

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:	5 (1915)
Heft:	3
Artikel:	Weitere Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der Protomycetaceen
Autor:	Büren, Günther von
Kapitel:	1: Umbelliferen bewohnende Formen der Gattung Protomyces
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-821084

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 19.02.2026

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

I. Umbelliferen bewohnende Formen der Gattung *Protomyces*.

A. Allgemeines.

Bei den *Umbelliferen* bewohnenden Vertretern der Gattung *Protomyces*, speziell bei denjenigen Formen, die dem Typus des *Protomyces macrosporus* angehören, lassen sich keine morphologischen Unterschiede feststellen; namentlich kann hier das bei allen Formen als kugelige Blase austretende Endosporium nicht als Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden, wie dies bei den *Compositen* bewohnenden Formen dieser Pilzgattung der Fall ist, wo dasselbe bei den einzelnen Formen spezifische Gestaltungsverhältnisse aufweist. (Siehe hierzu pag. 32-33.) Die kleinen Unterschiede der Sporengroßesse, die eventuell vorhanden sind, fallen für die morphologische Unterscheidung nicht in Betracht, da sie sich schon wegen der unregelmässigen Gestalt der Sporen nicht genügend scharf fassen lassen. (Vergleiche hierzu auch das in Kapitel II auf pag. 32 in der Fussnote Gesagte.)

Dagegen haben wir hier durch Spezialisationsversuche biologische Unterschiede nachweisen können. So unterschieden wir bereits auf Grund unserer Versuche aus den Jahren 1913 und 1914 die folgenden Formae speciales: *f. sp. Cicutariae* auf *Chaerophyllum hirsutum* Ssp. *Cicutaria* (Vill.) Briq.; *f. sp. Carvi* auf *Carum Carvi* L.; *f. sp. Aegopodii* auf *Aegopodium Podagraria* L.; *f. sp. Heraclei* auf *Heracleum Sphondylium* L. und *f. sp. Laserpitii latifolii* auf *Laserpitium latifolium* L., jede derselben mit einem grösseren oder kleineren Kreis von «Nebenwirten».

Diese ersten Versuche hatten aber auch schon gezeigt, dass hier die biologischen Unterschiede nicht immer gleich scharf ausgeprägt sind; auch schienen zwischen den einzelnen biologischen Arten bezüglich der Grösse des Kreises ihrer Wirte Verschiedenheiten zu bestehen. (Verschiedene Grade der Plurivorie.) Was speziell den letzteren Punkt anlangt, so hatte auch schon Fräulein P o p t a (1899, p. 30—32) im Jahre 1899 durch ihre Experimente gezeigt, dass der auf *Aegopodium Podagraria* lebende *Protomyces macrosporus*, also jene

Form, die wir jetzt als *forma specialis Aegopodii* bezeichnen, einen ziemlich grossen Kreis von Wirtspflanzen aufzuweisen hat.

Um noch tiefer in diese angedeuteten Verhältnisse einzudringen, haben wir weitere Untersuchungen in dieser Richtung unternommen, deren Resultate im folgenden mitgeteilt werden sollen. Einsteils sind es Experimente, die mit den oben erwähnten Formen wiederholt und ergänzt worden sind, andernteils sind es solche Versuche, die mit Sporenformen vom Typus des *Protomyces macrosporus* ausgeführt worden sind, mit denen meines Wissens noch nicht experimentiert worden ist. Es betrifft dies die Formen, die auf *Chaerophyllum silvestre* (L) Schinz u. Thellung, *Ligusticum Mutellina* (L) Crantz und *Laserpitium Panax* Gouan parasitieren.

B. Experimentelle und morphologische Untersuchungen.

Infektionsmaterial.¹⁾

Die Chlamydosporen der meisten *Protomycetaceen* sind Dauersporen, d. h. sie erlangen ihr Keimungsvermögen erst nach einer Ruheperiode, sofern sie während derselben bestimmten äusseren Faktoren unterworfen waren.

Es schien mir wichtig zu erfahren, welche diese zur Erlangung der Keimfähigkeit massgebenden Faktoren sind, umso mehr als das Gelingen von Spezialisationsversuchen in erster Linie davon abhängig ist, dass im Frühjahr gesundes, keimfähiges Material zur Verfügung steht.

Mit einzelnen Formen von *Protomyces* und *Protomycopsis*, namentlich solchen, deren Wirtspflanzen der montanen und alpinen Region angehören, hatte ich beim üblichen Ueberwinterungsverfahren (Unterbringen der infizierten Pflanzenteile in Tuchsäckchen, die im Freien ca. 30 cm über dem Boden aufgehängt wurden) ungünstige Erfahrungen gemacht. Die Vermutung lag somit nahe, dass die tieferen Temperaturen und namentlich auch die längere Schneebedeckung, wie sie in den höheren Lagen Regel ist, auf das Keimungsvermögen einen begünstigenden Einfluss ausüben würden.

Andererseits deuteten die günstigen Ergebnisse, welche wir mit den sogenannten Kistenversuchen erzielten (über die Anordnung derselben siehe v. Büren 1915, p. 36), darauf hin, dass das zeitweilige Austrocknen mit wechselnder Feuchtigkeit schon allein genügt,

¹⁾ Das hier Mitgeteilte hat sowohl für das Sporenmaterial der Umbelliferen und Compositen bewohnenden Vertreter der Gattung *Protomyces*, als auch für dasjenige der Gattung *Protomycopsis* Geltung.

um eine sichere und reichliche Keimung zu gewährleisten, umso mehr als das die Einflüsse sind, denen die Sporen auch beim Aufenthalt im Freien ausgesetzt sind.

Um die Frage experimentell zu prüfen, wurden verschiedene Sporenproben in folgender Weise überwintert:

1. Eine Anzahl Tuchsäckchen, welche mit Pilzmaterial beschickt waren, verbrachte ich Ende September 1916 nach Gsteig, 1180 m ü. M., wo sie im Garten des Pfarrhauses in ca. 30 cm Höhe über dem Boden in Gebüschen aufgehängt wurden. Das Material verblieb bis Ende April 1917 an diesem Ort.

Herrn Pfarrer R. Müller-Steck in Gsteig möchte ich hier meinen besten Dank aussprechen für seine freundliche Unterstützung bei meinen Untersuchungen, im besondern auch für die meteorologischen Daten, die er mir zur Verfügung gestellt hat. Aus diesen geht u. a. hervor, dass die Säckchen fast den ganzen Winter über im Schnee begraben waren. Im April waren sie ganz und halb im Schnee, zeitweise auch vollständig aper.

2. Habe ich Sporenmaterial in Blumentöpfen überwintert, deren Grund mit einer dünnen Lage von Erde und Laub bedeckt war, um eine den natürlichen Verhältnissen entsprechende gleichmässige Feuchtigkeit zu gewährleisten. Die mit Gaze überspannten Töpfe wurden auf umgestülpte Töpfe gesetzt und blieben den ganzen Winter über (Oktober bis März) im Freien stehen.

3. Wurde Pilzmaterial in Säckchen unter dem Vordach eines Speichers im väterlichen Garten überwintert, wo es niemals den Niederschlägen direkt preisgegeben war.

Die Keimungsversuche mit dem oben erwähnten Material, das also in verschiedenartiger Weise überwintert hatte, wurden im Frühjahr ausgeführt, d. h. in den Monaten April bis Juni. Die Resultate waren folgende:

Das in Gsteig, 1180 m ü. M., überwinterte Material hatte nur eine spärliche Keimfähigkeit. Viele Proben solcher Sporen, die von Wirtspflanzen alpiner Standorte herrührten, keimten ebensowenig wie diejenigen, welche in Bern, 540 m ü. M., im Freien in Tuchsäckchen überwintert hatten. Das unter dem Vordach des Speichers aufbewahrte Material hatte im Frühjahr seine Keimkraft vollständig eingebüßt. Ein grosser Teil der Sporen aus diesen Proben zeigten auch einen stark lichtbrechenden oder sogar vollständig geschrumpften plasmatischen Inhalt. Dagegen erzielten wir mit allen Sporen, gleichgültig welcher Herkunft, die in Töpfen mit Erde im Freien überwintert hatten, durchweg eine rasche und reichliche Keimung, entsprechend dem gesunden Aussehen ihres Inhalts.

Die vorliegenden Versuche gestatten uns die folgenden Schlüsse zu ziehen:

Der für das Zustandekommen der Keimfähigkeit der *Protomyces* Dauersporen wesentlichste Faktor scheint der Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit zu sein. Ich glaube auch, dass die auslaugende Tätigkeit des Wassers, das die organischen Substanzen aus den Pflanzenteilen entführt, auf die Keimung der Sporen einen günstigen Einfluss ausübt, eine Ansicht, die bereits von Klebahn (Klebahn 1914, p. 1—32) für die Teleutosporen der *Uredineen* geäussert worden ist.

Kälte und Schneebedeckung allein vermögen die Sporen nicht in das keimfähige Stadium zu bringen; ebensowenig genügt die Luftfeuchtigkeit, die im Winter vorhanden ist, um die Sporen keimfähig zu machen.

Versuchsanordnung.

Die Versuchsanordnung ist die gleiche wie ich sie bei meinen ersten Untersuchungen über die Spezialisation der *Protomycetaceen* angewendet und damals auch ausführlich beschrieben habe (v. Büren 1915, p. 30—31). Die einzelnen Versuchsreihen sind mehrmals wiederholt worden, je nach der Menge des Sporenmaterials, das zur Verfügung stand. Wenn irgendwie möglich, sind die im Laboratorium unter Glasglocken ausgeführten Infektionsversuche durch im Freien ausgeführte Kistenversuche (v. Büren 1915, p. 36) ergänzt worden. Zur Technik derselben sei es mir gestattet, an dieser Stelle noch einige ergänzende Bemerkungen beizufügen. Sie betreffen den Schutz gegen Vögel und Schnecken, der unerlässlich ist, wenn man nicht Gefahr laufen will, den Versuch unter Umständen in kürzester Frist vernichtet zu sehen, was umso unangenehmer ist, als diese Untersuchungen, die ohnehin langfristig sind, jeweilen nicht vor Ablauf eines Jahres wiederholt werden können (Winterruhe vor der Sporenceimung ist unerlässlich!). Besser als eine eingehende Erläuterung mag die beigegebene Figur (Fig. 1) die Anordnung der Schutzmassnahmen verdeutlichen, welche sich nach meinen während fünf Jahren gemachten Erfahrungen ausgezeichnet bewährt haben.

Fig. 1 A zeigt einen Kistenversuch im Längsschnitt. Die unten befindliche, mit Wasser gefüllte Blechwanne verunmöglicht den Schnecken in das auf den umgestülpten Blumentöpfen gesetzte Kistchen, welches die Versuchspflanzen enthält, vorzudringen. Durch die gestrichelte Linie ist in der Figur das Drahtgeflecht ange deutet, durch welches die Pflanzen von den Vögeln abgesperrt werden. Ferner ist aus dem Schema ersichtlich, in welcher Weise die aus Pappe hergestellten Becher angeordnet sind, die im Herbst mit befallenen Pflanzenteilen beschickt werden und welche dann im Frühjahr von den Versuchspflanzen durchwachsen werden.

Fig. 1 B zeigt die Versuchsanordnung von der Seite her, hier ist besonders ersichtlich, wie die seitliche Absperrung durch Latten bewerkstelligt ist, die zugleich als Träger des Drahtgeflechtes dienen.

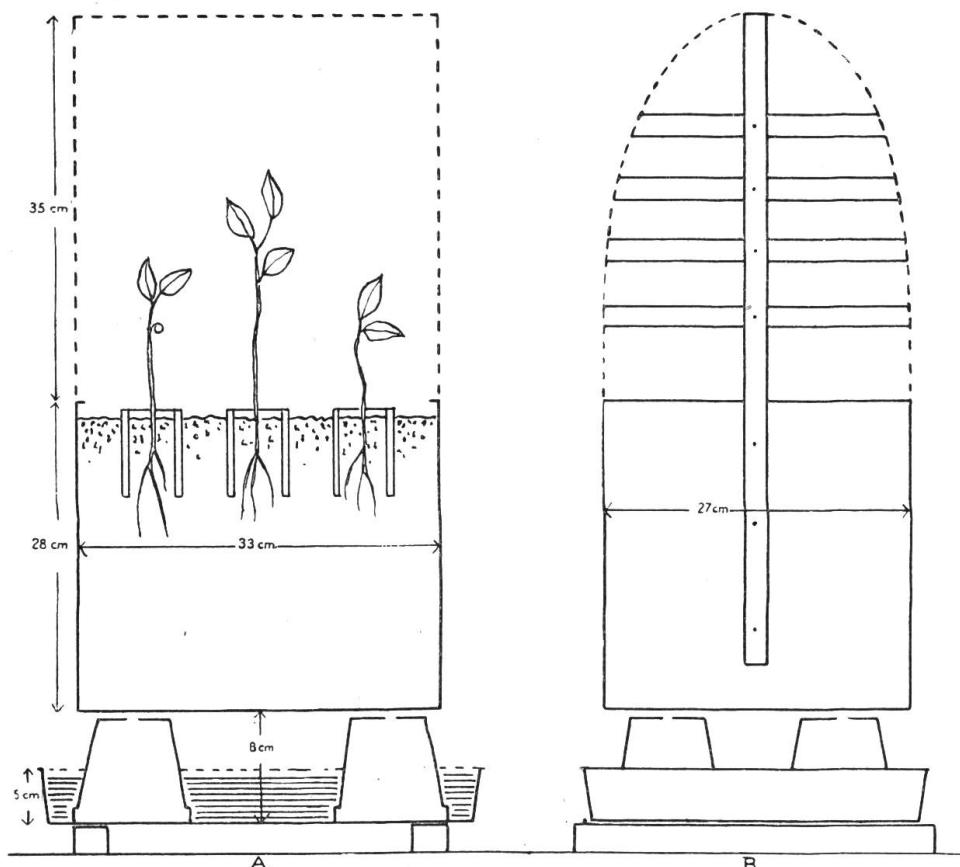


Fig. 1

Anmerkung: Die Kistchen werden erst im Frühjahr mit den Schutzvorrichtungen versehen, und zwar dann, wenn die Gaze, mit welcher dieselben den Winter über zugedeckt waren, entfernt wird.

1. *Protomyces macrosporus* auf *Aegopodium Podagraria* L.

a. Experimentelles.¹⁾

Das Material, das zu den im folgenden mitgeteilten Versuchen Verwendung fand, sammelte ich jeweilen im Herbst an der sog. «Schütte» bei Bern. Bei der Wahl der Versuchspflanzen ist darauf geachtet worden, dass namentlich auch diejenigen *Umbelliferen* mit in die Experimente einbezogen wurden, die bereits als *Protomyces*-Wirte bekannt geworden sind.

¹⁾ Betreffend die Darstellung der Spezialisationsversuche ist folgendes zu sagen: Um Raum zu sparen, musste leider auf die ausführliche Wiedergabe der Versuchsprotokolle verzichtet werden. Die Resultate sind in Tabellen zusammengefasst, und zwar wurden dabei nur die Versuchsreihen mit starkem Befall der Hauptwirte einbezogen, sodass auch den negativen Resultaten einige Beweiskraft zukommt. In den Tabellen bedeutet die 1, kleinere Ziffer einer jeden Kolonne, die Anzahl

Versuche aus den Jahren 1915, 1916, 1917, 1918 und 1919.

Sporenmaterial von <i>Protomyces macrosporus</i> auf <i>Aegopodium Podagraria</i> L. gebracht auf:	Versuche mit Topfpflanzen	Kistchen- versuche
<i>Aegopodium Podagraria</i> L	+ 13,13	+ 4,4
<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L	- 10,0	
<i>Astrantia major</i> L	- 1,0	
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> L	- 6,0	
<i>Chaerefolium silvestre</i> (L) Schinz u. Thellg. .		- 4,0
<i>Chaerefolium silvestre</i> Ssp. ¹⁾ Ch. stenophyllum (Rouy u. Camus) Schinz u. Thellung	- 2,0	
<i>Coriandrum sativum</i> L	- 6,0	
<i>Apium nodiflorum</i> (L) Rehb.	- 5,0	
<i>Cicuta virosa</i> L	- 6,0	
<i>Carum Carvi</i> L	+ 3,3	
<i>Sium erectum</i> Huds.	- 12,0	
<i>Oenanthe Phellandrium</i> Lam.	- 4,0	
<i>Oenanthe pimpinelloides</i> L	- 3,0	
<i>Selinum Carvifolia</i> L	+ 3,1	
<i>Ligusticum Mutellina</i> (L) Crantz		- 4,0
<i>Angelica silvestris</i> L		- 1,0
<i>Angelica Archangelica</i> L		+ 1,1
<i>Peucedanum palustre</i> (L) Lapeyr.	+ 6,3	
<i>Peucedanum palustre</i> (L) Mönch.	- 2,0	
<i>Peucedanum Ostruthium</i> (L) Koch.		- 1,0
<i>Pastinaca sativa</i> L	+ 10,10	
<i>Laserpitium latifolium</i> L	+ 2,2	
<i>Laserpitium Siler</i> L	- 1,0	
<i>Thapsia garganica</i> L	- 1,0	

Aus der obigen Tabelle ergibt sich, dass ausser dem Hauptwirt *Aegopodium Podagraria* und den bereits von Popota (1899, p. 32) und mir (1915, p. 33) experimentell nachgewiesenen weitern Wirten

der Versuchspflanzen, die insgesamt zur Untersuchung der Biologie der betr. Pilzform herangezogen worden ist. Dabei sind die während der Versuche eingegangenen Pflanzen nicht mitgerechnet. Die 2, grössere Ziffer, gibt die Anzahl der mit Erfolg infizierten Versuchspflanzen an. Zur besseren Orientierung ist vor die Ziffern ein + für die positiven und ein — für die negativen Resultate eingetragen. In sämtlichen Tabellen sind die mit Topfpflanzen ausgeführten Versuche von den Kistchenversuchen getrennt zur Darstellung gebracht worden.

Es musste ferner auch darauf verzichtet werden, die Herkunft der Versuchspflanzen im einzelnen anzugeben. Den grössten Teil derselben habe ich im Freien ausgegraben oder aus selbstgeernteten Samen herangezogen. Fast sämtliche Pflanzen kamen zur Blüte und konnten somit auf ihre richtige Bestimmung hin verifiziert werden.

Unter den Kontrollpflanzen ist niemals eine *Protomyces*-infektion aufgetreten.

¹⁾ Die Pflanzen wurden aus Samen gezogen, den ich seinerzeit am einzigen Standort dieser Subspezies von *Chaerefolium silvestre* in der Schweiz, in der Combe von Pietschieson bei Bressaucourt im Berner Jura, gesammelt hatte. (28. VI. 1908.)

noch die folgenden *Umbelliferen* von der auf *Aegopodium* lebenden *Protomyces*-Form befallen werden: *Selinum carvifolium* L., *Angelica Archangelica* L., *Peucedanum Cervaria* (L) Lapeyr, und *Laserpitium latifolium* L.

Somit sind nun insgesamt 17 *Umbelliferen* als Wirte für die oben genannte *Protomyces*-Form experimentell festgestellt. Darunter finden wir auch *Carum Carvi* L. und *Laserpitium latifolium* L., *Umbelliferen*, die bereits aus der Natur als *Protomyces*-Wirte bekannt sind. Was nun diese beiden letzteren Pflanzen anbelangt, so ist dazu folgendes zu bemerken.

In den Spezialisationsversuchen gelang die Infektion von *Carum Carvi* L. nur dann, wenn jugendliche Pflanzen mit Sporenmaterial belegt wurden; dies war auch schon bei meinen ersten Versuchen der Fall.

Der Umstand, dass in unsrern Versuchen in keinem Fall *Sium erectum* Huds. (12 Pflanzen!) befallen worden ist, scheint sehr dafür zu sprechen, dass der auf dieser Pflanze bei Rödgen in Oberhessen (18. Juli 1899) von O. Jaap (1914, p. 5) gefundene *Protomyces* eine besondere *forma specialis* bildet. Diese Vermutung wird ausserdem durch die besonderen Standortsverhältnisse dieser Wirtspflanze nahegelegt.

Bei *Laserpitium latifolium* L. hatte die Infektion einen besonderen Charakter, indem nämlich die verhältnismässig gut ausgebildeten Schwielen auch bei wiederholter mikroskopischer Untersuchung nur sehr wenig Chlamydosporen aufzuweisen hatten, während sonst gewöhnlich die Gewebezwischenräume an den Infektionsstellen von diesen ganz erfüllt sind. Die Infektion blieb stationär, man gewann den Eindruck, dass sich der Pilz auf einem seinen Bedürfnissen nicht völlig zusagenden Substrat befindet. Auf diese Verhältnisse werden wir weiter unten bei der Zusammenfassung der experimentellen Untersuchungen nochmals zurückzukommen haben.

Hier sei nur noch festgestellt, dass immerhin eine ganze Reihe von *Umbelliferen*, worunter auch mehrere, die als Träger anderer *Protomyces*-Formen bekannt sind, sich in unsrern Versuchen als vollständig immun gegenüber der auf *Aegopodium* lebenden Form erwiesen haben.

b. Einfluss des Parasiten auf den Wirt und Cytologisches.

Das Krankheitsbild, welches *Protomyces macrosporus* Unger verursacht, ist bei sämtlichen seiner *formae speciales* im wesentlichen ungefähr das gleiche. Wir wählen zu unserer näheren Orientierung über diesen Punkt die *f. sp. Aegopodii* und werden uns dann damit

begnügen, jeweilen bei der Besprechung der andern f. sp. die kleinen, in dieser Hinsicht vorkommenden Abweichungen zu erwähnen.

Bei sämtlichen *Umbelliferen* bewohnenden *Protomyces*-Formen vom Typus des *Protomyces macrosporus* ist der Pilz, und zwar sowohl sein Mycel als auch die Chlamydosporen, auf die Interzellularräume beschränkt; die Gefässbündel bleiben hier stets pilzfrei, im Gegensatz zu den *Compositen* bewohnenden Vertretern dieser Pilzgattung, die vorwiegend in den Gefässbündeln ihrer Wirtspflanzen leben.

An den Infektionsstellen verursacht dieser Parasit oft mehrere Millimeter messende schwielenartige Erhebungen von meist spindelförmiger Gestalt, die mitunter in ihrer Längsachse einen Centimeter und mehr erreichen. In jugendlichen Stadien haben die Schwiele ein weisslich-glasiges Aussehen, später werden sie gelblich und schliesslich braun. Sie treten ganz vorwiegend auf den Blattstielen und an den Blattrippen auf; dagegen scheint der Pilz nur ganz ausnahmsweise auf die Blühtriebe und Blütenteile überzugreifen. Bei der f. sp. *Aegopodii* habe ich bis jetzt diesen Ausnahmefall nicht beobachtet.

Bei starkem Befall werden erhebliche Deformationen der betroffenen Organe verursacht. Charakteristisch ist beispielsweise der Umstand, dass bei stark infizierten Pflanzen, namentlich wenn die Blattrippen ergriffen sind, die Blattunterseite nach oben gedreht ist. Der geübte Beobachter kann daran zuweilen schon aus der Entfernung in einer Graswiese die infizierten Pflanzen erkennen, besonders bei *Heracleum Sphondylium* ist dies sehr schön zu beobachten.

Bei extrem starkem Befall bekommen die Pflanzenteile ein scheinbar welkes Aussehen, obschon sie in Wirklichkeit vollständig turgeszent sind. (Vergl. Fig. 1, Tafel I.)

Eine Verfärbung der die *Protomyces*-Infektionen umgebenden Gewebepartien haben wir bei den *Umbelliferen* kaum beobachtet; überhaupt scheint auch bei starker Ausbreitung des Pilzes die Wirtspflanze nicht namhaft geschädigt zu werden.

Bereits im allgemeinen Teil des ersten Abschnittes dieser Arbeit hatte ich angedeutet, dass in bezug auf die Grösse und Keimungsverhältnisse zwischen den einzelnen f. sp. von *Protomyces macrosporus Unger* keine greifbaren Unterschiede bestehen. Die kurzen Angaben über die Sporen der f. sp. *Aegopodii*, die ich hier folgen lasse, haben also allgemeine Gültigkeit.

Der häufigste gemessene Durchmesser der Dauersporen bewegt sich nach unseren Messungen¹⁾ zwischen 50—60 μ ; aber mitunter fin-

¹⁾ Wir haben unsere Messungen mit dem aus der Leitz'schen Firma stammenden Stufenmikrometer nach Metz mit Obj. 7 (Leitz) und 151 mm Tubusauszug durchgeführt.

det man auch viel kleinere oder auch wesentlich grössere Sporen. Die Sporenmembran hat eine Dicke von ca. $4,5-5\text{ }\mu$, ihre Farbe kann als hell-graubraun bezeichnet werden und stimmt mit der No. 153 des Code des Couleurs von Klincksieck und Valllette gut überein. Bezüglich der Einzelheiten über den Vorgang der Keimung verweise ich auf meine frühere Publikation (v. Büren 1915, p. 4—18). Auch in dieser Hinsicht haben sich zwischen den sämtlichen untersuchten *formae speciales* keine prinzipiellen Abweichungen ergeben. Der einzige Unterschied, der etwa namhaft gemacht werden könnte, ist der, dass das Keimungsvermögen in den Versuchen für die einzelnen *formae speciales* ein sehr verschiedenes war. Am leichtesten erfolgte die Keimung bei der *f. sp. Aegopodii* und *Heraclei*, während sie bei den andern erst beobachtet werden konnte, nachdem der Ueberwinterung des Sporenmaterials die grösste Aufmerksamkeit zugewendet worden war. (Vgl. hierzu das unter a. dieses Kapitels Gesagte.)

Bezüglich der zytologischen Verhältnisse erschien es vorerst besonders wünschenswert zu erfahren, ob es nicht doch mit einer Fixierungsflüssigkeit gelingen würde, auch bei *Protomyces macrosporus* Unger die Kerne einwandfrei zur Darstellung zu bringen, wie dies bei den *Compositen* bewohnnendem Formen bereits geschehen war.

Es wurden systematisch eine ganze Reihe von Fixierungsmitteln durchprobiert und die damit erhaltenen Resultate verglichen. Von diesen Flüssigkeiten ergab nur das Chromessigsäure-Formalin-Gemisch¹⁾ ein befriedigendes Resultat.

Mit diesem Gemisch fixierte keimende Chlamydosporen von *Protomyces macrosporus* zeigten normale Kernbilder, es waren nicht mehr nur undifferenzierte Körperchen im Plasma, sondern ein Kernbläschen mit einem Nucleolus waren nunmehr deutlich wahrzunehmen. Fig. 2 und 3, Tafel I.

Ueber den einwandfreien Nachweis des Kerns in den Endosporen bestanden seit meinen letzten Untersuchungen noch einige Zweifel, die ich übrigens damals schon selber geäussert hatte; eine klare Unterscheidung zwischen Kern und metachromatischen Körpern schien hier noch nicht mit der wünschbaren Sicherheit erreicht.

Durch die Untersuchungen von E. Paravicini (1918, p. 337 bis 340) über den Zellkern der Bakterien und *Ustilagineen* angeregt, kam ich auf den Gedanken, die von ihm mit Erfolg angewendeten Fixierungs- und Färbungsverfahren auch für meine Nachforschungen in Anwendung zu bringen.

¹⁾ Das Gemisch hatte die folgende Zusammensetzung: 1 % Chromsäure 5 Teile, 1 % Essigsäure 2 Teile, 40 % Formalin 1 Teil (käufliches Formalin).

Anstatt nun die etwas rohen und unvollkommenen Verfahren der Bakteriologie anzuwenden, wurden die Endosporen auf mit Eiweiss eingeriebenen, zudem etwas feucht gehaltenen Objekträgern aufgefangen (vergleiche v. Büren 1915, p. 8, über die Technik) und mit Chrom-Osmium-Essigsäure (Flemming'sche Lösung, schwächeres Gemisch) fixiert, dann gehörig ausgewaschen und nachher mit Hämatoxylinlösung nach Heidenhain gefärbt.

In guten, namentlich sorgfältig differenzierten Präparaten konnte in eben aus dem Sporangium ausgeworfenen, noch nicht copulierten Endosporen je ein Körper nachgewiesen werden, den man seiner scharfen Differenzierung wegen ohne Zweifel als Kern ansehen kann. In einigen Fällen ist dieser von einer hellen, schmalen Zone umgeben. Fig. 4, Tafel I.

Daneben beobachtet man Granula von unregelmässiger Gestalt und Lage (in den beigegebenen Figuren nicht eingetragen), die wohl als die eigentlichen metachromatischen Körper zu identifizieren sind.

In Sporen, die paarweise kopuliert hatten, war es von besonderem Interesse, das Verhalten der Kerne zu verfolgen. Hier konnte nun die Beobachtung gemacht werden, dass sich die Kerne dem Kopulationskanal nähern, ja sogar in denselben vordringen können, um dort zu verschmelzen. Ob dabei eine eigentliche Kernverschmelzung zustande kommt, oder ob nur eine Kernpaarung vorliegt, ist bei der Kleinheit des Objektes nicht mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Damit wäre also immerhin die Möglichkeit einer Kernverschmelzung bei der Sporenpkopulation nachgewiesen, und nun erhebt sich die Frage, ob die von uns seinerzeit (v. Büren 1915, p. 18) vermuteten Kernpaarungen in den jungen Chlamydosporen zurecht bestehen, oder ob hier nicht Kernteilungen vorliegen, eine Möglichkeit, die wir bereits damals in Erwägung gezogen hatten. Leider waren unsere Bemühungen bis jetzt vergeblich, um einen genaueren Einblick in die Kernverhältnisse des jungen Mycels vor der Chlamydosporenbildung zu erlangen. Wir führen jedoch diese Untersuchung weiter, denn erst durch die Abklärung dieses Punktes, namentlich auch der sicheren Feststellung des Ortes, an welchem die Kernverschmelzung im Entwicklungsgang erfolgt, wird die Diskussion über die systematische Stellung dieser Pilzgruppe wiederum mit Erfolg aufgenommen werden können.

2. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Heracleum Sphondylium* L.

Experimentelles.

Das zu den Versuchen mit dieser Form dienende Material wurde bei Lehn am Belpberg (23. IX. 1915, 2. X. 1916) und im Blumental bei Mürren (19. IX. 1917) gesammelt.

Der auf *Heracleum Sphondylium* lebende *Protomyces* ist ungemein verbreitet, namentlich auch auf den Wiesen der Voralpen.

Versuche aus den Jahren 1916, 1917 und 1918.

Sporenmaterial von <i>Protomyces macrosporus</i> auf <i>Heracleum</i> <i>Sphondylium</i> L. gebracht auf:	Versuche mit Topfpflanzen	Kistchen- versuche
<i>Heracleum Sphondylium</i> L.	+ 19,18	+ 5,5
<i>Heracleum Sphondylium</i> Ssp. <i>H. montanum</i> (Schl.) Briq.	+ 3,3	
<i>Heracleum alpinum</i> L.	+ 2,0	+ 3,2
<i>Heracleum sibiricum</i> L. *)	+ 3,3	
<i>Heracleum pyrenaicum</i> Lam. *)	+ 4,3	
<i>Heracleum nepalense</i> Don. *)	+ 6,5	
<i>Heracleum Lehmanianum</i> Bunge *)	+ 1,1	
<i>Chaerophyllum silvestre</i> Ssp. <i>Ch. stenophyllum</i> (Rouy u. Camus) Schinz u. Thellung	- 4,0	- 3,0
<i>Cicuta virosa</i> L.	- 9,0	
<i>Oenanthe Phellandrium</i> Lam.	- 1,0	
<i>Athamanta cretensis</i> L.	- 1,0	
<i>Ligusticum Mutellina</i> (L) Crantz		- 2,0
<i>Angelica silvestris</i> L.	- 2,0	- 1,0
<i>Angelica Archangelica</i> L.		- 1,0
<i>Peucedanum Cervaria</i> (L) Lapeyr.		- 1,0
<i>Peucedanum palustre</i> (L) Mönch	- 1,0	
<i>Peucedanum Ostruthium</i> (L) Koch		- 1,0
<i>Pastinaca sativa</i> L.	+ 10,10	
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	+ 1,0	+ 2,1
<i>Laserpitium Siler</i> L.	- 3,0	+ 2,1

Diese Experimente zeigen also, dass der auf *Heracleum Sphondylium* L. lebende Pilz auch auf andere Spezies und Subspezies der Gattung überzugehen vermag, eine Tatsache, die zu erwarten war, welche aber nunmehr experimentell bestätigt ist. Ausserdem wurde *Pastinaca sativa* von dieser Pilzform, wie bereits schon in unseren Versuchen aus dem Jahre 1914, wiederum sehr stark befallen. Ebenso

*) Bei den mit Kreuzchen versehenen Pflanzen kann für eine richtige Bestimmung nicht garantiert werden. Zwar standen mir blühende Exemplare dieser *Heracleum*-Pflanzen zur Verfügung, ich konnte mir jedoch die zur Bestimmung nötige Literatur nicht verschaffen. *H. pyrenaicum* Lam. u. *H. nepalense* Don. wurden aus Früchten von Stöcken erzogen, die im Botanischen Garten in Bern stehen: *H. sibiricum* L. und *H. Lehmanianum* Bunge aus Früchten, welche aus den Botanischen Gärten von Hohenheim, Würzburg und Christiania bezogen worden waren. Die Früchte zur Heranzucht von *H. Sphondylium* Ssp. *montanum* (Schleich) Briq. verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. E. Wilczek in Lausanne, der sie für mich an der Ofenstrasse ob Zernez (Unter-Engadin) gesammelt hatte, wofür ich ihm hier meinen besten Dank sage.

verhält sich die *f. sp. Carvi*, ferner werden wir weiter unten ein eben-solches Verhalten gegenüber *Pastinaca sativa* für die *Protomyces*-Formen auf *Ligusticum Mutellina* (L) Crantz und *Laserpitium*-Arten festzustellen haben. Dadurch wird die von uns seinerzeit ausgesprochene Ansicht bestätigt, dass *Pastinaca sativa* ein «Sammelwirt» ist.

Damals hatten wir auch bereits die Frage aufgeworfen, ob vielleicht dem Sammelwirt *Pastinaca sativa* die Eigenschaft einer «bridgeing species» im Sinne Ward's beizumessen sei. Man hat sich dabei die Sache etwa so vorzustellen, dass, vorausgesetzt die Annahme einer «bridgeing species» sei richtig, es dann möglich sein würde, die Form auf *Aegopodium* über *Pastinaca sativa* vielleicht schon in der ersten Generation oder doch in einer späteren Generation auf *Heracleum* zu bringen.

Die Experimente, die wir in dieser Richtung unternommen haben, scheinen jedoch die Annahme, in *Pastinaca sativa* eine «bridgeing species» zu erblicken, nicht zu bestätigen. Absolut entscheidend in dieser Frage sind jedoch meine Versuche noch nicht, indem sie sich erst auf Sporenmaterial erstrecken, das nur eine Entwicklungsperiode auf *Pastinaca* durchgemacht hat. Bevor Uebertragungsversuche mit Sporenmaterial vorliegen, das zunächst während mehreren Generationen hindurch auf *Pastinaca* gezüchtet worden ist, darf die Möglichkeit nicht unbedingt in Abrede gestellt werden, dass der Pilz, sagen wir z. B. die *f. sp. Aegopodii*, dadurch die Befähigung erhalten würde, *Heracleum Sphondylium* L. zu befallen.

Aus der obigen Tabelle ist ferner ersichtlich, dass der auf *Heracleum* lebende Pilz auch *Laserpitium latifolium* L. und *L. Siler* L. zu befallen vermag. Allerdings war die Infektion auf *Laserpitium*, namentlich auf *L. latifolium*, sehr schwach. Die mikroskopische Prüfung der befallenen Gewebe hatte auch ergeben, dass sich der Parasit nur sehr spärlich entwickelt hatte.

Durch dieses letztere Versuchsergebnis könnte man zur Annahme geneigt sein, dass es überhaupt nicht berechtigt ist, eine *f. sp. Heraclei* und eine *f. sp. Laserpitii*, wie wir weiterhin noch sehen werden, zu unterscheiden. Verschiedene Beobachtungen veranlassen mich jedoch an der Auffassung festzuhalten, dass wir es hier mit spezialisierten Formen zu tun haben. Die Spezialisation ist nur in den vorliegenden Fällen nicht so weitgehend wie bei manchen andern parasitischen Pilzen; wir werden in der Diskussion am Schluss dieses Abschnittes auf diesen Punkt noch zurückkommen.

3. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Chaerophyllum hirsutum* L.
und Ssp. *C. Cicutaria* (Vill.) Briq.

Experimentelles.

Das Sporenmaterial, das zu den Versuchen mit dieser *Protomyces*-Form diente, stammte von Röthenbach i. Emmental (auf *Ssp. Ch. Cicutaria* (Vill.) *Briq.* 27. Sept. 1916) und aus dem Bremgartenwald b. Bern (auf *Ch. hirsutum* L. 12. Okt. 1917 und 11. Okt. 1918).

Auch diese *Protomyces*-Form scheint eine ziemliche Verbreitung zu haben, an feuchten Waldabhängen und Schluchten sowie an Bachufern trifft man *Chaerophyllum* nicht selten davon befallen.

Bei dieser Sporenform verfügte ich ausschliesslich über Kistchenversuche, die Experimente mit Topfpflanzen haben sämtlich fehlgeschlagen, was seinen Grund darin hat, dass überwinterte Sporen, welche zu solchen Versuchen verwendet werden müssen, eine starke Einbusse ihrer Keimfähigkeit erleiden.

Versuche aus den Jahren 1917, 1918 und 1919.

In Ergänzung zur obigen Tabelle ist folgendes zu bemerken:

Chaerophyllum hirsutum bzw. *Ssp. Ch. Circutaria* (Vill.) Briq. waren in den Experimenten durchweg ausserordentlich stark befallen, sodass den negativen Resultaten ziemliche Beweiskraft zukommt.

Eigentümlich ist das Verhalten von *Chaerefolium silvestre* Ssp. *Ch. stenophyllum* (Rouy u. Camus) Schinz u. Thellung, bei welchem

unter den sieben in den Versuch einbezogenen Pflanzen eine befallen worden ist. Eine Verunreinigung schien im betreffenden Fall nicht vorzuliegen, denn unter den Kontrollpflanzen habe ich während der ganzen Dauer der Versuche, wie eingangs bereits erwähnt, niemals eine *Protomyces*-Infektion feststellen können; wir müssen also annehmen, dass bisweilen, wahrscheinlich unter extrem günstigen Verhältnissen, *Chaerefolium silvestre* Ssp. *stenophyllum* (Rouy u. Camus) Schinz u. Keller für den auf *Chaerophyllum* lebenden Pilz anfällig ist.

Auffallend ist ferner, dass in unseren Versuchen *Pastinaca sativa* L. immun geblieben ist; ob hier jedoch nicht vielleicht eine Zufälligkeit vorliegt, muss erst noch durch weitere Experimente ermittelt werden.

4. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Chaerefolium silvestre* (L.) Schinz und Thellung.

Experimentelles.

Das wenige Sporenmaterial, das zu diesen Versuchen zur Verfügung stand, wurde in einer Hecke an der Schosshaldenstrasse¹⁾ bei Bern gesammelt (5. VI. 1916 und 12. X. 1917).

Diese auf *Chaerefolium silvestre* lebende Pilzform scheint nicht sehr verbreitet zu sein, wenigstens ist mir ausser dem oben genannten Standort trotz eifriger Suchens kein weiterer Fundort bekannt geworden.

Versuche aus den Jahren 1917 und 1918.

Sporenmaterial von <i>Protomyces macrosporus</i> auf <i>Chaerefolium silvestre</i> (L.) Schinz u. Thell. gebracht auf:	Versuche mit Topfpflanzen	Kistchen- versuche
<i>Chaerefolium silvestre</i> (L.) Schinz u. Thellg. . .	+ 2,1	+ 1,1
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> Ssp. <i>Ch. Circutaria</i> (Vill.) Briq.	- 2,0	- 1,0
<i>Pastinaca sativa</i> L.	- 3,0	

Aus diesen Versuchen geht also hervor, dass die auf *Chaerefolium silvestre* (L.) Schinz u. Thellung lebende Form von *Protomyces macrosporus* Unger offenbar *Chaerophyllum* nicht zu befallen vermag, auch *Pastinaca sativa* scheint immun zu sein. Des spärlichen

¹⁾ Herr Dr. A. Wartenweiler hatte seinerzeit die Freundlichkeit, mich auf diesen Standort aufmerksam zu machen, wofür ich ihm auch hier meinen besten Dank sage.

Materials wegen konnten allerdings nur wenige Pflanzen in die Experimente einbezogen werden, es darf dagegen hervorgehoben werden, dass namentlich im Kistchenversuch *Chaerefolium* ausserordentlich stark befallen war, während *Chaerophyllum* vollständig gesund blieb, ein Umstand, der die Beweiskraft des Resultates dieser Versuchsreihe wesentlich erhöht. Dieses Ergebnis scheint uns auf jeden Fall zu Gunsten unserer Auffassung zu sprechen, dass sowohl der auf *Chaerefolium silvestre* als auch der auf *Chaerophyllum hirsutum* lebende Pilz je einer besonderen spezialisierten Form angehört. Ein weiteres Beweismittel für diese Annahme sehen wir in der Tatsache, dass am oben erwähnten Standort die vielen *Aegopodium*- und *Chaerophyllum*-Stöcke, die inmitten der befallenen *Chaerefolium*-Pflanzen standen, vollständig gesund waren.

5. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Ligisticum Mutellina* L. (Crantz).

a. Experimentelles.

Das Material, welches den nachfolgenden Versuchsreihen zu Grunde liegt, sammelte ich am 29. VIII. 1917 und am 9. VIII. 1918 an der Furkastrasse ob Gletsch.

Dieser Pilz ist in den Voralpen auf *Ligisticum Mutellina* ziemlich häufig anzutreffen.

Versuche aus den Jahren 1917 und 1918.

Sporenmaterial von <i>Protomyces macrosporus</i> auf <i>Ligisticum</i> <i>Mutellina</i> (L) Crantz gebracht auf:	Versuche mit Topfpflanzen
<i>Ligisticum Mutellina</i> (L) Crantz	+ 2,2
<i>Astrantia major</i> L.	- 1,0
<i>Aegopodium Podagraria</i> L.	- 1,0
<i>Meum athamanticum</i> Jacq.	+ 1,1
<i>Peucedanum Ostruthium</i> (L) Koch	- 1,0
<i>Pastinaca sativa</i> L.	+ 2,2
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	+ 1,1
<i>Laserpitium Panax</i> Gouan	- 1,0

Aus der obigen Tabelle ist zu ersehen, dass ausser *Ligisticum* und *Pastinaca sativa* noch *Meum athamanticum* und *Laserpitium latifolium* befallen worden sind, Resultate, die uns dafür zu sprechen scheinen, dass der auf *Ligisticum Mutellina* (L) Crantz vorkommende Pilz einen grossen Kreis von Nebenwirten hat. In Anbetracht der wenigen Versuchspflanzen, die wir hier vorläufig in die Experimente

einbeziehen konnten, wird es nötig sein, die Versuche zu wiederholen und zu erweitern. Da auf *Meum athamanticum* *Protomyces macrosporus* auch bereits gefunden worden ist, so wird es namentlich auch nötig sein, Versuche mit diesem Pilz anzustellen, die dann mit Versuchsgruppen mit dem auf *Ligusticum* und *Laserpitium* lebenden *Protomyces* kombiniert, allein uns in den Stand setzen werden, die etwas verwickelten Verhältnisse bezüglich der Spezialisation abzuklären. Die *f. sp. Ligustici*, wie wir sie vorläufig bezeichnen wollen, hat also bis zur Durchführung dieser angedeuteten Versuche einen provisorischen Charakter.

b. Einfluss des Parasiten auf den Wirt.

Bei *Ligusticum Mutellina*, welche von *Protomyces* befallen waren, hatten wir wiederholt Gelegenheit, die Beobachtung zu machen, dass die Infektion auch auf die Doldenstrahlen übergegriffen hatte und von da sogar auf die Früchte. In diesen bleibt der Pilz auf die Fruchtwand beschränkt, die zuweilen von den Dauersporen ganz erfüllt ist. Fig. 2.

Im Endosperm haben wir jedoch niemals die geringsten Spuren des Pilzes nachweisen können; trotzdem scheinen die vom Pilz ergriffenen Früchte im allgemeinen in ihrer Entwicklung erheblich geschädigt zu werden, indem mitunter das Endosperm in diesen vertrocknet ist, aber auch wenn die Schädigung bei weitem nicht immer so weit geht, so bleiben die befallenen Früchte doch meist kleiner als die normalen.

Immerhin ist die Möglichkeit, dass auch eventuell befallene Früchte zur Keimung gelangen, wobei mitunter sogar eine Uebertragung des Pilzes auf die junge Keimpflanze erfolgen kann, experimentell bestätigt. So hatte z. B. Herr Dr. A. Wartenweiler im Mai 1918 zu Versuchszwecken (mit *Plasmopara*) Früchte von *Ligusticum Mutellina* in einem Blumentopf ausgesät (Wartenweiler, A. 1918, p. 285). Bei einer Kontrolle am 1. Juni 1918 zeigte es sich, dass ein grosser Teil der *Ligusticum*-Pflänzchen mit *Protomyces*-Schwielen behaftet waren. Die Untersuchung der leeren Fruchtschalen sowie des zurückgelegten Saatgutes, das von Herrn

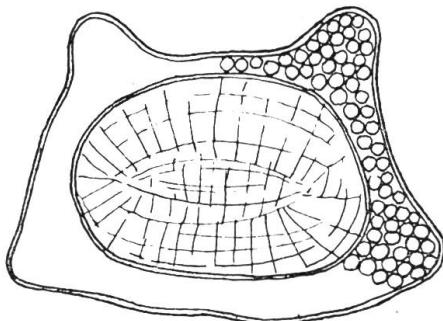


Fig. 2. Teilfrucht von *Ligusticum Mutellina*, deren Fruchtwand mit Dauersporen von *Protomyces* erfüllt ist. Leitz. Oc. 3 Obj. 1. Vergr. ca. 18¹⁾.

¹⁾ Mit Ausnahme der Figuren 1, 3 und 4 sind sämtliche Textfiguren in dieser Arbeit mit der Kamera entworfen worden.

Dr. A. Wartenweiler¹⁾ auf der Jochalp zwischen Tschiertschen und Prada im Kanton Graubünden gesammelt worden war, zeigten, dass diese zum Teil von *Protomyces* befallen waren.

Im Hinblick auf den weiter unten zu besprechenden Pilz, nämlich *Protomyces inundatus Dangeard* auf *Apium nodiflorum* (L) Rchb., bei welchem wir seinerzeit ebenfalls eine Uebertragung durch infizierte Früchte nachgewiesen hatten (v. Büren 1918), sei hier speziell darauf aufmerksam gemacht, dass bei dem auf *Apium* lebenden Pilz nur die in der Fruchtwand lebenden Sporen zur Ueberwinterung befähigt sind, diese also sozusagen für den Pilz die einzige Möglichkeit zur Uebertragung sind, während bei *Ligusticum* sowohl die in den vegetativen Teilen als auch in den Früchten vorkommenden Sporen Dauersporen sind.

6. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Laserpitium latifolium* L.

a. Experimentelles.

Das zu diesen Versuchen verwendete Sporenmaterial sammelte ich am 9. IX. 1916, 19. IX. 1917 und 26. VIII. 1918 im Blumental bei Mürren, auf den Schutthalden unter dem Mutthorn.

Versuche aus den Jahren 1917, 1918 und 1919.

Sporenmaterial von <i>Protomyces macrosporus</i> auf <i>Laserpitium latifolium</i> L. gebracht auf:	Versuche mit Topfpflanzen	Kistchen- versuche
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	+ 2,2	+ 6,6
<i>Laserpitium prutenicum</i> L.	- 2,0	- 1,0
<i>Laserpitium marginatum</i> Ssp. <i>L. Gaudini</i> (Moretti) Rchb.		+ 1,1
<i>Laserpitium Siler</i> L.		+ 1,1
<i>Laserpitium Panax</i> Gouan	+ 1,1	+ 3,2
<i>Sanicula europaea</i> L.	- 1,0	
<i>Chaeropholium silvestre</i> Ssp. <i>Ch. stenophyllum</i> (Rouy u. Camus) Schinz u. Thellung	- 1,0	
<i>Aegopodium Podagraria</i> L.	- 1,0	- 4,0
<i>Ligusticum Mutellina</i> (L) Crantz	- 1,0	- 1,0
<i>Angelica Archangelica</i> L.	- 1,0	
<i>Peucedanum Cervaria</i> (L) Lapeyr.	+ 3,1	
<i>Peucedanum palustre</i> (L) Mönch	- 1,0	
<i>Pastinaca sativa</i> L.		+ 2,2
<i>Heracleum Sphondylium</i> L.	- 1,0	- 2,0
<i>Thapsia garganica</i> L.	+ 3,1	

¹⁾ Herrn Dr. A. Wartenweiler, der mir dieses Material in zuvorkommender Weise zur Untersuchung überlassen hat, spreche ich hier meinen besten Dank aus.

Die Experimente haben uns gezeigt, dass die auf *Laserpitium latifolium* L. parasitierende *Protomyces*-Form auch auf eine ganze Reihe von andern Spezies der Gattung *Laserpitium* überzugehen vermag. Darunter befindet sich auch *Laserpitium Panax Gouan*, eine *Umbellifere*, die im Freien ebenfalls ziemlich häufig von *Protomyces macrosporus* befallen gefunden wird.

Bereits dieses Versuchsresultat deutet darauf hin, dass der auf *Laserpitium latifolium* und *L. Panax* lebende *Protomyces* ein und derselben biologischen Form angehört. Diese Vermutung ist auch durch den Gegenversuch mit dem auf *Laserpitium Panax* lebenden *Protomyces* bestätigt worden. (Vergleiche hierzu den nächsten Abschnitt weiter unten.) Da in den Versuchen sämtliche in die Experimente einbezogenen *Laserpitium*-Spezies ungefähr gleich stark befallen worden sind, so haben wir auch keinen Anhaltspunkt dafür, dass die eine oder andere Form sich besonders an die von ihr in der Natur bewohnte *Laserpitium*-Spezies «gewöhnt» hätte.

Wir werden also in Zukunft von einer *f. sp. Laserpitii* zu sprechen haben, wobei jeweilen der Wirt, auf dem der Pilz gefunden worden ist, anzugeben sein wird.

Die von uns seinerzeit aufgestellte *f. sp. Laserpitii latifolii* wird damit hinfällig.

Ob im Freien *Laserpitium prutenicum* L., *L. marginatum* Ssp. *L. Gaudini (Moretti)* Rchb. und *L. Siler* L. auch mit *Protomyces* befallen gefunden werden, ist uns nicht bekannt; diesbezügliche Angaben haben wir weder aus der Literatur noch aus Herbarien beibringen können. *Laserpitium Siler* hatte ich selber die Gelegenheit daraufhin an zahlreichen Standorten zu beobachten, jedoch bis jetzt stets mit negativem Ergebnis.

Ferner sind in unseren Versuchen von dieser *Protomyces*-Form *Peucedanum Cervaria* (L) Lapeyr. und *Pastinaca sativa* L. befallen worden, sodann auch *Thapsia garganica* L.

Der Umstand, dass R. Maire (1915, p. 255) auf dieser letzteren Pflanze in Tunesien, wo sie sehr verbreitet ist, einen *Protomyces macrosporus* gefunden hatte, veranlasste uns, dieselbe auch in unsere Versuche einzubeziehen. *Thapsia garganica* L. scheint also in den Wirtekreis des *Protomyces macrosporus f. sp. Laserpitii* zu gehören. Wie ich aus Engler und Gilg, Syllabus der Pflanzenfamilien, 7. Aufl., entnehme, gehört die Gattung *Thapsia* tatsächlich auch in die Gruppe der *Laserpitieae*. Von der *f. sp. Aegopodii* wurde *Thapsia garganica* in unseren Versuchen nicht befallen. (Siehe Tabelle der Versuche mit der *f. sp. Aegopodii*, p. 8.)

b. Einfluss des Parasiten auf den Wirt.

An Orten, an welchen *Laserpitium latifolium* reichlich blühte und fruchtete und zudem sehr stark von *Protomyces* befallen war, haben wir bis jetzt sowohl die Blütenaxe als auch sämtliche Teile der Blüten immer pilzfrei angetroffen. Ein einziges Mal nur haben wir an einem Stengelblatt eine leichte Infektion wahrnehmen können. Wir wissen nicht, ob sich die Blütenteile von *Laserpitium latifolium* allgemein so verhalten, oder ob das nur speziell für die Standorte zutrifft, an denen wir unsere Beobachtungen gemacht haben. Wir glaubten jedoch dieselben hier mitteilen zu müssen, weil wir bei *L. Panax* einen sehr starken Befall sämtlicher Blütenteile festgestellt haben.

7. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Laserpitium Panax* Gouan.

a. Experimentelles.

Das Sporenmaterial, welches zu den in der untenstehenden Tabelle zusammengefassten Experimenten verwendet wurde, stammte von Gletsch (Ober-Wallis), wo es an der sog. Maienwang hinter dem Hôtel Glacier du Rhône am 12. IX. 1916, 29. VIII. 1917 und 8. VIII. 1918 gesammelt wurde.¹⁾

Versuche aus den Jahren 1917, 1918 und 1919.

Sporenmaterial von <i>Protomyces macrosporus</i> auf <i>Laserpitium</i> <i>Panax</i> Gouan gebracht auf:	Versuche mit Topfpflanzen	Kistchen- versuche
<i>Laserpitium Panax</i> Gouan	— 2,0	+ 5,5
<i>Laserpitium prutenicum</i> L.	+ 2,1	
<i>Laserpitium marginatum</i> Ssp. <i>L. Gaudini</i> (Moretti) Rchb.	+ 1,1	— 1,0
<i>Laserpitium latifolium</i> L.		+ 1,1
<i>Laserpitium Siler</i> L.		+ 3,2
<i>Chaerophyllum silvestre</i> Ssp. <i>Ch. stenophyllum</i> (Rouy u. Camus) Schinz u. Thellung . . .		— 1,0
<i>Aegopodium Podagraria</i> L.		— 4,0
<i>Meum athamanticum</i> Gars.		— 2,0
<i>Ligusticum Mutellina</i> (L) Crantz	— 1,0	
<i>Peucedanum Cervaria</i> (L) Lapeyr.	+ 1,1	
<i>Peucedanum palustre</i> (L) Mönch	— 1,0	
<i>Peucedanum Ostruthium</i> (L) Koch	— 1,0	
<i>Pastinaca sativa</i> L.		+ 2,2
<i>Heracleum Sphondylium</i> L.		— 3,0

¹⁾ Herr Prof. Dr. W. Rytz in Bern hatte die Freundlichkeit, mich auf diesen sehr ergiebigen Standort aufmerksam zu machen, wofür ich ihm hier meinen besten Dank sage.

Vorgreifend hatten wir bereits oben erwähnt, dass der auf *Laserpitium Panax* parasitierende Pilz auch *Laserpitium latifolium* zu befallen vermag. Aus der Tabelle ist ferner ersichtlich, dass auch sämtliche anderen in den Versuch einbezogenen Spezies der Gattung *Laserpitium* für den auf dieser *Umbellifere* lebenden *Protomyces* ebenso anfällig sind, wie für jenen auf *Laserpitium latifolium*. *Pastinaca sativa* ist auch hier wiederum stark befallen worden. *Peucedanum Cervaria* war nur schwach erkrankt. Auch diese Resultate weisen deutlich darauf hin, dass der auf *Laserpitium Panax* und *L. latifolium* parasitierende Pilz ein und derselben forma specialis angehört.

b. Einfluss des Parasiten auf den Wirt.

Während wir gesehen haben, dass bei *Laserpitium latifolium* auf den Blühtrieben so gut wie nie eine *Protomyces*-Infektion vorkommt, so haben wir im Gegenteil bei *Laserpitium Panax* einen ausserordentlich starken Befall sämtlicher Blütenteile beobachten können. *Protomyces*-Schwielen treten hier oft in grosser Zahl nicht nur am Blütenstaft auf, sondern auch an den Hüllblättern, Doldenstrahlen, Hüllblättchen und Doldchenstrahlen. Fig. 3.

Fig. 3. Teil einer Blüten-dolde von *Laserpitium Panax Gouan*, die in allen ihren Partien von *Protomyces*-Schwielen behaftet ist. Ca. natürl. Grösse.

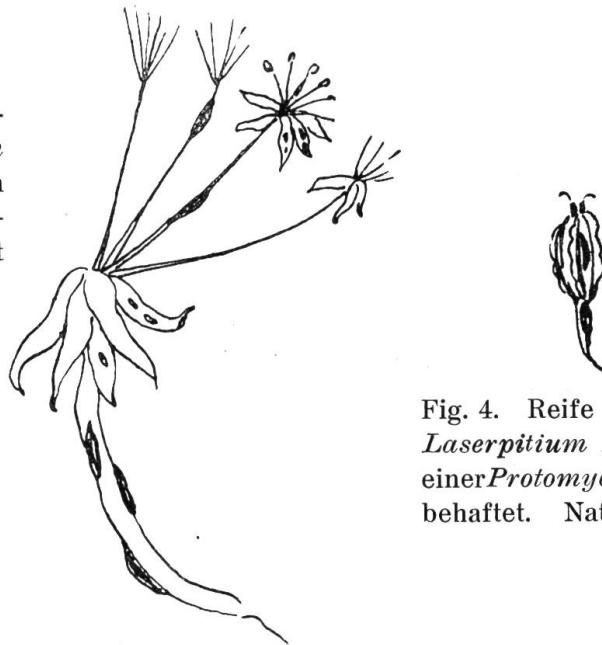


Fig. 4. Reife Frucht von *Laserpitium Panax*, mit einer *Protomyces*-Schwiele behaftet. Natürl. Grösse.

Fruchtknoten und Griffel werden ebenfalls vom Pilz nicht verschont. In vielen Fällen pflegen dann auch diese Früchte vorzeitig zu abortieren. Mitunter findet man aber auch solche, die wohlentwickelt sind, mit normal ausgebildetem Embryo und Endosperm, die nichtsdestoweniger mit Pilzschwielen behaftet sind. Fig. 4. Der Pilz bleibt auch hier auf die Fruchtwand beschränkt, wenigstens so weit

meine Beobachtungen reichen. Es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, dass mitunter auch hier solche Früchte zur Keimung gelangen. Die Keimlinge derselben haben naturgemäß die beste Gelegenheit, sich an den in den zerfallenden Fruchtwänden befindlichen Chlamydosporen zu infizieren, zumal die leeren Früchte sehr oft längere Zeit an den Cotyledonen haften bleiben. Experimentell habe ich zwar die Sache nicht geprüft, aber es scheint mir unzweifelhaft, dass hier die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie wir sie bei dem auf *Ligusticum Mutellina* lebenden Pilz beschrieben haben. Vgl. p. 18—19 dieser Arbeit.

Es muss noch bemerkt werden, dass wenigstens bei den von uns beobachteten Fällen die Infektion und dementsprechend die Schädigung an den Blütenteilen von *Laserpitium Panax* bedeutend grösser waren als bei *Ligusticum Mutellina*.

8. *Protomyces inundatus Dangeard* auf *Apium nodiflorum* (L.) Rehb.

Nachdem nunmehr im Vorhergehenden die *Umbelliferen* bewohnenden Formen der Gattung *Protomyces* abgehandelt worden sind, bleibt mir noch übrig, einiges über die biologischen Verhältnisse von *Protomyces inundatus Dangeard* mitzuteilen. Obschon auch diese Spezies auf einer *Umbellifere* lebt, scheint ihre besondere Besprechung gerechtfertigt, da sie sich in morphologisch-entwicklungs geschichtlicher, sowie auch in biologischer Hinsicht von den andern oben erwähnten Vertretern der Gattung etwas abweichend verhält.

Unsere Versuche aus den Jahren 1916 und 1917 (v. B ü r e n 1918) mit *Protomyces inundatus* hatten bereits ergeben, dass dieser Pilz nicht auf *Aegopodium Podagraria* überzugehen vermag; das gleiche hatten wir auch schon für *Apium graveolens* L. der Sellerie und *Sium erectum* Huds. wahrscheinlich gemacht. Die Immunität der beiden letzt genannten Pflanzen gegenüber *Protomyces inundatus* ist nunmehr durch weitere Spezialisationsversuche bestätigt. Das Nichtbefallen werden von *Apium graveolens* mag zunächst etwas befreudlich erscheinen. Es darf dabei aber nicht ausser acht gelassen werden, dass die Wirtspflanze von *Protomyces inundatus*, *Apium nodiflorum* nebst einigen andern Spezies, von früheren Autoren in der Gattung *Helosciadium* Koch vereinigt wurden. Ferner sind die biologischen Verhältnisse von *Apium graveolens*, der kultivierten Gemüsepflanze, und von *Apium nodiflorum*, einer ausgesprochenen Sumpfpflanze, denkbar verschiedene, ein Umstand, der für die Möglichkeit des Befalls von *Protomyces* nach meinen Erfahrungen ebenso sehr in Rechnung zu ziehen ist, als die Verwandtschaftsverhältnisse der Wirtspflanzen.

Es schien mir aber nun doch wünschenswert zu untersuchen, ob es vielleicht nicht gelingen würde, eine andere sumpfbewohnende Spezies der Gattung *Apium* (*Helosciadium*) erfolgreich mit *Protomyces inundatus* zu infizieren.

Durch die Vermittlung der Firma Haage und Schmidt in Erfurt gelangte ich in den Besitz von *Apium inundatum* (L.) Rehb. = *Helosciadium inundatum* Koch-Früchten.¹⁾

Bei einer genauen Prüfung erwies sich dieses Fruchtmaterial als vollständig gesund, d. h. eine Sameninfektion war hier nicht erfolgt; immerhin war die Möglichkeit einer solchen nicht von vornherein unbedingt auszuschliessen. (Vergl. hierzu v. Büren 1918, p. 13—15.)

Um zu ermitteln, ob *Protomyces inundatus* von *Apium nodiflorum* eventuell auch auf *Apium inundatum* überzugehen vermag, leitete ich zunächst am 8. März 1918 den folgenden Versuch ein:

In einen Blumentopf, der vorher samt der darin befindlichen Erde im Dampftopf sterilisiert worden war, wurde eine Mischung von Früchten von *Apium inundatum* mit solchen von *Apium nodiflorum*, welch letztere aber von *Protomyces inundatus* stark befallen waren, ausgesät. Die bei unsren früheren Versuchen gesammelte Erfahrung hatte gezeigt, dass sich der Parasit vermittelst infizierter Früchte ausserordentlich rasch und sicher in den Kulturen verbreitet.

Anfang April hatte sich denn auch im betreffenden Versuch der Pilz bereits auf den Keimpflänzchen von *Apium nodiflorum* ziemlich ausgebreitet, während diejenigen von *Apium inundatum* vollständig pilzfrei blieben, auch nachdem sie längere Zeit beobachtet worden waren.

Eine zweite Versuchsserie, die in der gleichen Weise wie die oben beschriebene angeordnet worden war (eingeleitet am 12. IV. 1918), bestätigte das Ergebnis der ersten Versuchsreihe, hier hatte der Pilz auf *Apium nodiflorum* sogar noch eine stärkere Ausbreitung erlangt.

Ebenso erfolglos blieben die zahlreichen Versuche, *Apium inundatum* mit Endosporen von *Protomyces inundatus* zu infizieren.

Von Ende Juli bis Ende Oktober 1918 waren dann die Pflanzen von *Apium inundatum* inmitten meiner Kulturen von *Apium nodiflorum* aufgestellt, die alljährlich, namentlich gegen den Herbst hin²⁾,

¹⁾ Im Juni und Juli 1919 blühten und fruchteten die Pflanzen in meinen Kulturen, sodass ihre Identität einwandfrei festgestellt werden konnte.

²⁾ In den Kulturen von *Apium nodiflorum*, die ich mehrere Jahre hindurch (1916—1921) im väterlichen Garten hielt, hatte ich Gelegenheit zu beobachten, wie im Anfang des Sommers der Befall von *Protomyces inundatus* zunächst schwach war. (Der Pilz überträgt sich von Jahr zu Jahr, bei uns wenigstens, ausschliesslich

ausserordentlich stark von *Protomyces inundatus* befallen sind. Auch hier zeigte sich *Apium inundatum* gegenüber dem Parasiten vollkommen immun.

Diese Pflanzen überwinterten sodann im Kalthaus. Am 27. IV. 1919 beobachtete ich in den betreffenden Töpfen junge Keimlinge von *Apium nodiflorum*, deren Cotyledonen bereits mit Schwieien des in Frage stehenden Pilzes behaftet waren. (Die Früchte waren zufällig im Herbst 1918 in die Töpfe gelangt, als dieselben in den infizierten Kulturen von *Apium nodiflorum* gestanden hatten.) *Apium inundatum* erzeugte sich aber nach wie vor pilzfrei.

Wir neigen deshalb vorläufig zur Annahme, dass *Protomyces inundatus Dangeard* einzig auf *Apium nodiflorum* lebt.

ANMERKUNG.

Aus der Literatur sind uns noch *Protomyces macrosporus Unger* auf verschiedenen weiteren *Umbelliferen* bekannt geworden. Da jedoch Experimente mit diesen Pilzen noch nicht vorzuliegen scheinen, so sind wir vorläufig noch nicht darüber orientiert, ob wir es hier mit besonderen *formae speciales* zu tun haben, oder ob wir nur Nebenwirte dieser oder jener f. sp. vor uns haben. Weitere Versuche werden nötig sein, um hier Klarheit zu schaffen.

1. *Protomyces macrosporus Unger* auf *Bowlesia tenera* Spr. P. Hennings: Beiträge zur Pilzflora Südamerikas I in «*Hedwigia*» Bd. XXXV 1896.
2. *Protomyces macrosporus Unger* auf *Chaerophyllum temulentum* L. O. Jaap in «Beiträge zur Kenntnis der Pilze Dalmatiens». *Annales Mycol.* XIV 1916, p. 4 gehört sehr wahrscheinlich zur f. sp. *Chaerophylli*.
3. *Protomyces macrosporus Unger* auf *Coriandrum sativum* L. Sydow, H. et P. u. Butler, E. J. *Fungi Indiae orientalis Pars III* in *Annales Mycol.* Bd. IX 1911, p. 372.

durch befallene Früchte auf die Keimpflanzen von *A. nodiflorum*. Vergl. hierzu v. Büren 1918, p. 19. Die Pflanze, die zu den ausdauernden Kräutern gehört, stirbt bei uns (Bern) im Herbst ab, bereits die ersten Fröste töten sie vollständig. Der Nachwuchs in meinen Kulturen erfolgte immer durch natürliche Versamung.) Gegen den Herbst hin, namentlich dann, wenn sich die Nebel einstellen, die sich auf den Pflanzen niederschlagen, sodass dieselben bis in die Mittagstunden feucht sind, beginnt sich der Parasit stark auszubreiten. Die sofort keimfähigen Sporen treffen bei diesen Verhältnissen die denkbar günstigsten Entwicklungsbedingungen. (Vergl. hierzu auch die diesbezüglichen Erörterungen auf p. 84 betreffend die Keimungsbedingungen der Gattung *Volkartia*, wo ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Protomyces inundatus* vorliegen.)

4. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Ammi majus* L. No. 334 der Mycotheca Boreali-Africana. Serie 4, Fasc. 14, ausgegeben von R. Maire in Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord, Bd. X 1919, p. 138.
5. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Sium erectum* Huds. O. Jappa. Pilze bei Bad Nauheim in Oberhessen, in Annales Mycol. Vol. XII 1914, p. 5.
Diese Form dürfte eine besondere forma specialis sein, auf jeden Fall gehört sie nicht der *f. sp. Aegopodii* an, wie unsere Versuche deutlich dargetan haben. Vergl. Tabelle auf p. 8 und ferner p. 9 dieser Arbeit.
6. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Kundmannia sicula* (L) DC. Saccardo, P. Fungi ex insulae Malta, in Nuovo Giornale Bot. Ital. Bd. XXI 1914, p. 115.
7. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Angelica Archangelica* L. Sydow, H. u. P. Beitrag zur Pilzflora des Litoralgebietes und Istrien, in Annales Mycol. Bd. I 1903, p. 232—254. Gehört möglicherweise zur *f. sp. Aegopodii*. Vergl. Tabelle auf p. 8 dieser Arbeit.
8. *Protomyces macrosporus* Unger auf *Thapsia garganica* L. Maire, R. Deuxième contribution à l'étude de la flore mycologique de la Tunisie, in Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord, 6me année No. 9, 1919, p. 255.

C. Zusammenfassung der Versuchsresultate nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über das Vorkommen der Umbelliferae bewohnenden Formen der Gattung *Protomyces*.

Auf Grund unserer Spezialisationsversuche können vorläufig nunmehr sieben formae speciales von *Protomyces macrosporus* Unger unterschieden werden. Nämlich die *f. sp. Aegopodii*, *f. sp. Heraclei*, *f. sp. Chaerophylli* (entspricht unserer früher aufgestellten *f. sp. Cicutariae*; wir halten es aber für zweckmäßig, diese jetzt mit dem oben erwähnten Namen zu belegen), *f. sp. Chaerefolii*, *f. sp. Carvi* (ist in dieser Arbeit nicht behandelt, vergl. hierzu v. Buren 1915, p. 41—43, 77 und 79), *f. sp. Ligustici* und *f. sp. Laserpitii*. (Die von uns früher aufgestellte *f. sp. Laserpitii latifolii* wird hinfällig, seitdem der Nachweis experimentell erbracht ist, dass die auf *Laserpitium latifolium* L. und *L. Panax Gouan* lebenden Pilze der gleichen biologischen Form angehören. Vergl. auch das auf p. 20 Gesagte.)

Aus den Versuchstabellen ist leicht ersichtlich, dass die einzelnen *f. sp.* von *Protomyces macrosporus* Unger meistens nicht auf eine

einige Wirtspflanze beschränkt sind, sondern die Dinge liegen hier vielmehr so, dass gewöhnlich mehrere Gattungen befallen werden können. Die sorgfältige Analyse der Versuchsresultate, verbunden mit Beobachtungen im Freien, haben uns dazu geführt, hier zwischen Haupt-, Neben- und Sammelwirten zu unterscheiden.

Als Hauptwirt bezeichnen wir diejenige Pflanze, auf welcher in der Regel der Pilz im Freien angetroffen wird. Der Hauptwirt ist je-weilen auch die in den Versuchen am regelmässigsten und stärksten befallene Pflanze. Der Befall der Nebenwirte in den Versuchen tritt meistens schon bedeutend weniger regelmässig ein, auch scheint der Kreis der Nebenwirte für die einzelnen *formae speciales* ungleich gross und wechselnd zu sein..

Für die *f. sp. Aegopodii* kennen wir zurzeit ca. 16 solcher Nebenwirte (die Resultate der Popta'schen-Versuche mitberücksichtigt). Für die sämtlichen anderen *formae speciales* sind bis jetzt nur wenige Nebenwirte bekannt geworden, es ist jedoch unzweifelhaft, dass sich die Zahl derselben auch für diese Formen vergrössern würde, wenn das Versuchsmaterial entsprechend erweitert würde. Zwar bin ich heute trotzdem noch der Meinung, dass die *f. sp. Aegopodii* gegenwärtig weitaus die grösste «Expansionskraft» aller *formae speciales* besitzt.

Eigentümlich und bemerkenswert ist nun die Tatsache, dass im Freien diese Nebenwirte, soweit wenigstens meine Beobachtungen und Nachforschungen bis heute reichen, die ich nun bereits während mehrerer Jahre hindurch in dieser Richtung angestellt habe, nicht spontan befallen gefunden werden.

Was nun die «Sammelwirte» anlangt, so haben wir für *Protomyces macrosporus* einen solchen festgestellt, nämlich *Pastinaca sativa* L. Dieser Sammelwirt besteht fast für alle von uns aufgestellten *formae speciales* zu Recht; in den Versuchen war derselbe durchweg stark befallen. Auf die negativen Resultate mit der *f. sp. Chaerophylli* und *Chaerefolii* möchte ich auch kein allzugrosses Gewicht legen, da namentlich bei der letzteren Form das Sporenmaterial sehr knapp war. Auch *Pastinaca sativa*, die im Vergleich also leicht und reichlich befallen wurde, haben wir im Freien, selbst an Orten, die für eine Infektion als günstige bezeichnet werden mussten, bis jetzt immer pilzfrei angetroffen.

Auf die Diskussion betreffend die Frage einer «bridgeing species», die sich naturgemäß im Anschluss an die Besprechung des Sammelwirtes stellt, brauche ich hier nicht nochmals einzutreten, da dies bereits weiter oben geschehen ist (siehe p. 14).

Wir müssen nunmehr noch auf einige Versuchsergebnisse eintreten, die eine besondere Besprechung erheischen, nämlich die Erscheinung, dass von einer *forma specialis* mitunter auch der Hauptwirt einer anderen *forma specialis* befallen wird. So sind z. B. in unseren Versuchen die folgenden derartigen Fälle zu verzeichnen: die *f. sp. Aegopodii* ging mitunter auf *Carum* und *Laserpitium latifolium* über; die *f. sp. Heraclei* auf *Laserpitium latifolium* und die *f. sp. Ligustici* ebenfalls auf *Laserpitium latifolium*. Diese Erscheinungen könnten nun zunächst die Vermutung aufkommen lassen, dass wir überhaupt keine Berechtigung haben, bei *Protomyces macrosporus* einzelne *formae speciales* zu unterscheiden.

Eine eingehende Beobachtung der biologischen Verhältnisse dieser Pilzgattung, namentlich auch im Freien, hat mich jedoch dazu geführt, in diesen «Abweichungen» keinen unbedingten Beweis gegen die Annahme des Vorhandenseins einzelner *formae speciales* zu erblicken. Uebrigens sprechen auch die Versuchsresultate selber gegen die Auffassung einer einheitlichen multivoren Parasitenspezies.

Es ist allerdings zuzugeben, dass im vorliegenden Falle die Spezialisierung bei weitem nicht so scharf ist, wie bei manchen andern parasitischen Pilzen.

Es muss nun zunächst festgestellt werden, dass die Infektion, die von einer bestimmten *forma specialis* auf dem Hauptwirt einer andern *forma specialis* verursacht wurde, meist schwächer ausfiel, als auf der eigenen Wirtspflanze. Ich bin mir nun sehr wohl bewusst, dass der Beurteilung eines stärkeren oder schwächeren Befalls in solchen Experimenten trotz aller Kritik immer etwas Subjektives anhaftet, deshalb habe ich auch darauf verzichtet, in den Versuchstabelle den Stärkegrad der Infektion irgendwie zum Ausdruck zu bringen. Im speziellen Fall zeigte es sich jedoch, dass der Pilz, bezw. die betreffende *forma specialis*, mit welcher experimentiert wurde, auf ihrer eigenen Wirtspflanze meistens viel reichlicher Chlamydosporen zur Ausbildung brachte als auf dem Hauptwirt einer anderen *forma specialis*. Dies deutet auch bereits darauf hin, dass der Pilz hier Bedingungen trifft, die ihm eine üppige Entwicklung nicht zu lassen.

Als weiteres Argument gegen die Auffassung, dass *Protomyces macrosporus* eine einheitliche Parasitenspezies darstellt, kommt noch hinzu, dass die Rückversuche in den oben genannten Fällen ohne positiven Erfolg geblieben sind. Es gehen also z. B. die *f. sp. Carvi* und *Laserpitii* nicht auf *Aegopodium* über, die *f. sp. Laserpitii* ebenfalls nicht auf *Heracleum*.

Bereits oben ist erwähnt worden, dass wir bis heute weder die «Nebenwirte» noch den «Sammelwirt» der verschiedenen f. sp. von *Protomyces macrosporus* in der Natur befallen gefunden haben. Zum Verständnis dieser Erscheinungen glauben wir nun in erster Linie die Standortsverhältnisse der in Frage stehenden *Umbelliferen* in Betracht ziehen zu müssen. Dies leitet uns nunmehr dazu über, hier einiges über diese Standorte mitzuteilen, an denen *Protomyces* befallene Pflanzen aufzutreten pflegen. Die nun folgenden Erörterungen gelten also sowohl für die *Umbelliferen* als auch für die *Compositen* bewohnenden Vertreter der Gattung *Protomyces*, ferner auch für die Gattung *Protomycopsis*.

Ganz allgemein kann gesagt werden, dass diese Pilze die ihnen weitaus am besten zugesagenden Bedingungen da finden, wo ihre Wirtspflanzen an feuchten Standorten leben, an eigentlich trockenen Orten wird man diese dagegen so gut wie immer pilzfrei finden. Das Bedürfnis der Feuchtigkeit ist bei diesen Pilzen, wie wir wissen, durch ihre entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse bedingt; ohne Wasser ist die normale Keimung ihrer Dauersporen ausgeschlossen und dementsprechend auch die Möglichkeit der Infektion.

Demzufolge können wir die Beobachtung machen, dass besonders an Orten, die auch während dem Fehlen von Niederschlägen längere Zeit feucht bleiben, wo also dem Pilz sozusagen dauernd günstige Infektionsbedingungen geboten werden, die entsprechenden Pflanzen sehr stark befallen sind. Als solche Orte kommen nach unseren Erfahrungen in Betracht: Wässerwiesen, Bachufer, schattige, nach N. gerichtete Abhänge, kleine Tälchen und Schluchten, ganz besonders günstig sind hier jene Stellen, die moosig sind, an welchen die Taufeuchtigkeit bis in die späteren Vormittagsstunden erhalten bleibt (*Protomyces macrosporus* auf *Aegopodium*, *Heracleum*, *Chaerophyllum*, *Protomyces Kriegerianus* auf *Leontodon hispidus*). Geeignete Standorte für gewisse Formen sind ferner die Wasserabzüge an Strassen und Wegen (*Protomyces pachydermus*, *Protomycopsis Leontodontis*). Bei jenen Formen, deren Wirte in der alpinen Region vorkommen, können wir bezüglich der Standortsverhältnisse genau dieselben Beobachtungen machen. Regelmässig finden wir auch hier die Wirtspflanzen der in Frage stehenden Pilze an Orten, die dauernd oder doch periodisch feucht sind. In den Bergen haben wir etwa die folgenden Lokalitäten kennen gelernt, die von diesen Pilzen bevorzugt werden: Da sind es einmal die Ueberschwemmungsgebiete der Bergbäche, die bei jedem Gewitter mehr oder weniger reichlich berieselten werden (*Protomyces macrosporus* auf *Carum*, *Protomycopsis Leontodontis* auf *Leontodon autumnalis*). Ferner scheinen sehr oft

Geröll- und Schutthalden geeignete Standorte zu bieten, obschon diese auf den ersten Blick eher trocken und daher für diese Organismen als ungeeignet angesehen werden könnten. Gerade hier zeigt sich aber in auffallender Weise, welche Bedeutung dem Wasser für die Existenzbedingungen dieser Pilze beizumessen ist. Wir finden nämlich die befallenen Pflanzen hier ganz vorwiegend in den Erosionsrinnen sowie in kleinen, muldenförmigen Vertiefungen, die schon bei geringen Niederschlägen Wasser führen und auch ohnehin oft durch Schmelzwasser lange Zeit feucht erhalten werden (*Protomyces macrosporus* auf *Laserpitium latifolium*, *Protomycopsis Arnoldii* auf *Leontodon montanus* z. B. auf wasserzügigen Kalkschiefern).

Ausser der Feuchtigkeit, welche durch die orographischen Verhältnisse dieser Standorte bedingt ist, kommt gewiss für manche Fundorte noch die grosse Luftfeuchtigkeit hinzu.

So habe ich hier namentlich jenen Standort an der Maienwang oberhalb Gletsch (Oberwallis) bei ca. 1800 m im Auge, wo *Laserpitium Panax*-Stauden so ausserordentlich stark von *Protomyces* befallen sind. Die infizierten Pflanzen wachsen hier inmitten von Alpenrosensträuchern; der Boden ist überall mit einem mehr oder weniger dichten, sehr feuchten Moospolster überzogen. Der in Frage stehende Standort liegt an einer sehr sonnigen, steilen Halde, so dass man sich zuerst unwillkürlich fragen muss, woher hier die grosse Feuchtigkeit ihren Ursprung hat. Bei Anlass wiederholter Besuche des Standortes hatte ich nun Gelegenheit die Beobachtung zu machen, dass an der Maienwang in einer gewissen Höhe, die ungefähr derjenigen entspricht, in welcher man die stark befallenen *Laserpitium*-Stauden antrifft, oft stundenlang dichte Nebelschwaden dahinstreichen, während der Gletscherboden nebelfrei ist, sowie auch die höheren Regionen im dortigen Gebiet.¹⁾ Durch den sich niederschlagenden Nebel sind an solchen Orten die Pflanzen oft lange Zeit hindurch mit feinen Wassertröpfchen benetzt, was natürlich der Ausbreitung des Pilzes ausserordentlich förderlich ist.

Indem wir uns nun im speziellen wieder dem *Umbelliferen* bewohnenden *Protomyces macrosporus* zuwenden, so sind wir geneigt anzunehmen, dass seine «Nebenwirte» nicht oder nur ganz ausnahmsweise in der Natur von diesem Pilz befallen werden und dass diese Erscheinung eben auf die standörtlichen Verhältnisse dieser Nebenwirte zurückzuführen sei. Nur äusserst selten finden wir in der Natur die Nebenwirte mit dem Hauptwirt an den eben beschriebenen,

¹⁾ Herr Prof. W. Rytz, der sich zu anderer Zeit als ich in diesem Gebiet aufgehalten hat, bestätigt meine Beobachtungen.

für die Infektion günstigen Standorten. Zum Teil meiden erstere wohl auch gerade diese Orte, weil sie ihnen nicht zusagen; dadurch wird auch die Möglichkeit der Uebertragung bereits stark vermindert. Ferner ist hier nicht ausser acht zu lassen, dass eine Uebertragung der Chlamydosporen durch den Wind kaum sehr in Betracht fällt; die vermodernden befallenen Pflanzenteile werden viel eher durch das rieselnde Wasser verschwemmt.

In den Versuchen dagegen waren Bedingungen geschaffen, die dem Pilz ausserordentlich günstig waren, so dass dem Befall der «Nebenwirte» nichts im Wege stand.

Aehnliche Verhältnisse, nämlich dass die Grösse des Kreises der «Nebenwirte» von den standörtlichen Verhältnissen der letzteren bis zu einem gewissen Grad abhängig sind, scheint übrigens auch in andern Pilzgruppen beobachtet worden zu sein. So hat z. B. W. Rytz (1907) Beobachtungen bei der Gattung *Synchytrium* gemacht, wonach auch bei diesen Parasiten dem Einfluss der Standortsverhältnisse der Wirtspflanzen im Hinblick einer Infektionsmöglichkeit eine ziemlich grosse Bedeutung beizumessen ist.

Wir kommen demnach zur Ueberzeugung, dass in vielen Fällen die Anfälligkeit für *Protomyces* bei einer ganzen Reihe von Wirten nur dann vorhanden ist, wenn diese Standorte besiedeln, die dem Pilz dauernd günstige Bedingungen zu seiner Entwicklung bieten.

Es soll zwar damit nicht in Abrede gestellt werden, dass dabei gewiss auch eine ungleiche Empfänglichkeit der Wirte mit eine Rolle spielt. Endlich ist nicht zu vergessen, dass auch bei den einzelnen *f. sp.* von *Protomyces macrosporus* eine verschiedene Befähigung zum Angriff auf bestimmte Wirte vorhanden sein könnte. Zur einigermassen richtigen Beurteilung dieses letzteren Punktes müsste jedoch das Versuchsmaterial noch ganz bedeutend vermehrt werden.

II. Compositen bewohnende Formen der Gattung *Protomyces*.

A. Allgemeines.

Die Infektionsversuche mit den *Compositen* bewohnenden Formen der Gattung *Protomyces* haben gezeigt, dass hier eine ziemlich ausgeprägte Spezialisierung vorhanden ist. Einige Ausnahmen werden wir bei der Besprechung der einzelnen Versuchsreihen zu diskutieren haben. Bezüglich der Technik, die bei der Ausführung dieser Versuche zur Anwendung gekommen ist, sei auf das oben auf pag. 6—7