg. v. *Peronospora ganglionif.*)
 20. SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, II. Bd., p. 163 bis 164, 1908.
 21. TUBEUF, C. VON: Ueber das Verhältnis der Kiefern-Peridermien zu *Cronartium*. Naturwiss. Zeitschrift f. Forst- und Landwirtsch. 1917, Heft 7/9, p. 301.
 22. WARTENWEILER, A. 1918. I. Zur Biologie der Gattung *Plasmopara*. Verh. d. schweiz. naturf. Ges., 99. Jahresvers., Zürich 1917, p. 223—224.
 23. WARTENWEILER, A. 1918. II. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Plasmopara*. Annales Mycologici. Vol. XV, p. 495—497.
 24. WILSON, G. W.: Studies in North American Peronosporales II. Contributions from the New York Bot. Garden, No. 95 (From the Bull. of the Torrey bot. Club, vol. 34).
-