

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

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 7 (1933)

Heft: 1

Artikel: Die Erysiphaceen Mitteleuropas : mit besonderer Berücksichtigung der Schweiz

Autor: Blumer, S.

Kapitel: IV: Biologie

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-821065>

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: 06.05.2025

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

tivste Stufe durch die 3 Teilungen im Ascus sicher gegeben ist. Werden weniger als acht Sporen ausgebildet, so muss dies als eine Rückbildung bezeichnet werden. Meine Darstellung hat allerdings den Nachteil, dass ich die Gattungen nicht als eine geschlossene Einheit betrachten kann. Als Ausgangspunkte dienen Gruppen von Arten oder Sektionen.

Die *Sphaerotheca-Podosphaera*-Reihe ist als eine konvergente Reihe zu *Erysiphe-Uncinula* zu betrachten. Nur ist sie bedeutend weniger gegliedert. Im Schema sind die entsprechenden Stufen von *Microsphaera* und *Podosphaera* durch eine punktierte horizontale Linie bezeichnet. *Podosphaera biuncinata* könnte vielleicht als Parallellform zu *Uncinula* (Sektion *Microsphaeroidea*) betrachtet werden.

IV. Biologie

1. Die Keimung der Konidien und Ascosporen.

Die Konidien der Erysiphaceen keimen im allgemeinen leicht. Immerhin kommt es nicht selten vor, dass die Keimung unterbleibt, obschon sich das Material als durchaus infektiösfähig erweist. Nach FOEX (1926) und eigenen Beobachtungen sind nur die Konidien mit deutlichen Vakuolen keimfähig. Sobald die Vakuolen verschwinden und das Plasma Granulierungen aufweist, hört die Keimfähigkeit auf. Werden die Konidien dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, so verlieren sie ihre Keimfähigkeit schon nach 3—4 Stunden. Im diffusen Licht bleiben sie nach FOEX (1923) 24 Stunden keimfähig. Dagegen beobachtete HAMMARLUND (1925) bei trockener Aufbewahrung noch nach 10 Tagen Keimungen.

Für die Keimung ist ein gewisses Mass von Feuchtigkeit unerlässlich. Doch erfolgt die Keimung im Wasser nicht so leicht wie an der Oberfläche eines Wassertropfens. SALMON (1903) stellte fest, dass die Keimschläuche der im Wasser keimenden Konidien rechtwinklig aus dem Wasser hinauswachsen. A. MAURIZIO (1927) erhielt die besten Keimungen auf trockenen Objektträgern in feuchten Kammern. Bei *Microsphaera alphitoides*, *Erysiphe depressa* und *E. Martii* untersuchte ich die Keimung der Konidien in verschiedenen flüssigen Medien: Destilliertes Wasser, Leitungswasser, 2—5 % Rohrzuckerlösung, Bouillon, Traubenzuckerbouillon, sterile Pflanzensäfte und Bierwürze. Es ergaben sich nicht nennenswerte Unterschiede in den Keimungsprozenten und in der Keimungsintensität. In den meisten Fällen war die Keimung im Wasser mindestens so gut, wenn nicht besser als in einem der erwähnten Medien. Eine Ausnahme machte einzig *Erysiphe depressa*, die in einem Fall in 3 % Rohrzuckerlösung auffallend

intensiv keimte und in 2 Tagen zahlreiche Keimschläuche von 150—300 μ Länge gebildet hatte. Auf festen Nährböden, Gelatine, Agar in verschiedenen Zusammensetzungen, Kartoffelscheiben, sterilisierten Blattstücken war die Keimung meistens weniger intensiv.

Das Optimum der *Temperatur* für die Keimung liegt nach RIVERA (1915) zwischen 20 und 25°. Nach VOGLINO (1905) liegt das Maximum bei 35°, das Minimum bei 4°. Bei 0° sterben die Konidien von *Phyllactinia* ab. Als optimale Temperatur betrachtet VOGLINO 18—25°. Nach verschiedenen Angaben scheint eine vorübergehende Abkühlung die Keimkraft der Konidien zu fördern. SALMON (1901) führte Keimungsversuche mit Konidien des Erdbeermehltaus (*Sphaerotheca macularis*) aus und stellte bei gewöhnlicher Temperatur eine sehr schlechte Keimung fest. Legte er aber Blätter mit Infektionsmaterial 12 Stunden aufs Eis, so konnte er an diesen Konidien nachher bei gewöhnlicher Temperatur eine gute Keimung mit kräftigen Keimschläuchen feststellen. Nach SCHAFFNIT (1910) sind Konidien von *Erysiphe graminis*, die 6—8 Stunden auf —17° C abgekühlt waren, noch keimfähig. In der Natur treten die Mehltaupilze besonders im Herbst massenhaft auf. Die gelegentlichen tiefen Nachttemperaturen scheinen ihre Entwicklung nicht zu hemmen.

Über den Einfluss des *Lichtes* auf die Keimung der Konidien hat NEGER (1902) eingehende experimentelle Untersuchungen angestellt. Er fand, dass das Licht die Entstehung von Keimschläuchen begünstigt. Diese entspringen hauptsächlich an der belichteten Seite der Konidien. Junge Keimschläuche wachsen im Lichte schneller als im Dunkeln. In einem gewissen Alter büssen die Keimschläuche den positiven Heliotropismus ein und wachsen vom Lichte weg. Die Orientierung nach dem einfallenden Licht ist übrigens nach NEGER nicht bei allen Arten gleich auffallend. Er unterscheidet Formen, deren Keimschläuche sich gegenüber dem Licht neutral verhalten, solche, die undeutlich nach dem Licht orientiert sind und solche, die deutlich positiv heliotropisch reagieren.

In der gleichen Arbeit hat NEGER die Ausbildung der Keimschläuche bei mehreren Arten eingehend untersucht. Er fand, dass die Keimschläuche zahlreicher Formen bestimmte, konstante Eigentümlichkeiten zeigen, die für die systematische Gliederung verwertet werden können. Bei den meisten Arten entstehen die Keimschläuche an den Schmalseiten der Konidien. Eine Ausnahme bilden in dieser Hinsicht *Phyllactinia*, *Erysiphe graminis* und einige Formen von *Erysiphe galeopsidis* und *E. labiatarum*. Sehr lange Keimschläuche fand NEGER bei *Erysiphe artemisiae*, *E. depressa*, *E. verbasci* und *E. umbelliferarum* auf *Heracleum Sphondylium*. Sehr kurze Keim-

schläuche bilden *Erysiphe galeopsidis* auf *Galeopsis Tetrahit*, *E. labiatarum* auf *Calamintha Acinos*, *E. salviae* auf *Salvia verticillata*. Die Keimschläuche von *Erysiphe umbelliferarum* auf *Heracleum* und *Anthriscus*, sowie von *E. nitida* auf *Ranunculus repens* sind ziemlich reich verzweigt. Diese Formen reagieren auch am deutlichsten auf Kontaktreiz, indem sich ihre Keimschläuche häufig an das Deckglas oder an benachbarte Konidien anheften und dabei deutlich gelappte Appressorien bilden. Die Keimschläuche von *Erysiphe artemisiae*, *E. Martii* (auf verschiedenen Nährpflanzen) und *Phyllactinia suffulta* sind dagegen nur sehr selten verzweigt und reagieren auch weniger deutlich auf Kontaktreiz. Dass sich in den Keimungserscheinungen vieler Formen deutliche und auffällige Verschiedenheiten zeigen, konnte ich in zahlreichen Keimungsversuchen sicher feststellen. Wie weit sich diese Unterschiede zur Charakterisierung morphologischer oder biologischer Arten verwenden lassen, müsste noch nachgeprüft werden. SALMON (1903) betrachtet diese Unterschiede als unbedeutend und nicht konstant.

Schliesslich sollen hier noch die Untersuchungen von HAMMARLUND (1925) kurz erwähnt werden. Er stellte fest, dass die Keimungsenergie der Konidien, d. h. die Geschwindigkeit, mit der die Keimung verläuft, in den ersten 24 Stunden am grössten ist und dann rasch abnimmt. Infektionsversuche zeigten dasselbe Bild auch für die Aggressivität. Von den Konidien, die zwischen 0—12 Stunden gekeimt hatten, riefen 76,2 % eine Infektion hervor, von solchen, die zwischen 12 und 24 Stunden gekeimt hatten, 84,6 %. Konidien, die später keimten, hatten eine bedeutend geringere Aggressivität. Von den Konidien, die zwischen 24 und 36 Stunden keimten, sank der Prozentsatz der Infektionen auf 13,8 %, und von solchen, die erst nach 36—48 Stunden gekeimt hatten, erhielt er nur noch 2,2 % Infektionen. Die Infektionskraft ist also in hohem Masse von der Keimungsenergie abhängig.

Die Keimung der Ascosporen wurde schon von WOLFF (1874) beobachtet. Er stellte fest, dass die Sporen aus den platzenden Asci hinausgeschleudert werden, eine Tatsache, die später auch SALMON (1905) bestätigen konnte. Die Ascosporen keimen nach SALMON (1903) in Preßsäften von schwach saurer Reaktion sofort. Auch in 2 % Rohrzuckerlösung erfolgte die Keimung leicht. Nach vier Tagen sind die septierten Keimschläuche 5—8 mal so lang als die Spore. Nach VOGLINO keimen die Ascosporen bei 10—20° am besten, sterben aber über 35° bald ab. Wie lange die Ascosporen in den Perithezien keimfähig bleiben, ist noch nicht festgestellt. Ich konnte in Perithezienmaterial von *Erysiphe horridula*, das 13 Monate in einem Stoffsäckchen im Freien aufgehängt war, noch zahlreiche Keimungen beobachten. Nach

andern Angaben sind die Ascosporen bis zu zwei Jahren keimfähig.

Die Angaben von ELENA PAUNERO RUIZ (1927) über die Keimung der Ascosporen von *Erysiphe convolvuli* bedürfen wohl noch einer Nachprüfung. Nach diesen Angaben keimen die Ascosporen und bilden nach 48 Stunden zahlreiche Sporidien (esporidios), die sich rasch teilten. Dieser Vorgang war am besten nachweisbar an Material, das in Stoffsäckchen aufbewahrt worden war. Bei Herbarmaterial war die Sporidienbildung weniger auffällig. Diese Angaben erinnern an die Untersuchungen von COCCONI, die im nächsten Abschnitt besprochen werden sollen.

2. Reinkulturversuche. Parasiten und Begleiter der Erysiphaceen

Viele Probleme in der Biologie der Erysiphaceen könnten erst ihre Klärung finden, wenn es gelingen würde, diese Pilze auf künstlichen Nährböden zu kultivieren. Es sind in dieser Richtung schon zahlreiche Versuche gemacht worden. Bei der ektoparasitischen Lebensweise der Mehltaupilze und bei der meist guten Keimfähigkeit der Konidien und Sporen scheinen diese Versuche eigentlich grosse Aussicht auf Erfolg zu haben. Doch ist das Problem der Reinkultur heute noch nicht gelöst.

Die ersten Versuche in dieser Richtung unternahmen BÜSGEN (1893) und RAUCH (1895). Sie erzielten in allen verwendeten Medien nur die Bildung von Keimschläuchen. NEGER (1902) suchte Erysiphaceen in Zuckerlösungen, Pflaumendekokt, Absud der Nährpflanzen, Mist- und Erddekokt zu kultivieren. Auch er kam nicht weiter als bis zur Bildung der Keimschläuche, die in nährstoffreichen Lösungen weniger gut entwickelt waren als in Wasser. Auch BREFELD (1908) gelang die Reinkultur nicht.

Als sehr zweifelhaft sind wohl die Reinkulturen, die COCCONI (1903) mit einer auf *Populus* lebenden *Uncinula* ausführte, zu bewerten. Er konstatierte in einem Absud von Pappelblättern eine intensive Keimung und Mycelbildung. In konzentrierten Lösungen, oder wenn Reste von Epidermiszellen in der Flüssigkeit waren, bildeten sich lange Hyphen und gelegentlich verzweigte Konidienträger. Die Konidien keimten und bildeten ein septiertes Mycel und unter sehr günstigen Bedingungen auch Konidien. Diese sekundären Konidien, die auch direkt am Keimschlauch gebildet werden, sind viel kleiner als die primären Konidien. COCCONI erzielte mit beiden Konidienarten Infektionen der Nährpflanze. Da heute bekannt ist, dass die Keimschläuche der Erysiphaceen sich im Wasser nicht weiter entwickeln, sondern nur an der Oberfläche des Wassers und in der Luft, muss man die Ergebnisse von COCCONI mit allem Vorbehalt aufnehmen.

Ich selbst habe während mehrerer Jahre gelegentlich Reinkulturen auf zahlreichen festen und flüssigen Nährböden versucht, leider ohne Erfolg. Nach zwei bis drei Tagen zeigten die Keimschläuche deutliche Anzeichen von Degeneration. Oft rollten sie sich von der Spitze her ein (Fig. 99, C). Nur in einem Falle erhielt ich auf der Hauptrippe eines sterilisierten Eichenblattes eine deutliche Infektion mit vier Konidienträgern, die aber bald abstarben. FOEX (1925) hat ziemlich ansehnliche Mycelien des Oidiums auf *Cucurbita* erhalten, doch ging die Entwicklung nicht bis zur Bildung von Konidien.

Viel weiter ist in dieser Hinsicht HAMMARLUND (1925) gekommen. Es gelang ihm, auf Objektträgern in der feuchten Kammer kleine Kolonien von *Erysiphe hyperici* in Preßsaft der Nährpflanze zu züchten. In einigen Fällen wurden auch Konidien gebildet die jedoch nicht keimten.

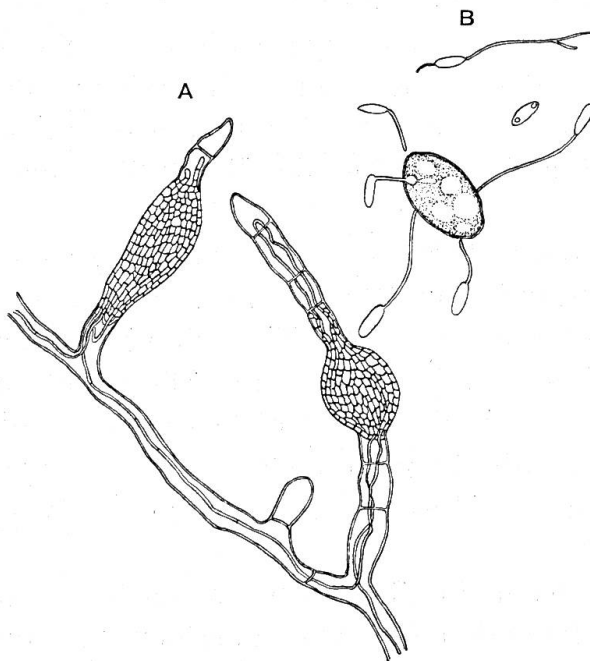


Fig. 3

Cicinnobolus Cesatii. A = in Konidienträgern von *Sphaerotheca fuliginea* (*Taraxacum*), B = Keimende *Cicinnobolus*-Sporen auf eine *Erysiphe*-Konidie zu wachsend (Vergr. ca. 380).

Die Reinkultur der Erysiphaceen wird auch dadurch erschwert, dass sich in den Mehltaurasen zahlreiche andere Pilze ansiedeln, teils als Parasiten der Mehltaupilze, teils als mehr oder weniger regelmässige Begleiter. Plattenausgüsse und Strichkulturen auf verschiedenen Nährböden zeigten, dass die Begleitflora der Erysiphaceen im grossen ganzen ziemlich konstant ist. Es handelt sich dabei meistens um relativ seltene Pilze, die sicher nicht aus dem Laboratorium stammen.

Der bekannteste dieser Pilze ist *Cicinnobolus Cesatii* De By. (Fig. 3). Seine

Pykniden wurden früher als besondere Nebenfruchtform der Erysiphaceen beschrieben. DE BARY (1869) erkannte die parasitische Natur dieses Pilzes. Seiner meisterhaften Beschreibung ist auch heute nicht viel Neues beizufügen. Die kleinen länglichen *Cicinnobolus*-Sporen keimen in Wasser leicht. Ihre Keimschläuche treten in *Erysiphe*-Hyphen ein und bilden, nachdem sie die Zellwand durchwachsen

haben, oft eine blasige Anschwellung. Von dieser aus wächst die *Cicinnobolus*-Hyphe durch die Wirtszelle und bildet schliesslich in dieser ein dichtes, gelb bis braun gefärbtes pseudoparenchymatisches Geflecht, das oft auch auf benachbarte Zellen übergreift. Es bildet sich auf diese Weise intrazellulär eine Pyknide, die im Innern Sporen bildet. Diese treten in einer Gallerte rankenförmig aus. Gelegentlich keimen sie schon in der Pyknide. Form und Grösse der Pykniden sind äusserst variabel, da sie eigentlich durch die Wirtszelle bedingt sind. Der Parasit kann auch junge Perithechien befallen. Erfolgt der Befall in den ersten Stadien der Fruchtkörperentwicklung, so entstehen rundliche Pykniden, die Anhängsel werden nicht ausgebildet. Erfolgt der Befall erst später, so entstehen normale Perithechien mit mehr oder weniger gut ausgebildeten Anhängseln. Im Innern enthalten sie aber nicht Asci und Sporen, sondern sie sind mit den *Cicinnobolus*-Sporen angefüllt.

Schon die Untersuchungen von DE BARY machten es wahrscheinlich, dass *Cicinnobolus* nicht auf einzelne Erysiphaceen spezialisiert ist. Da aber seither von verschiedenen Autoren eine beträchtliche Zahl neuer *Cicinnobolus*-Arten beschrieben worden ist, habe ich diese Infektionsversuche 1920—1922 mehrfach wiederholt. Ich bediente mich dabei folgender Methode: Das Infektionsmaterial, das neben *Cicinnobolus*-Pykniden auch noch keimfähige Erysiphaceen-Konidien enthielt, wurde zuerst für zwei bis drei Tage an einen trockenen Ort gelegt. Damit wurden die Mehltaukonidien abgetötet, während die *Cicinnobolus*-Sporen ihre Keimfähigkeit bewahrten. Das so vorbehandelte Infektionsmaterial wurde entweder in Objektträgerkulturen oder im hängenden Tropfen zu frischen Konidien anderer Mehltau-Arten gebracht, oder es wurde auf mehltaubefallene Blätter in Petrischalen oder auf lebende infizierte Pflanzen gelegt. Die beiden ersten Methoden ermöglichten die Beobachtung des Eindringens der Keimschläuche in die Hyphen. Mit Hilfe der beiden letzten Methoden konnte der Pilz bis zur Bildung neuer Pykniden beobachtet werden. Die Ergebnisse stimmten bei allen Methoden überein. *Cicinnobolus* ist nicht auf einzelne Mehltau-Arten spezialisiert. Die drei untersuchten Stämme von *Cicinnobolus* auf *Sphaerotheca macularis* (*Alchemilla*), *Erysiphe cichoracearum* (*Centaurea*) und *Microsphaera alphitoides* (*Quercus*) gingen auf sämtliche in den Versuchen verwendete Erysiphaceen über, nämlich auf *Erysiphe depressa*, *E. umbelliferarum*, *E. lamprocarpa*, *Sphaerotheca humuli*, *S. macularis*, *Microsphaera alphitoides*, *M. evonymi* und *Oidium evonymi-japonici*. Die Keimschläuche der *Cicinnobolus*-Sporen zeigten eine deutliche Orientierung nach den *Erysiphe*-Konidien oder Mycelstücken hin (Fig. 3B). Es scheint, dass ein chemotropisch wirksamer Stoff aus den *Erysiphe*-Zellen heraus diffundiert.

Nach diesen Ergebnissen der Infektionsversuche halte ich die Aufstellung verschiedener Arten bei *Cicinnobolus* nicht für notwendig. Die angegebenen morphologischen Unterschiede sind rein zufälliger Natur. Die beschriebenen Arten: *C. plantaginis* Oud., *C. humuli* Fautrey, *C. taraxaci* Eliasson, *C. cotoneus* Pass., *C. verbenae* Mass. et Sacc., *C. humuli* f. *major* Naoumoff, *C. evonymi-japonici* Archangeli, *C. parasiticus* (Cocc.) Sacc., *C. uncinulae* Fautrey, *C. polygoni* Potebnia, *C. artemisiae* Voglino, *C. hieracii* Bubak, *C. Kusanoi* Hennings und wohl auch *C. asteris* Hinó et Kató sind sämtliche synonym zu *Cicinnobolus Cesatii* De By. Es ist möglich, dass der von NAOUMOFF (1913) beschriebene *C. bremiiphagus* auf *Bremia graminicola* eine besondere Art darstellt. Es gelang mir in einigen Versuchen nicht, den *Cicinnobolus* von Erysiphaceen auf *Bremia* und *Peronospora* zu übertragen.

Tritt *Cicinnobolus* stark auf, so ist in kurzer Zeit eine Mehltau-Infektion vernichtet. MONTEMARTINI (1928) glaubt, dass der Pilz in spätern Stadien direkt auf Kosten der Nährpflanze lebe. Doch sind bis jetzt noch keine Haustorien nachgewiesen worden. Dass *Cicinnobolus* die Perithezienbildung verhindert, wie ANDERSON glaubt, ist jedenfalls nicht zu verallgemeinern. VUILLEMIN und nach ihm NEGER glaubten, dass durch eine stärkere Ausbreitung des *Cicinnobolus* die Mehltau-Epidemien eingedämmt werden könnten.

Die übrigen Mitbewohner der Mehltaurasen sind weniger gut bekannt. Vor allem weiss man meistens nicht, ob sie parasitisch oder saprophytisch leben. NEGER (1901) fand *Acrostalagmus cinnabarinus* Corda gelegentlich parasitisch auf Erysiphaceen. In ein bis zwei Tagen wurden durch diesen Pilz ausgedehnte Konidienrasen des Mehltaus vernichtet. Ferner bezeichnet er *Monilia candida* als einen fast nie fehlenden Begleiter der meisten Erysiphaceen. Durch diesen Pilz sollen nach NEGER die Anhängsel der Fruchtkörper bei gewissen Arten umwachsen und zu grössern Komplexen verbunden werden, was für die Verbreitung des Mehltaus von grosser Bedeutung ist. In einem Falle fand NEGER auch *Cephalosporium (Trichothecium) roseum* Oudem. als Mehltaubegleiter.

In meinen Plattenausgüssen und Strichkulturen fand ich als Begleiter der Erysiphaceen in erster Linie *Hyalopus* oder *Cephalosporium* sp. (Fig. 4). Wie LINDAU ¹⁾ bemerkt, sind diese zwei Gattungen nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. Mehrere Arten dieser Mucedineen-Gattungen sind auf Pilzen: *Morchella*, *Cucurbitaria*, *Sphaeria*, *Alternaria*, *Hypoxylon* etc. beschrieben worden. Dieser Pilz trat in 6 von 14 Kulturen in Mehltauinfektionen auf. Bei einer so grossen Konstanz

¹⁾ RABENHORST, Kryptogamenflora I, 8 : 100 ff.

muss angenommen werden, dass dieses Zusammentreffen nicht rein zufällig ist.

Etwas weniger konstante Begleiter der Erysiphaceen sind *Botrytis*- und *Monilia*-Arten, sowie einige *Dematiaceen*, vor allem *Hormodendrum* und *Haplographium*. Ziemlich häufig kommen in den Mehltaurasen auch *Penicillium*-Arten vor, während *Aspergillus* und *Mucorineen* selten sind. In allen Kulturen fanden sich stets Bakterienkolonien und einige meist farbstoffbildende Hefen, die nicht weiter gezüchtet wurden. Von Pilzen, die nur vereinzelt und wohl nur zufällig aus den Mehltaurasen isoliert wurden, sind zu erwähnen: *Fusarium*, *Cladosporium*, *Cytospora*, *Torula*, *Chaetophoma*, *Chaetomella* und *Phyllosticta*. Sehr stark verpilzt sind gewöhnlich auch ältere Perithechien.

Das Bild dieser Lebensgemeinschaft auf kleinstem Raum wäre nicht vollständig ohne die Erwähnung von zwei tierischen Mitbewohnern. In den Konidienrasen kommt häufig eine zu den Gallmücken (*Cecidomyiidae*) gehörende

Larve von *Mycodiplosis* vor. Diese Larven scheinen sich ausschliesslich von

Mehltauokonidien zu ernähren. Wie die Versuche von SALMON (1905) zeigen, sind sie jedoch nicht auf einzelne Mehltauarten spezialisiert. Larven, die auf *Sphaerotheca mors-uvae* gesammelt worden waren, frassen auch Konidien des *Oidium evonymi-japonici*. Endlich ernährt sich nach RABAUD (1918) auch noch ein Tausendfüßler, *Schizophyllum mediterraneum* Latz von Mehltauokonidien.

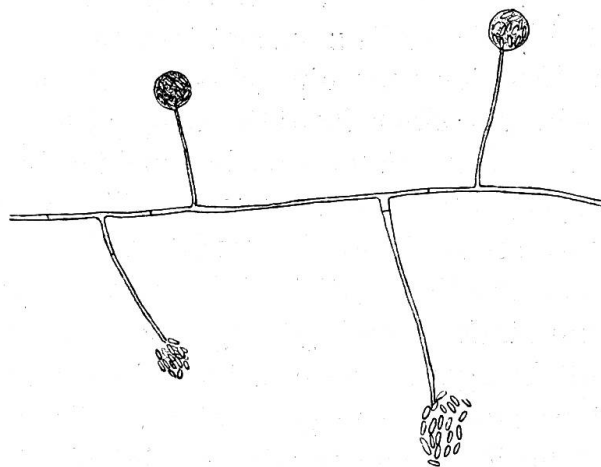


Fig. 4

Hyalopus sp. (Vergr. ca. 750).

3. Der Einfluss äusserer Faktoren auf die Entwicklung der Erysiphaceen

Als Ektoparasiten sind die Erysiphaceen stark dem Einfluss äusserer Faktoren, Licht, Luftfeuchtigkeit und Temperatur unterworfen. Die Schwierigkeit, diese Beziehungen zu untersuchen, liegt vor allem darin, dass man oft nicht feststellen kann, ob diese Faktoren direkt oder durch die Nährpflanze auf den Pilz einwirken. HAMMARLUND (1925) gebührt das Verdienst, diese Verhältnisse eingehend untersucht zu haben.

Die Keimung und Infektion erfordern eine ziemlich hohe *Luftfeuchtigkeit*. An trockenen Standorten gelingt nur ein Bruchteil der ausgeführten Infektionen, und zudem ist die Inkubationszeit 1 bis 2 Tage länger als an feuchten Standorten. Ich fand (1926), dass sich bei hoher Luftfeuchtigkeit das Mycel ziemlich rasch ausbreitet, doch kommt es nie zu starken und gut begrenzten Infektionen wie an trockenen Standorten. Es werden in feuchter Luft auch viel weniger Konidien ausgebildet. In trockener Luft (40—50% relative Feuchtigkeit) wurden oft Perithezien gebildet und zwar auch bei Arten, die in der Natur selten Perithezien bilden. Diese Resultate wurden durch die Untersuchungen von BUCHHEIM (1928) an *Sphaerotheca macularis* bestätigt.

Einen tiefern Einblick geben uns die Versuche von HAMMARLUND (1925). Er stellte zunächst fest, dass bei *Phyllactinia suffulta* auf *Fagus* in feuchter Luft ein grösserer Prozentsatz von Konidienträgern mit mehr als einer Konidie ausgebildet wird als in trockener Luft. In einem Versuch wurden in feuchter Luft 29 % mehrsporige Konidienträger, in trockener Luft nur 2,25 % gefunden. Für verschiedene Arten wurde nun die Konidienzahl in einer Kette in feuchter und trockener Luft variationsstatistisch berechnet. Bei den meisten Arten ergab sich eine starke Verlängerung der Ketten mit zunehmender Luftfeuchtigkeit. Die gefundenen Unterschiede dürfen als sicher gelten, da sie meistens mehrfach so gross sind als ihr mittlerer Fehler. Am geringsten ist die Verlängerung der Konidienketten mit zunehmender Luftfeuchtigkeit bei *Sphaerotheca mors-uvae* und *S. pannosa*. Eine Ausnahme bildete in dieser Beziehung *Erysiphe graminis*, die normalerweise Ketten von durchschnittlich 8—9 Konidien bildet. Bei dieser Art bewirkte eine Zunahme der Luftfeuchtigkeit nur eine ganz unbedeutende Verlängerung der Konidienketten.

Mit Hilfe einer sinnreichen Apparatur gelang es Hammarlund, die Zahl der von einem Träger gebildeten Konidien festzustellen. Ein Konidienträger ist im Mittel sechs Tage in Funktion und bildet während dieser Zeit bei *Erysiphe hyperici* etwa 26, bei *E. polygoni* etwa 33 Konidien. Bei *E. communis* werden im Durchschnitt von einem Träger 10—16 Konidien gebildet. Auch bei den kettentragenden Konidienträgern entwickelt ein Träger mehr Konidien als gewöhnlich darauf sind. In feuchter Luft dagegen bleiben alle gebildeten Konidien auf dem Träger. Es werden also bei den meisten Arten in feuchter Luft zwar längere Konidienketten, aber weniger Konidien gebildet. Die in trockener Luft gebildeten Konidien zeigen ferner eine grössere Keimungsenergie oder Vitalität (Geschwindigkeit, mit der die Keimung verläuft). Die reichliche Konidienbildung, die in trockener Luft erfolgt, ist also der Ausdruck einer grössern Vitalität des Pilzes, die sich auch

in stärkerer Aggressivität äussert. Dagegen bedeutet eine Verlängerung der Konidienketten in feuchter Luft eine Herabsetzung der Vitalität. Die Feuchtigkeit hemmt die Ablösung der Konidien. Eine Ausnahme bildet also *Erysiphe graminis*, deren Konidienketten durch die Luftfeuchtigkeit wenig modifiziert werden. Bei dieser Art scheint die Keimungsenergie von Konidien, die in feuchter Luft entstanden sind, eher grösser zu sein.

Auch NEGER (1902) konnte nachweisen, dass die in feuchter Luft gebildeten Konidien nicht keimfähig sind. Sie waren zudem sehr klein, so dass er sie als «Hungerkonidien» bezeichnete. Allen bisher ausgeführten Versuchen über den Einfluss der Luftfeuchtigkeit haftet der Mangel an, dass wegen ungenügender Apparatur die Einwirkung der Temperaturschwankungen nicht ganz eliminiert werden konnte.

Dass die *Temperatur* einen wichtigen Faktor für die Entwicklung der Erysiphaceen darstellt, wurde ebenfalls durch die Untersuchungen von HAMMARLUND (1925) bewiesen. In erster Linie ist die Zahl der Konidien, die von einem Konidienträger gebildet werden, von der Temperatur abhängig. Bei *Sphaerotheca pannosa* werden z. B. bei 5° im Mittel 4,33 Konidien gebildet. Von hier an ist ein regelmässiges Ansteigen zu konstatieren bis zu 15,86 Konidien bei 25°. Bei 30° wurden nur noch durchschnittlich 15,01 Konidien an einem Träger gebildet. Das Optimum der Temperatur für die Konidienbildung liegt also bei ca. 25°. Die Länge der Konidienketten ist bei niedrigen Temperaturen gering. Die normale Länge dieser Art wird bei 15° erreicht. Dann folgt bis 30° eine deutliche Verkürzung. Bei 35° werden die Ketten wieder länger. In gleichem Sinne wird auch die Vitalität (Keimungsenergie) der Konidien durch die Temperatur beeinflusst. Auch hier liegt das Optimum nach HAMMARLUND zwischen 25 und 30°. Durch Temperaturveränderung erhöhte Vitalität bedingt auch in trockener Luft eine Verkürzung der Konidienketten. Auch in bezug auf die Temperatur scheinen nicht alle Arten dieselben Ansprüche zu stellen.

HAMMARLUND hat auch den Einfluss des *Lichtes* auf die Konidienbildung untersucht. Im Dunkeln erfolgte eine bedeutende Verlängerung der Konidienketten, die auch hier mit einer Abnahme der Keimungsenergie verbunden war. Zudem stellte HAMMARLUND eine Verkleinerung der Konidien in der Länge um 0,7—3,7 μ fest. Ob dieser Einfluss des Lichtes als direkt zu bezeichnen ist, oder ob er durch die verminderte Assimilation der Nährpflanze bedingt wird, ist noch unsicher. Ein chlorophyllarmer Gerstenphaenotypus wurde normal befallen und der Pilz entwickelte auf dieser Pflanze auch die normale Vitalität. Diese Feststellung würde eher für eine direkte Einwirkung des Lichtes auf den Pilz sprechen.

Für die Bedingungen, unter denen die *Bildung der Perithechien* erfolgt, stehen uns leider nicht so schöne und gründliche Untersuchungen zur Verfügung.

Die normale Fruchtfolge ist die, dass zuerst mehr oder weniger reichlich Konidien und später Perithechien gebildet werden. Es gibt aber zahlreiche Fälle, in denen die Konidienbildung stark zurücktritt. Dies trifft besonders für einige *Microsphaera*- und *Phyllactinia*-Arten zu. Andererseits gibt es zahlreiche Erysiphaceen, bei denen sehr selten oder nie Perithechien gebildet werden. Es seien hier einige Arten angeführt, die (wenigstens in Mitteleuropa) selten Perithechien bilden:

Erysiphe graminis auf allen Nährpflanzen.

Erysiphe galeopsidis auf *Origanum*, *Satureja*, *Ballota*, *Nepeta*, *Stachys*, *Glechoma* *Teucrium* u. a.

Erysiphe labiatarum auf *Salvia*, *Mentha*, *Lycopus*, *Prunella*, *Thymus* u. a.

Erysiphe cichoracearum auf *Aster*, *Tanacetum*, *Crepis*, *Nicotiana*, *Cucurbita*, *Cucumis*, *Lactuca muralis* u. a.

Erysiphe Fischeri auf allen Nährpflanzen.

Erysiphe horridula auf *Echium*, *Lithospermum*, *Myosotis*, *Cerinthe* u. a.

Erysiphe umbelliferarum auf *Daucus* *Carota*.

Erysiphe Martii (?) auf *Lotus*, *Melilotus*, *Onobrychis*, *Coronilla* u. a.

Erysiphe communis auf *Knautia*, *Asperula*, *Galium*, *Melandrium*, *Silene* u. a.

Sphaerotheca macularis auf *Rubus*, *Fragaria*, *Filipendula*.

Sphaerotheca fuliginea auf *Lapsana*, *Crepis* u. a.

Sphaerotheca epilobii auf allen Nährpflanzen.

Podosphaera oxycanthae auf *Cydonia*.

Microsphaera Mougeotii auf *Lycium*.

Sehr zahlreich sind ferner die Fälle, in denen die Hauptfruchtform überhaupt nicht bekannt ist. Diese Konidienformen, deren systematische Zugehörigkeit nur vermutet werden kann, sind auf Seite 408—422 zusammengestellt.

Bei einigen epidemisch auftretenden Mehltaupilzen war jahrelang nur die Nebenfruchtform bekannt, erst viel später traten die Perithechien auf. So trat z. B. *Uncinula necator* um 1845 als *Oidium* in Europa auf, die Perithechien wurden in Europa erst 1892 entdeckt und sind auch heute nicht häufig. Die Invasion des Eichenmehltaus (*Microsphaera alphitoides*) erfolgte 1907, die ersten Perithechien wurden 1911 gefunden. Bis etwa 1928 waren sie in Mitteleuropa selten, in den letzten Jahren traten sie häufiger auf.

Dieselbe biologische Art kann auf einer Nährpflanze Perithechien bilden, auf einer andern aber nicht. So geht z. B. der Eichenmehltau auf die Buche über, bildet aber hier keine Perithechien. In meinen Infektionsversuchen mit *Erysiphe horridula* (1922) konnte ich beobachten, dass die gleiche biologische Art unter genau denselben

äussern Bedingungen auf *Symphytum* regelmässig Perithezien bildete, während auf *Echium* nur Konidien entstanden. Ebenso stellte LAIBACH (1930) fest, dass dieselbe biologische Art von *Erysiphe galeopsidis* auf *Lamium album* leicht Perithezien bildet, auf *L. amplexicaule* dagegen ausschliesslich Konidien. LAIBACH schloss aus dieser Tatsache, dass die Perithezienbildung in hohem Masse vom Genotypus der Nährpflanze abhängig sei.

Wir kennen aber auch zahlreiche Beispiele, wo auf derselben Nährpflanze in einer Gegend Perithezien gebildet werden, in einer andern Gegend aber nur Konidien. In der Schweiz sind die Perithezien der *Sphaerotheca epilobii* selten, ebenso in Deutschland nach NEGER (1901). Dagegen bildet diese Art in der Umgebung von Moskau jedes Jahr reichlich Perithezien (BUCHHEIM, 1928). Auf *Salvia verticillata* habe ich in der Schweiz noch nie Perithezien gefunden, während eine aus der Tschechoslowakei stammende Herbarprobe zahlreiche und auffällige Perithezien enthielt. SÄVULESCU und SANDU-VILLE fanden in Rumänien auf zahlreichen Nährpflanzen Perithezien, auf denen ich nach Durchsicht eines reichen Materials aus ganz Mitteleuropa ausschliesslich Konidien fand.

Die Perithezienbildung ist in hohem Grade von äussern Faktoren, besonders von Luftfeuchtigkeit und Temperatur abhängig. Ob diese Faktoren direkt auf den Pilz oder indirekt durch die Nährpflanze wirken, ist noch nicht ganz abgeklärt. Die neuesten Untersuchungen von LAIBACH (1930) würden für eine indirekte Einwirkung sprechen.

LAUBERT (1912) beobachtete, dass heisses Wetter die Perithezienbildung fördere. Auch BUCHHEIM (1928) glaubt, dass die Temperatur für die Entwicklung der Fruchtkörper von ausschlaggebender Bedeutung sei. Er hat für den Mehltau auf *Alchemilla vulgaris* und *Caragana* die Summe der Temperaturen vom Beginn der Konidienbildung bis zur Anlage der Perithezien bestimmt, indem er die mittleren Tagestemperaturen summierte. Er kam dabei auf die Summe von 310—320° C. Nach BUCHHEIM und ORLOWA (1928) wird diese Summe im Hochsommer in 17—18 Tagen, im Spätsommer und Vorsommer in 22—24 Tagen erreicht.

Ohne Zweifel kann auch die Luftfeuchtigkeit direkt oder indirekt die Bildung von Perithezien beeinflussen. Wie ich 1926 gezeigt habe, werden bei hoher relativer Luftfeuchtigkeit keine Perithezien gebildet. Damit stimmt die Tatsache überein, dass in den feuchten tropischen Klimaten sehr selten Perithezien ausgebildet werden.

Andere Autoren betrachten das Auftreten der Perithezien als ein Zeichen ungenügender Ernährung (SALMON, 1900, KLIKA, 1924, SIEMASZKO, 1924). NEGER (1901) setzte die Perithezienbildung mit der vorangegangenen Konidienbildung in Zusammenhang. Er glaubte, dass

ein aus frischen, turgeszenten Pflanzenteilen bestehender Nährboden die Konidienbildung befördere. Perithezien erscheinen auf ältern, meist ausgewachsenen Pflanzenteilen, die noch nicht durch die Konidienfruktifikation erschöpft sind. Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse seien dabei von untergeordneter Bedeutung.

Durch die eingehenden Untersuchungen von LAIBACH (1930) wurde bestätigt, dass die Fruchtkörperbildung der Erysiphaceen die Reaktion auf ungünstige Verhältnisse ist. Auch er konnte feststellen, dass durch hohe Luftfeuchtigkeit die Perithezienbildung gehemmt wird. Nach seinen Versuchen scheint jedoch die Luftfeuchtigkeit hauptsächlich indirekt zu wirken. Er erhielt auch bei hoher Luftfeuchtigkeit Perithezien, wenn der Boden trocken gehalten wurde. Ferner wurden in seinen Versuchen sofort reichlich Perithezien gebildet, wenn bei der Infektion eine starke Anhäufung von Konidien erfolgte. Auf diese Weise konnte LAIBACH auch auf ganz jungen Blättern die Fruchtkörperbildung beobachten. Umgekehrt werden bei schwacher Infektion auch auf Pflanzen, auf denen sonst leicht Perithezien gebildet werden, nur Konidien hervorgebracht. So hatte also LAIBACH drei Methoden in der Hand, die Perithezienbildung zu erzwingen, nämlich: Trockenheit der Luft, Trockenheit des Bodens und starke Anhäufung des Infektionsmaterials. Es gelang ihm, beim Eichenmehltau mit Hilfe der ersten und dritten Methode massenhaft Perithezien zu erzeugen. Alle drei Methoden bedeuten für den Pilz eine Verschlechterung der Ernährungsverhältnisse. Es ist klar, dass eine solche Verschlechterung auch durch mancherlei andere Veränderungen in der Nährpflanze (Nahrungsmangel, Altern, Verletzungen) bewirkt werden könnte. Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die Fruchtkörperbildung der Erysiphaceen ohne weiteres mit der Teleosporenbildung der Uredineen in Parallele zu setzen ist. Die Ansicht von PATER (1924), dass die Perithezienbildung beim Eichenmehltau ein Zeichen der fortschreitenden Akklimatisation des Pilzes sei, wird jedenfalls durch die Ergebnisse LAIBACHS nicht gestützt.

Ob überhaupt alle Erysiphaceen die Fähigkeit behalten haben, die Hauptfruchtform auszubilden, erscheint mir fraglich. Bei der deutlichen Reduktion der Sexualität bei den Erysiphaceen wäre der Verlust der Hauptfruchtform überhaupt als das letzte Glied in der Kette zu betrachten. Dass die Formen, bei denen selten oder nie Perithezien gebildet werden, heterothallisch sein könnten, wie BEHRENS (1921) und JACZEWSKI (1927) vermuteten, erscheint vorläufig nicht sehr wahrscheinlich. Nachdem aber durch DEX¹⁾ bei *Aspergillaceen*, von denen

¹⁾ DEX, G. H. Heterothallism in the Genus *Penicillium* (Transact. Brit. Mycol. Soc. 11: 108—112. 1926).

ja die Erysiphaceen abgeleitet werden müssen, Heterothallismus festgestellt worden ist, darf diese Möglichkeit nicht ganz ausser acht gelassen werden.

4. Überwinterung

Als eigentliche Wintersporen der Erysiphaceen wurden von jeher die Ascosporen betrachtet. Es ist auch experimentell nachgewiesen, dass diese nach der Überwinterung noch keimfähig und infektiös sind. Dagegen wissen wir eigentlich noch nicht, auf welche Weise im Frühling die Primärinfektion erfolgt. Bei vielen Arten bleiben die Perithezien im Herbst auf den abfallenden Blättern und kommen mit diesen auf den Boden. In andern Fällen besitzen die Perithezien anemochore Verbreitungseinrichtungen und werden meistens noch im Herbst von ihrem Standort weiter verbreitet. Nun ist es ja wohl möglich, dass sie auf Äste und Zweige anderer Pflanzen gelangen und sich dort festkleben (*Phyllactinia*, *Uncinula*). Wie dann aber im Frühling die Primärinfektion zustande kommt, ist in beiden Fällen eigentlich recht unklar, um so mehr, als die Mehltäupilze sehr selten im Frühling, sondern meistens erst im Spätsommer auftreten. ERIKSSON (1895) vermutete bei den Erysiphaceen ein saprophytisches, hefepilzähnliches Zwischenstadium. Die Keimungsversuche von COCCONI (1904) und PAUNERO RUIZ (1927), die allerdings noch überprüft werden müssten, würden eigentlich diese Hypothese ERIKSSONS bestätigen.

In den letzten Jahren wurde bei zahlreichen Mehltäupilzen Mycelüberwinterung nachgewiesen, so dass man fast den Eindruck erhält, dass diese Art der Überwinterung die gewöhnliche sei. Bei zahlreichen Erysiphaceen treten die Perithezien so selten auf, dass sie für die Überwinterung kaum eine wichtige Rolle spielen können. Ob nun für die Mycelüberwinterung besondere Organe wie Chlamydosporen oder Gemmen in Betracht kommen, oder ob sich der Pilz durch Haustorien oder besonders plasmareiche Hyphen über den Winter erhält (ISTVANFFI, 1904), ist in den meisten Fällen noch nicht abgeklärt.

Erysiphaceen, die auf immergrünen Pflanzen leben, wie z. B. *Oidium evonymi-japonici* können sicher den Winter auf den Blättern überdauern. FOEX (1912) fand in den krustigen Infektionen wenige Hyphen, deren plasmatischer Inhalt und Kern erhalten blieb. Nach PEGLION (1910) sind bei diesem Pilz die Haustorien als Überwinterungsorgane zu betrachten. Nach TREBOUX (1914) besitzt auch *Erysiphe graminis* ein perennierendes Mycel.

NEGER (1915) betrachtete die Knospenüberwinterung bei den Erysiphaceen als Ausnahmefall. Seither ist diese Überwinterungsart an zahlreichen Arten nachgewiesen, z. B. bei *Microsphaera alphitoides*, *Sphaerotheca pannosa*, *Podosphaera leucotricha*, *P. oxyacanthae*, *Un-*

cinula necator. KLIKA (1922) hat auch bei *Erysiphe tortilis* Mycelüberwinterung nachgewiesen, also bei einer Art, deren Hauptfruchtform sehr gut ausgebildete Verbreitungseinrichtungen hat. In den meisten Fällen haftet das überwinternde Mycel an den Knospenschuppen oder unter diesen und infiziert von hier die sich entfaltenden Blätter (MAURIZIO, 1927). Im Winter ist das Mycel schwierig nachzuweisen. A. MAURIZIO beobachtete bei *Podosphaera oxyacanthae* auf *Cydonia*, dass bei den sich entfaltenden Knospen zuerst die grünen Teile der Hüllschuppen befallen werden. Dann breitet sich das Mycel auf den Spross unterhalb der Knospe und auf die äussern Blätter aus, während die innern Blätter der Knospe noch lange pilzfrei bleiben. Nach PEGLION (1911) überwintert das Mycel zwischen den Knospenschuppen, wo es in Längsschnitten nachzuweisen ist. Bei der Entfaltung der Knospen werden schon reife Konidien ausgestreut. VON TUBEUF (1910) stellte schon in der Knospe Konidienbildung fest. Nach dem zeitlichen Auftreten der Erysiphaceen scheinen Primärinfektionen selten vorzukommen. Die wichtigste Rolle spielen sie vielleicht bei der sehr früh auftretenden *Podosphaera leucotricha*, die von LAUBERT (1920) schon Ende März gefunden wurde.

Für *Uncinula necator* wurde von APPEL (1903) nachgewiesen, dass das Mycel auch auf den Zweigen und im neuen ausgereiften Holze überwintert. Dasselbe fand KLIKA (1924) bei *Sphaerotheca pannosa* und *S. mors-uvae*. In andern Fällen, wo keine oberirdischen Teile der Nährpflanze perennieren, ist man gezwungen, eine Überwinterung in Rhizomen anzunehmen. Direkte Beobachtungen fehlen hier noch. NEGER (1902) beobachtete mehлтаubefallene Cinerarien, die im Herbst bis auf das Rhizom abstarben. Die im Frühling neu gebildeten Blätter waren wieder infiziert. Wie bei *Erysiphe Fischeri* auf den einjährigen *Senecio*-Arten die Überwinterung zustande kommt, ist noch nicht aufgeklärt, jedenfalls scheinen die selten ausgebildeten Perithezien dabei keine grosse Rolle zu spielen. Es wäre nicht ausgeschlossen, dass hier das Mycel in den Samen persistiert. Dasselbe vermute ich auch für die Form der *Erysiphe horridula* auf *Myosotis*. Ich konnte bei dieser Art wiederholt beobachten, dass aus den Samen stark befallener Pflanzen wieder kranke Pflanzen hervorgingen, obschon die befallenen Elternpflanzen im Herbst entfernt worden waren. Eine Übertragung des Pilzes wäre hier nicht sehr verwunderlich, da auch Blütenteile und junge Früchte stark vom Mehltau befallen werden.

5. Befall der Nährpflanze

In erster Linie werden die Blätter der Nährpflanzen befallen. *Leveillula* und *Phyllactinia*, deren Nährhyphen durch die Spaltöffnun-

gen eindringen, sind auf die Unterseite der Blätter beschränkt, während die andern Gattungen hauptsächlich auf der Oberseite der Blätter vorkommen. Sie gehen aber häufig auch auf die Unterseite über. Oft überziehen die Mehltäupilze auch andere Teile der Pflanze. *Podosphaera leucotricha* dringt in die Blüten des Apfelbaumes ein und kommt in seltenen Fällen auch auf den Früchten vor. *Sphaerotheca mors-uvae* bevorzugt die Triebspitzen und die Früchte der Stachelbeere, während die Blätter meist nicht befallen werden. Auch andere Arten mit sekundärem Mycel, wie *Sphaerotheca pannosa* und *S. euphorbiae* kommen hauptsächlich an Stengeln und Früchten vor. *Sphaerotheca phytophila*, eine amerikanische Art, kommt besonders auf Insekten gallen vor. Nach TROTTER (1905) sollen auch andere Arten mit Vorliebe auf Gallen vorkommen.

Erysiphe vernalis (aggregata) scheint auf die Erlenkätzchen spezialisiert zu sein. Nach LAUBERT (1926) tritt *Erysiphe communis* auf der Oberseite der Blätter besonders da auf, wo unterseits eine Gruppe von Sporenlagern der *Puccinia circaeae* Pers. ist. Derselbe Autor erwähnt, dass nach STEWART und STEVENS *Uncinula necator* besonders auf den von Miniermottenraupen herrührenden Minen auftritt. Nach BANCAUD (1922) soll *Sphaerotheca euphorbiae* besonders auf den durch Uredineenbefall deformierten Pflanzen vorkommen, was ich indessen nicht bestätigen kann.

Die ersten Infektionsversuche mit Erysiphaceen wurden schon von WOLFF (1874) ausgeführt, allerdings ohne positive Erfolge. Später publizierte MAGNUS (1898) einen Versuch. Mit Beginn dieses Jahrhunderts setzte eine intensive Tätigkeit auf diesem Gebiete ein, die durch die Infektionsversuche von MARCHAL, NEGER und SALMON eingeleitet wurde. Ohne auf die Ergebnisse dieser Infektionsversuche näher einzugehen, sei hier einiges über die Methoden vorausgeschickt.

NEGER (1902) überbrauste die Versuchspflanzen mit Wasser und zerriss darüber stark befallene Blätter, so dass die Konidien massenhaft auf die Pflanze fielen. Diese Methode hat den Nachteil, dass eine genaue Kontrolle unmöglich und die Gefahr von Fremdinfectionen sehr gross ist. Oft stellte NEGER, wie später auch REED, gesunde Pflanzen neben kranke.

SALMON (1900—1905) verwendete im allgemeinen nicht ganze Pflanzen, sondern abgeschnittene Blätter, die in Petrischalen feucht gehalten wurden. Nach STEINER (1908) sollen abgeschnittene Blätter in Petrischalen ihre Vitalität 10—20 Tage behalten. Diese Methode wurde später auch noch von HAMMARLUND angewandt. Ich habe die Petrischalenmethode mehrmals gebraucht, doch erscheinen mir Versuche mit ganzen Pflanzen als zuverlässiger. Man weiss vor allem bei

Verwendung abgeschnittener Blätter nie, wie lange sie ihre Vitalität mehr oder weniger beibehalten; diese Zeit mag wohl auch je nach der Art der Nährpflanze stark variieren. Wird eine ganze Pflanze mit Blättern verschiedenen Alters infiziert, so sind sicher die Infektionschancen grösser. Ich konnte in Parallelversuchen wiederholt feststellen, dass die Resultate der beiden Methoden sich nicht ganz decken. Versuche mit einem Oidium auf *Geum rubellum*, das ursprünglich von *Geum urbanum* stammte, zeigten folgende Verschiedenheiten:

Versuchspflanze:	Petrischalen-Versuche			Versuche mit ganzen Pflanzen		
	Zahl der			Zahl der		
	Blätter	Impfstellen + Infektionen		Blätter	Impfstellen + Infektionen	
<i>Sanguisorba canadensis</i> .	10	25	1	10	20	0
<i>Potentilla atrosanguinea</i> .	10	30	2	10	20	0
<i>Rubus</i> sp. (aff. <i>fruticosus</i>)	10	20	2	10	20	0
<i>Geum urbanum</i>	10	20	6	10	20	16

Aus unbekannten Gründen wurde in diesen Versuchen bei Anwendung der Petrischalenmethode die ursprüngliche Nährpflanze des Pilzes nur in 6 von 20 Fällen infiziert, während bei Verwendung ganzer Pflanzen 16 Infektionen gelangen. Umgekehrt erhielt ich mit der Petrischalenmethode bei drei Pflanzen einige positive Resultate, die bei Verwendung ganzer Pflanzen negativ ausfielen. Wahrscheinlich gehören die drei Arten nicht in den Infektionskreis dieser biologischen Art des Pilzes.

Ähnliche Erfahrungen machte NEGER (1915). Es gelang ihm, Eichen mit dem Oidium auf *Rubus* zu infizieren, während der reziproke Versuch negativ ausfiel. An die Identität der Oidien auf *Rubus* und *Quercus* ist nicht zu denken. Die beiden Arten unterscheiden sich schon morphologisch dadurch, dass bei dem Pilz auf *Rubus* Fibrosinkörper vorkommen. NEGER betont deshalb mit Recht, dass Infektionsversuche unter Umständen irreführende Resultate ergeben können, indem sie Identitäten vortäuschen, die gar nicht bestehen. Diese Fehlerquellen können nur dadurch eliminiert werden, dass 1. eine sehr grosse Zahl von Infektionen ausgeführt wird, 2. immer gesunde Kontrollpflanzen gehalten werden, 3. möglichst viele Rückinfektionen ausgeführt werden und 4. jede Infektionsstelle markiert wird. Nur so kann auch die Gefahr der Fremdfektionen, die namentlich im Spätsommer und Herbst besteht, wenn der Mehltau überall verbreitet ist, auf ein Minimum reduziert werden.

STEINER (1908) zerschnitt die infizierten Blätter und legte sie in ein Fläschchen mit Wasser. Durch Schütteln erhielt er eine Suspension von Konidien, die mit einem Pinsel an bezeichneten Stellen der Blätter aufgetragen wurde. SALMON trug das Infektionsmaterial mit einem Skalpell auf. HAMMARLUND (1925), dessen Infektionsversuchen wohl

allen Anforderungen Genüge leisten, isolierte die Versuchspflanzen zwei Wochen vor dem Versuch und impfte den Pilz in drei Klonengenerationen auf andere Pflanzen über, um Sicherheit zu haben, dass das Infektionsmaterial wirklich rein war. Ich infizierte in meinen Versuchen gewöhnlich durch Auflegen von infizierten Blattstücken an markierten Stellen. Selbstverständlich wurden die Versuchspflanzen vor und nach Einleitung des Versuches streng isoliert gehalten. A. MAURIZIO (1927) betupfte die Blätter mit dem Infektionsmaterial. Wie ich, erhielt sie gelegentlich nachträgliche Infektionen, wenn sie die Versuchspflanzen neben infizierte Pflanzen stellte. Auch sie kam zum Schlusse, dass die Verwendung ganzer Pflanzen der Petrischalenmethode vorzuziehen sei. LAIBACH (1930) gibt zwar zu, dass die Petrischalenmethode sehr bequem sei, doch misst er ihr mit Recht nur orientierenden Wert bei.

In seinen Infektionsversuchen mit Ascosporen hielt SALMON (1903) die Perithezien einige Zeit im feuchten Raume, zerdrückte sie dann in Wasser und brachte einen Tropfen auf das zu infizierende Blatt. Später hat SALMON wie auch STEINER und HAMMARLUND die Perithezien auf die Blätter gelegt.

Die Zeit, die verstreicht zwischen Impfung und dem Sichtbarwerden der Infektion ¹⁾ wird sehr verschieden angegeben. Nach SALMON, NEGER, MARCHAL und STEINER beträgt sie 2—5 Tage, während sie nach MAURIZIO, LAIBACH und eigenen Beobachtungen meistens 5—8 Tage beträgt. Gelegentlich treten die ersten Spuren der Infektion erst nach einigen Wochen auf, doch ist in diesen Fällen wohl anzunehmen, dass diese nachträglich entstandenen Pilzrasen von späteren zufälligen Infektionen her stammen.

Ich habe (1922) gezeigt, dass bei *Erysiphe horridula* die Infektionszeit auf den Nebenwirten etwas länger ist als auf den Hauptwirten. Ferner haben schon SALMON und NEGER erkannt, dass die Infektionszeit im Hochsommer kürzer ist als im Herbst. LAIBACH (1930) führt dies auf einen Einfluss der Temperatur zurück. In seinen Versuchen betrug die Infektionszeit bei 3—7° C 17 Tage, bei 10—12° C 10 Tage und bei 18—20° C noch 7 Tage. Nach REED (1915) wird die Infektion auch durch das Licht begünstigt, doch ist nicht festgestellt, ob dies auf

¹⁾ Wie FISCHER und GÄUMANN (1929, p. 202—203) ausführen, kann diese Zeitspanne nicht als Inkubationszeit bezeichnet werden. Sie entspricht aber auch nicht der Fruktifikationszeit, da die ersten Anzeichen des Befalls in der Bildung von Mycelflecken bestehen, die Konidienträger treten erst etwas später auf. Man müsste diese Zeit also wohl als Infektionszeit bezeichnen in der Annahme, dass das Erscheinen der ersten Mycelflecken den Beginn eines stabilen parasitischen Verhältnisses bezeichnet, was zwar nicht immer der Fall ist.

die gesteigerte Assimilation der Nährpflanze oder auf direkte Einwirkung auf den Pilz zurückzuführen ist.

Auch auf nicht zusagenden Pflanzen werden Appressorien und sogar Haustorien gebildet (SALMON, 1903, 1905), aber nach 3—5 Tagen beginnt die Desorganisation. In seltenen Fällen kommt es zur Bildung weniger Konidienträger, die aber bald wieder verschwinden. SALMON hat diese bei den Erysiphaceen nicht seltene Erscheinung als *Subinfektion* bezeichnet. Nach NEGER (1923) beschränkt sich die Subinfektion in den meisten Fällen auf eine lokale Bräunung oder Rötung der befallenen Epidermiszellen. Gleichzeitig wird eine rotbraune, gummiartige Masse ausgeschieden, die die jungen Haustorien umhüllt und unschädlich macht. Die Subinfektion darf wohl kaum als Vorläufer einer echten Infektion, als beginnende Anpassung an neue Wirte aufgefasst werden. NEGER (1923) erzielte auf Pflanzen Subinfektionen, die sicher weit ausserhalb des Infektionskreises des betreffenden Pilzes liegen. Das Oidium von *Erysiphe cichoracearum* auf *Sonchus asper* erzeugte z. B. Subinfektionen auf *Taraxacum*, *Senecio*, *Trifolium*, *Solanum*, *Phaseolus*, *Tropaeolum*, *Epilobium montanum* und *Ranunculus Ficaria*.

SALMON (1904) hat eine Theorie der Subinfektion aufgestellt, die von der durchaus modernen Vorstellung einer aktiven Immunität in der Pflanze ausgeht. Er glaubte, dass die Zellen der Nährpflanze ein Enzym enthalten, das das Wachstum des Pilzes verhindert. Die Menge des in einer Zelle enthaltenen Enzyms genügt, um das erste, vielleicht auch das zweite eindringende Haustorium abzutöten. Dringen aber nacheinander verschiedene Haustorien in dieselbe Zelle ein, so finden die letzten das Enzym aufgebraucht. Es kann sich in dieser Zelle ein Haustorium weiter entwickeln, so dass ein spärliches Mycel und 1—2 Konidienträger entstehen können, die aber nicht imstande sind, sich weiter zu entwickeln. Nach dieser Auffassung dürfte die Subinfektion nicht als Vorläufer einer echten Infektion bezeichnet werden, denn gerade die Tatsache, dass die Abwehrenzyme genügen, um einen normalen Angriff des Pilzes zu verhindern, würde für eine genetische Immunität der Pflanze sprechen.

6. Allgemeine Ergebnisse der Infektionsversuche.

In zahlreichen Infektionsversuchen von MARCHAL, NEGER, SALMON, REED, STEINER, ŠKORIĆ, HAMMARLUND, MAURIZIO, KLIKA, BUCHHEIM, BOUWENS und mir ist der Nachweis erbracht worden, dass die Erysiphaceen in verschiedenem Grade spezialisiert sind. Bei dem Oidium auf Cucurbitaceen umfasst der Infektionskreis einer biologischen Art die ganze Familie der Cucurbitaceen mit wenigen Ausnahmen. In andern Fällen,

besonders bei der von mir (1922) untersuchten *Erysiphe horridula* kommen auf einer Familie verschiedene formae speciales vor, die zum Teil die gleichen Sammelarten befallen. So wurde z. B. *Cerintho alpina* von den biologischen Arten auf *Symphytum*, *Echium*, *Myosotis*, *Pulmonaria* und *Asperugo* befallen. Jede dieser biologischen Arten hat ihre Hauptwirte, die leicht und regelmässig befallen werden und ihre Nebenwirte, die dem Parasiten gegenüber in verschiedenem Grade resistent sind. Die Spezialisierung scheint in diesen Fällen unscharf, labil zu sein. Es soll später erörtert werden, worauf diese Erscheinung zurückgeführt werden könnte.

Bei den meisten biologischen Arten scheint die Spezialisierung weiter fortgeschritten zu sein. Sehr oft ist eine biologische Art auf eine Wirtsgattung beschränkt. So befällt z. B. *Erysiphe cichoracearum* f. sp. *sonchi* alle in den Versuchen verwendeten *Sonchus*-Arten und geht sogar auf eine kanarische baumförmige Art, *Sonchus Jacquinianus* über. *Erysiphe depressa* befällt alle *Arctium*-Arten ungefähr gleich leicht.

Erysiphe Martii auf *Trifolium*, *E. cichoracearum* f. *cirsii* und f. *centaureae*, sowie zahlreiche andere biologische Arten sind innerhalb der Gattung auf einzelne Arten oder Artengruppen spezialisiert und bieten das gleiche Bild einer labilen Spezialisierung wie *E. horridula*, nur in engem Rahmen. In den meisten Fällen richtet sich die Spezialisierung nicht nach der systematischen Stellung der Wirtspflanzen. Eine Ausnahme bildet in dieser Beziehung *Erysiphe Fischeri*, deren einzige biologische Art auf die Sektion *Annui* der Gattung *Senecio* spezialisiert ist. Nach den Untersuchungen von HAMMARLUND (1925) sind viele biologische Arten auf eine oder wenige Wirtsspezies spezialisiert.

Endlich hat man besonders bei Mehltauarten auf Kulturpflanzen eine noch weitergehende Spezialisierung nachgewiesen. Beim Mehltau der Rosen, des Weizens (VAVILOV, 1919) und der Hortensie (FOEX, 1927, BLUMER, 1927) gibt es innerhalb einer Art empfängliche und stark resistente Sorten neben allen Abstufungen. Es scheint jedoch, dass diese Unterschiede in erster Linie durch genotypische Eigenschaften und Disposition der Wirtspflanze bedingt sind. Auch in Fällen, wo die Infektion in den Versuchen im allgemeinen sehr leicht und regelmässig erfolgt, stösst man gelegentlich auf sehr resistente Individuen.

Im einzelnen lieferten die Infektionsversuche der verschiedenen Autoren ziemlich abweichende Resultate, wie aus Tab. 14 hervorgeht. Während die meisten Autoren eine ziemlich starke Spezialisierung der Formen auf *Trifolium* feststellten, ergaben meine Versuche das Bild einer ziemlich unkonstanten, labilen Spezialisierung. Dies könnte natürlich auf Fremdinfectionen oder Verunreinigung des Aus-

gangsmaterials zurückzuführen sein. Wo verschiedene Mehltauinfektionen nahe beisammen sind, ist die Gefahr, dass die Konidien gegenseitig vermischt werden, sehr gross. Durch Insekten (*Mycodiplosis*) oder durch leichte Luftströmungen können Konidien leicht auf eine fremde Wirtspflanzen verschleppt werden. Ein Beispiel dieser Art konnte ich experimentell feststellen. In einem Versuchshaus standen etwa 1 m voneinander entfernt eine stark befallene junge *Eiche* und einige Stöcke von *Melilotus officinalis*, ebenfalls stark infiziert. Mit Konidien von *Microsphaera alphitoides* auf der Eiche wurden nun gesunde *Melilotus*-Pflanzen infiziert. Von 20 ausgeführten Infektionen ergaben zwei ein positives Resultat. Diese Infektionen sind nur auf eine Verunreinigung des Ausgangsmaterials zurückzuführen.¹⁾ Eine solche ist natürlich dann schwierig festzustellen, wenn auf derselben Wirtspflanze mehr als eine biologische Art desselben Pilzes vorkommen können, wie dies z. B. bei den Sammelwirten der *Erysiphe horridula* der Fall ist. Auch HAMMARLUND (1925) hat nachgewiesen, dass auf einer Wirtspflanze zwei biologische Arten vorkommen können. Er zeigte, dass die auf *Hordeum europaeum* vorkommende Form nicht auf *Triticum vulgare* übergeht (120 Impfungen fielen negativ aus). Dagegen geht der Weizenmehltau (in 4 von 20 Impfungen) auf Gerste über und von hier auf Weizen zurück. Damit ist also erwiesen, dass auf *Hordeum* zwei biologische Arten vorkommen können, die sich in ihrem Infektionsvermögen nicht ganz decken. Die nach Tab. 14 vorhandenen Unterschiede in den Infektionsresultaten können also damit erklärt werden, dass die verschiedenen Autoren mit verschiedenen biologischen Arten des Pilzes arbeiteten. Ebenso könnten im Ausgangsmaterial zwei biologische Arten des Pilzes vermischt sein, was besonders auf Sammelwirten nicht unwahrscheinlich ist. Arbeitet man mit einer solchen Mischkultur, so kann sich in den Ergebnissen natürlich eine scheinbar schwächere Spezialisierung ergeben. Andererseits darf man die Konstanz in der Wirtswahl der biologischen Arten auch nicht überschätzen. In der Natur sind nirgends Grenzen, die nicht modifizierbar wären. Wir werden später in der Disposition der Nährpflanze einen Faktor kennen lernen, der den Infektionskreis einer biologischen Art verkleinern oder erweitern kann, allerdings nicht in unbegrenztem Masse.

NEGER (1902) stellte die Hypothese auf, dass die Ascosporen

¹⁾ Als Verunreinigungen oder Fremdfinfektionen sind wohl auch einige Infektionsresultate von KLIKA (1922) zu betrachten. Es gelang ihm z. B. *Sphaerotheca macularis* von *Alchemilla vulgaris* auf *Sanguisorba* und *Erysiphe umbelliferarum* von *Chaerophyllum* auf *Cirsium oleraceum* und *Ranunculus bulbosus* zu übertragen. Dagegen ging in den Versuchen von KLIKA *Erysiphe umbelliferarum* auf *Heracleum* nicht auf *Pastinaca* und *Chaerophyllum* über!

eine grössere Infektionskraft besitzen als die Konidien. Mit Hilfe der Ascosporen würde der Pilz jedes Jahr seinen Wirtskreis erweitern und z. B. Pflanzen befallen, die selten oder nie Perithezien bilden und bei denen eine Mycelüberwinterung an der Pflanze nach NEGER nicht in Betracht kommt (*Senecio vulgaris*). Doch zeigten die Versuche von SALMON (1903), MARCHAL (1903), STEINER (1908) und HAMMARLUND (1925), dass Ascosporen und Konidien biologisch gleichwertig sind, so dass die Hypothese von NEGER wohl fallen gelassen werden muss.

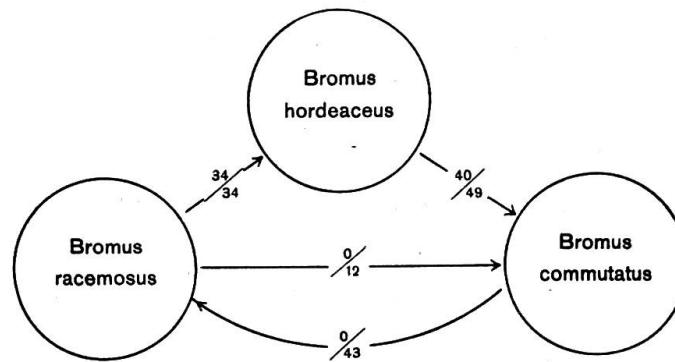
SALMON (1904) glaubte, dass der Infektionskreis biologischer Arten durch Passagen über sogenannte «*bridging species*» erweitert werden könne. In seinen Versuchen ging die Form der *Erysiphe graminis* auf *Bromus racemosus* nicht auf *Bromus commutatus* über. Auch die reziproke Infektion gelang nicht. Übertrug er aber Konidien von *B. racemosus* auf *B. hordeaceus*, so entwickelte sich der Pilz auf dieser Pflanze gut und ging dann in weiteren Versuchen auch von *B. hordeaceus* auf *B. commutatus* über. Daraus schloss SALMON, dass *B. hordeaceus* eine «*bridging species*» darstelle. HAMMARLUND (1925), der die Versuche SALMONS wiederholte, kam zu wesentlich andern Schlüssen. Er infizierte *Bromus commutatus* mit Konidienmaterial von *B. hordeaceus*, was keine Schwierigkeiten bereitete. Mit den auf *B. commutatus* entstandenen Konidien gelang es ihm, *B. racemosus* direkt zu infizieren, allerdings nur in wenigen Fällen. HAMMARLUND glaubt, dass *B. racemosus* eine sehr resistente Nährpflanze sei und nur mit Konidien von hoher Infektionskraft infiziert werden könne. Solche können nur auf einer sehr empfänglichen Wirtspflanze wie *B. hordeaceus* oder auf einer relativ empfänglichen wie *B. commutatus* entstehen. Jedenfalls ist also HAMMARLUND die direkte Übertragung des Pilzes von *B. commutatus* auf *B. racemosus* gelungen. Die genauen Infektionsresultate von SALMON und HAMMARLUND sind in folgendem Schema dargestellt (S. 54, Fig. 5). Der Nenner des Bruches bedeutet die Zahl der ausgeführten Impfungen, der Zähler die Zahl der positiven Infektionen.

Ich habe (1922) die Vermutung ausgesprochen, dass *Cerinthe major* für den Übergang der *Erysiphe horridula* von *Symphytum* auf *Echium* als «*Bridging Spezies*» dienen könnte. Die direkte Übertragung gelang mir damals in 10 Versuchen nicht. In Anbetracht der Wichtigkeit dieser Frage wurden diese Versuche fortgesetzt. Das Ergebnis war, dass *Echium* in 14 von 47 ausgeführten Impfungen auch direkt von *Symphytum* aus infiziert werden konnte. *Echium vulgare* ist also nur als ziemlich resistenter Nebenwirt der biologischen Art auf *Symphytum officinale* zu betrachten. In diesem Falle sind die positiven Infektionen weniger auf eine besonders hohe Infektionskraft der

Konidien, als auf eine Veränderung der *Echium*-Blätter durch besondere Kulturbedingungen im Gewächshaus zurückzuführen.

Auch in den Versuchen von MAURIZIO (1927) ergaben sich keine sichern Anhaltspunkte für das Vorkommen von «Bridging Spezies». Die biologischen Arten von *Podospaera oxyacanthae* auf *Cydonia* und *Crataegus* haben als gemeinsamen Sammelwirt *Pirus communis*. Das biologische Verhalten dieser Pilze wurde jedoch auf diesem Sammelwirt in keiner Weise geändert. Die von *Cydonia*, resp. *Crataegus* stammenden Formen gingen stets nur wieder auf ihre eigentliche Nährpflanze zurück. Die Angaben von STEINER (1908) über das Vorkommen von «Bridging Spezies» bei *Sphaerotheca macularis* müssten nochmals überprüft werden.

Infektionsergebnisse nach SALMON:



Infektionsergebnisse nach HAMMARLUND:

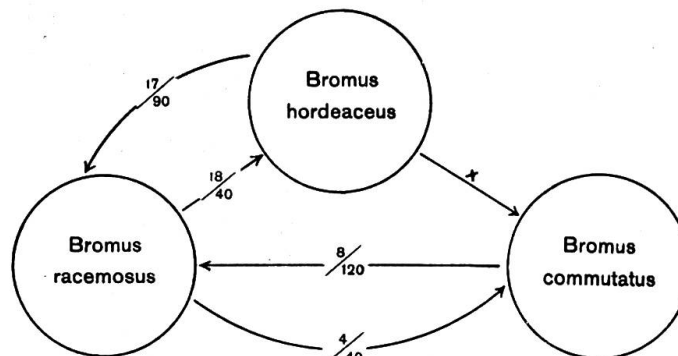


Fig. 5

Schema der Bridging Spezies auf *Bromus* nach SALMON und HAMMARLUND.

Wir haben also bei den Erysiphaceen keine Anhaltspunkte, dass das biologische Verhalten eines Pilzes durch Passage über bestimmte Nährpflanzen verändert werden könnte. Die biologischen Arten scheinen in der Wirtswahl sehr konstant zu sein und müssen als verschiedene Genotypen des Pilzes betrachtet werden (HAMMARLUND, 1925, p. 49). Das schliesst nicht aus, dass z. B. durch verschiedene indivi-

duelle Resistenz der Nährpflanzen gelegentliche nicht erbliche Modifikationen in der Spezialisierung einer biologischen Art vorkommen können. Die biologischen Arten der Erysiphaceen verhalten sich also gleich wie diejenigen anderer parasitischer Pilze.

Die biologischen Arten sind wohl in den meisten Fällen auch durch kleine morphologische Unterschiede charakterisiert. Ich konnte (1922) bei *Erysiphe horridula* nachweisen, dass sich diese Unterschiede auch in der Kultur auf verschiedenen Nährpflanzen nicht wesentlich verändern. Wachsen auf der gleichen Wirtsspezies zwei verschiedene biologische Arten des Pilzes, wie dies auf *Cerintho major* der Fall ist, so bleiben die morphologischen Unterschiede nahezu unverändert bestehen. Wo also bei genügend Messungen auf einem Wirt ein zweigipfeliges Variationspolygon entsteht, kann man mit ziemlicher Sicherheit auf genotypische Unterschiede im Material schliessen. Einen Einfluss des Wirtes auf die Konidiengrösse konnte ich bei *Cerintho* nach der Kultur in 3 Klonengenerationen nicht nachweisen. Nachdem nun durch die systematischen Konidienmessungen festgestellt ist, dass der Konidiengrösse eine gewisse Konstanz zukommt, wäre nun dieses Merkmal in biologisch gesichtetem Material noch näher zu verfolgen. Nach REED (1904) unterscheiden sich die biologischen Arten der *Erysiphe graminis* auf *Poa* und *Secale* auch durch ihre Wachstumsintensität und durch ihre Farbe.

Ob die Grössenunterschiede der Perithezien auf den verschiedenen Nährpflanzen ebenfalls als konstantes Merkmal der biologischen Arten zu gelten haben, oder ob sie auf Wirtseinfluss zurückzuführen sind, müsste durch weitere Messungen in Verbindung mit Infektionsversuchen festgestellt werden. Jedenfalls darf der Einfluss des Wirtes auf die Speziesbildung bei den Erysiphaceen nicht überschätzt werden. SALMON (1905) zeigte, dass auf denselben Genera der Wirtspflanzen in Nordamerika *Phyllactinia angulata*, in Europa aber *Ph. suffulta* vorkommt. Ich konnte wiederholt beobachten, dass sich auf den gleichen Nährpflanzen zwischen europäischem und amerikanischem Material bedeutende Unterschiede feststellen lassen.

In der Ausbildung der Anhängsel müssen allerdings bestimmte Gesetzmässigkeiten im Zusammenhang mit der Beschaffenheit der Blattoberfläche der Wirtspflanze auffallen. Auf Wirten mit stark behaarter Blattoberfläche kommen nämlich in der Regel Perithezien mit sehr rudimentären Anhängseln vor. Dies trifft zu für *Erysiphe urticae* auf *Urtica*, *E. verbasci* auf *Verbascum*, *E. artemisiae* auf *Artemisia*, *Sphaerotheca Volkartii* auf *Dryas*, *S. Niesslii* auf *Sorbus Aria* und *S. macularis* auf *Potentilla Anserina*. Die dichte Behaarung der Blätter scheint die Ausbildung der Anhängsel zu hemmen.

Auf *Artemisia* und auf *Cirsium heterophyllum* entstanden auf der schwach behaarten Blattoberseite Perithechien mit normal ausgebildeten, braunen Anhängseln, während diese auf der Unterseite stark zurückgebildet waren.

Auf *Potentilla Anserina* fand ich Perithechien an einer unbehaarten Stelle des Blattes (Tierfrass). Diese Fruchtkörper zeigten nun viel besser ausgebildete Anhängsel, so dass die rudimentäre Ausbildung der Anhängsel hier nur als eine durch die Nährpflanze bedingte Modifikation zu betrachten ist. Ist aber eine Form des Pilzes auf eine Nährpflanze mit stark behaarten Blättern spezialisiert, so darf hier die Reduktion der Anhängsel als Artmerkmal verwendet werden, und es würde sich fragen, ob dieses Merkmal nicht erbfest geworden ist. Wollte man diese Erscheinung auf Selektion zurückführen, so müsste man annehmen, dass sich auf einer Pflanze mit behaarten Blättern nur Perithechien mit rudimentären Anhängseln ansiedeln konnten. Dann stellt sich aber die Frage, wie die angeführten Fälle auf *Potentilla*, *Cirsium* und *Artemisia* erklärt werden müssten.

HAMMARLUND (1925) hat verschiedene Fälle von Wirtseinfluss (Matrikalmodifikationen) eingehend untersucht. Verlaufen die chemischen Vorgänge in einem Individuum einer Art schneller als in einem andern, so kann sich dieser Unterschied in der Kettenbildung der Konidienträger auswirken. In andern Fällen konnte er nachweisen, dass die verschiedenen Ernährungsverhältnisse auf verschiedenen Wirtsspezies bestimmte konstante Matrikalmodifikationen beim Pilze bedingen. *Sphaerotheca mors uvae* bildet z. B. auf *Ribes rubrum* längere Konidienketten als auf *R. Grossularia*. Die Keimungsenergie und die Vitalität der Konidien ist auf *R. rubrum*, dem Nebenwirt, kleiner. Da diese Unterschiede in den Ernährungsverhältnissen gleich bleiben, sind auch die Matrikalmodifikationen beim Pilz konstant. Zufällige Ernährungsstörungen in der Nährpflanze müssten also auch zeitweise Modifikationen des Pilzes zur Folge haben.

V. Immunität und Anfälligkeit der Nährpflanzen

Dass Immunität und Anfälligkeit der Nährpflanzen erblich fixiert sind, ist durch zahlreiche Untersuchungen sichergestellt. Die Arbeiten der verschiedenen Forscher zeigen aber keinen einheitlichen Vererbungstypus. Die Immunität der Nährpflanze beruht wohl auf verschiedenen Erbfaktoren und kann zudem relativ leicht modifikativ beeinflusst werden, was das Gesamtbild dieser Erscheinungen noch komplizierter gestaltet.