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: III: Allgemeines über die Morphologie und den Entwicklungsgang der Erysiphaceen

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

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: 07.01.2026

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

«Fortschritten der Floristik» (Berichte der Schweiz. Bot. Gesellschaft) zusammengestellt. Diese Verzeichnisse boten wertvolle Unterlagen für die Zusammenstellung des Registers der Nährpflanzen.

Unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Fischer entstanden im botanischen Institut der Universität Bern mehrere Arbeiten über die Morphologie und Biologie der Erysiphaceen (STEINER, 1908, A. MAURIZIO, 1927, BLUMER, 1922 ff.).

Endlich erschienen in den letzten Jahren verschiedene Arbeiten von Dr. A. OSTERWALDER in Wädenswil, hauptsächlich über Mehltaupilze von praktischer Bedeutung.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass für eine Bearbeitung der schweizerischen Erysiphaceen genügende Grundlagen vorhanden sind. Von den etwa 2500 Angiospermen, die nach SCHINZ und KELLER in der Schweiz vorkommen, sind etwa 550 als Nährpflanzen von Erysiphaceen bekannt.

III. Allgemeines über die Morphologie und den Entwicklungsgang der Erysiphaceen

A. Mycel und Nebenfruchtform

Das Mycel der Erysiphaceen besteht aus ziemlich reich verzweigten, meist hyalinen, dünnwandigen, septierten Hyphen, die auf den befallenen Organen entweder rundliche weisse Flecken oder zusammenhängende Überzüge bilden. Die Pflanzen sehen oft ganz weiss, wie mit Mehl überstäubt aus, sodass sich die Bezeichnung Mehltau [1]) wohl rechtfertigt.

Als besondere Bildungen des Mycels seien hier die Haustorien, die Konidienträger, die «Gemmen» und das sekundäre Luftmycel besprochen.

1. Haustorien

Die Haustorienbildung geht vielfach von besondern Bildungen der Hyphen, den *Appressorien* aus. Diese sind im einfachsten Falle

[1]) Nach LEMCKE (1909) leitet HERTER diese Bezeichnung vom ahd. militou, mhd. miltou (Honigtau) ab, dem das englische mildew entspricht. Nach dieser Ableitung ist die offiziell richtige Schreibweise nicht Mehltau, sondern Meltau. Ich glaube aber nicht, dass diese Ableitung richtig ist, da es mir fraglich erscheint, dass für eine im allgemeinen nicht sehr auffällige Pflanzenkrankheit ein althochdeutsches Wort vorhanden sei. Viel naheliegender ist doch die direkte Ableitung aus «Mehl» und «Tau» und deshalb die Schreibweise «Mehltau». WALLROTH (1819) erwähnt, dass die Bezeichnung Mehltau in Thüringen verbreitet sei. Das englische mildew und das französische mildiou lässt sich auch direkt von Mehltau ableiten (vgl. M. WARD, Diseases of Plants, p. 149).

nur lokale, kaum sichtbare Verbreiterungen der Hyphen *(Haustoria exappendiculata)*. Sie können bei andern Arten deutliche, seitliche, ganzrandige Erweiterungen der Hyphe darstellen *(Haustoria appendiculata*. Die komplizierteste und auffälligste Form der Appressorien sind die *Haustorien lobulata*, die unregelmässig gelappt sind (Fig. 65). Diese drei Typen von Appressorien wurden schon von DE BARY (1871)

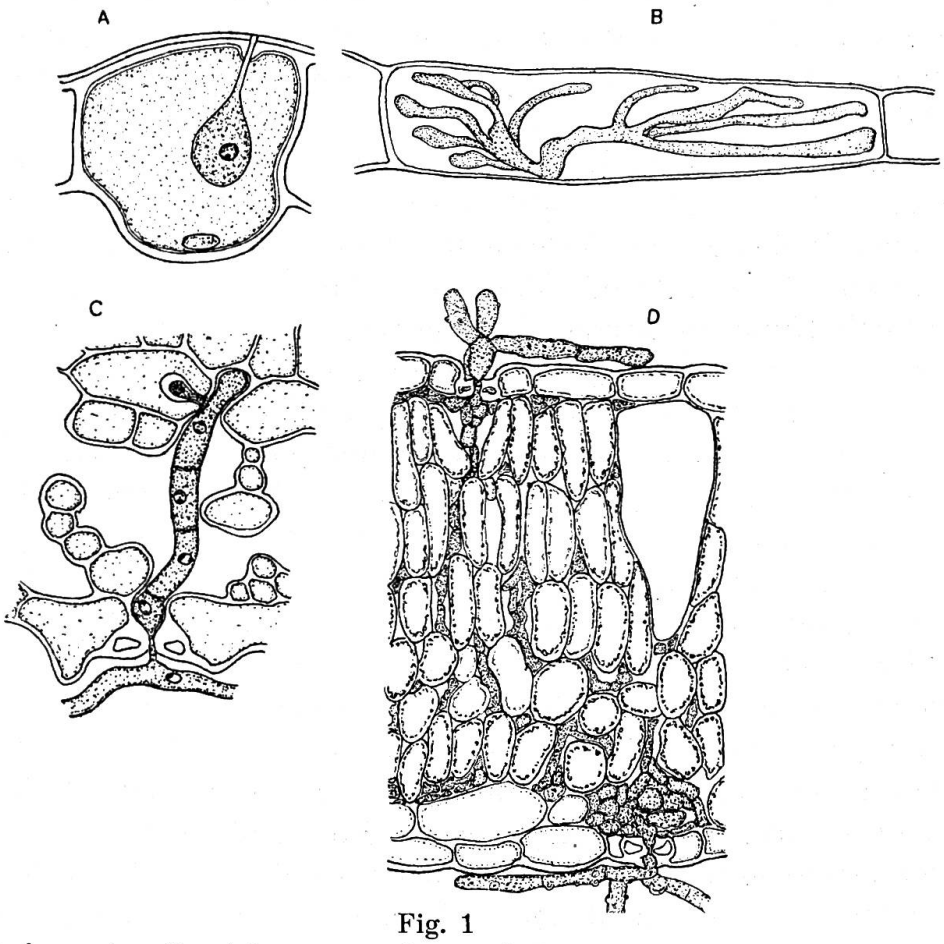


Fig. 1
Haustorien. A = *Erysiphe communis* auf *Geranium maculatum* (Vergr. ca. 900), B = *Erysiphe graminis* auf *Poa sp.* (Vergr. ca. 600), C = *Phyllactinia suffulta* auf *Cornus sp.* (Vergr. ca. 450), D = *Leveillula taurica* auf *Onobrychis sativa* (Vergr. ca. 300). A und C nach GRAND SMITH, D nach ARNAUD.

unterschieden und als Artmerkmal verwendet. Die Bildung der Appressorien lässt sich auch bei der Keimung der Konidien auf Objektträgern oder im hängenden Tropfen verfolgen.

Die Haustorienbildung wurde von GRANT SMITH (1900) besonders eingehend untersucht. Der Vorgang beginnt mit einer Verdickung der Epidermiswand nach innen, die von einer sehr dünnen Hyphe durchwachsen wird. Die Hyphenspitze durchwächst den Zellulosepfropf und tritt in die Epidermiszelle über. Dort bildet sie ein blasenförmiges Haustorium mit einem oder mehreren Kernen (Fig. 1 A).

Bei *Erysiphe graminis* bilden die Haustorien fingerförmige Fortsätze, die oft das ganze Lumen der Epidermiszelle ausfüllen (Fig. 1 B). Zu diesen ektoparasitischen Formen gehört nach den frühern Untersuchungen die grosse Mehrzahl der Erysiphaceen.

Bei den hemiendophytischen Formen (GÄUMANN, 1926) finden wir ebenfalls ein extramatrikales Luftmycel. Hier werden nun aber in den Epidermiszellen keine Haustorien gebildet, sondern es treten besondere Nährhyphen durch die Spaltöffnungen in die Interzellularräume und bilden im Mesophyll Haustorien. Diesen Typus finden wir bei den Arten der Gattung *Phyllactinia.*

Beim endophytischen Typus, in der Gattung *Leveillula* haben SALMON (1905) und FOEX (1912) eine noch stärkere Entwicklung des intramatrikalen Mycels festgestellt. Dieses durchzieht das ganze Blatt und bildet in den Atemhöhlen ein dichtes Geflecht, von dem durch die Spaltöffnungen Stränge nach aussen abgehen. Das extramatrikale Mycel, das meist sehr gut entwickelt ist, bildet wohl Appressorien, aber keine Haustorien. ARNAUD (1921) und GÄUMANN (1926) betrachten diesen endophytischen Typus, der übrigens auch durch die Nebenfruchtform *(Oidiopsis)* charakterisiert ist, als den primitivsten.

Nach den neuern Untersuchungen von KLIKA (1922 und 1924) scheinen sich allerdings die Unterschiede zwischen diesen drei Typen stark zu verwischen. Schon SMITH (1900) hatte festgestellt, dass bei *Uncinula salicis* die Haustorien häufig in die subepidermalen Zellen vordringen, indem die Epidermiszellen einfach durchwachsen werden. NEGER (1902) glaubt, dass sich die Haustorien auf die Epidermiszellen beschränken, wenn die das Haustorium beherbergende Zelle hypertrophiert wird. Wenn sich aber die Epidermiszellen nicht abnorm vergrössern, so dringen die Haustorien ins Mesophyll ein. KLIKA beobachtete bei verschiedenen «ektoparasitischen» Arten, dass die Haustorien die Epidermiszellen durchwachsen. Dies erfolgt besonders im Herbst an ältern Blättern und dürfte wohl auf Nahrungsmangel in den Epidermiszellen zurückzuführen sein. Nach KLIKA können sogar in den Gefässen noch Haustorien nachgewiesen werden. Sollten sich die Befunde von KLIKA bestätigen, so dürfte man bei den Erysiphaceen kaum noch zwischen ektoparasitischen und endoparasitischen Formen unterscheiden; man müsste vielmehr annehmen, dass die bis jetzt als Ektoparasiten bezeichneten Formen fakultative Endoparasiten sind. Den experimentellen Beweis dafür hat eigentlich schon SALMON (1905) geliefert. Es gelang ihm, die als ektoparasitisch bekannten *Erysiphe graminis* auch im Mesophyll junger Gersten- und Roggenblätter zu züchten, indem er die Epidermis der Blätter entfernte. Es kam im Mesophyll in den meisten Fällen zu starken Infektionen. Fixiertes und

geschnittenes Material zeigte, dass der Pilz in beträchtlicher Ausdehnung in das Blattgewebe eingedrungen war. Die Hyphen durchzogen die Interzellularräume und bildeten in den Mesophyllzellen und sogar in den Gefässbündelscheiden Haustorien. In den Atemhöhlen unter der untern Epidermis bildeten sich Konidienträger. Die «ektoparasitische» *Erysiphe graminis* verhielt sich also in diesem Versuch ganz ähnlich wie etwa die endophytische *Leveillula taurica.*

2. *Konidienträger und Konidien*

Für die Verbreitung der Mehltaupilze spielt im allgemeinen die Nebenfruchtform eine grössere Rolle als die Hauptfruchtform, die ja in vielen Fällen überhaupt nicht ausgebildet wird. Die Konidien wurden schon von Link (1824) beobachtet, ihre wahre Natur scheint jedoch erst Berkeley (1841) erkannt zu haben. Léveillé (1851) fragt sich, ob die Konidien als Sexualorgane zu betrachten seien. Konidienformen, deren Zugehörigkeit zu einer Hauptfruchtform nicht ohne weiteres nachweisbar war, wurden in den drei Hyphomycetengattungen *Oidium*, *Ovulariopsis* und *Oidiopsis* untergebracht. Die drei Gattungen entsprechen den drei Hauptformen der Konidienträger (Fig. 2).

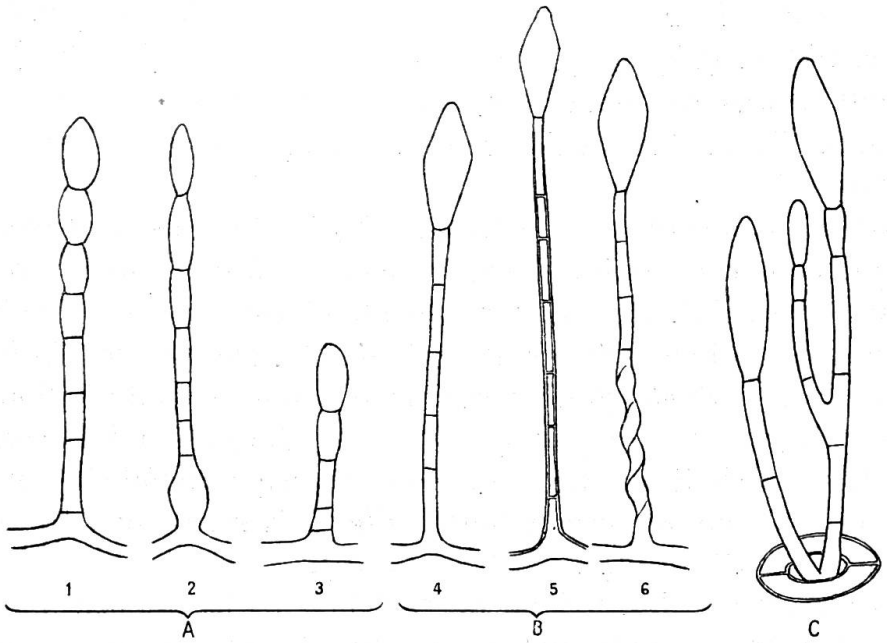


Fig. 2
Konidienträger (schematisch). A = *Oidium* (1. *Erysiphe cichoracearum*, 2. *E. graminis*, 3. *E. communis*), B = *Ovulariopsis* (4. *Phyllactinia suffulta*, 5. *Ph. rigida*, 6. *Ph. subspiralis*), C = *Oidiopsis (Leveillula).*

Die verbreitetste Konidienform ist der *Oidium*-Typus, charakterisiert durch eine mehr oder weniger lange Kette tonnenförmiger, elliptischer oder zylindrischer Konidien von 20—45 μ Länge. Dieser Typus

kommt bei allen Gattungen der Familie mit Ausnahme von *Phyllactinia* und *Leveillula* vor. Die Konidienträger entstehen nach FOEX (1925) aus einer Anschwellung einer Hyphe oberhalb des Kernes. Der Kern geht entweder ganz in die Anschwellung über, oder er teilt sich. In diesem Falle bleibt ein Tochterkern im Mycel zurück. Zwischen Hyphe und Träger bildet sich nun eine Scheidewand. Nachdem sich der Träger stark verlängert hat, teilt sich sein Kern. Es wird eine Scheidewand gebildet. Die untere dieser zwei Zellen teilt sich nicht mehr, sie bildet die Fusszelle des Konidienträgers, während die obere sich noch einmal teilt. Von den beiden terminalen Zellen ist die untere die Konidienmutterzelle, die obere rundet sich zu einer Konidie ab. Der fertige Konidienträger besteht gewöhnlich aus 4 Zellen, einer Fusszelle, der Konidienmutterzelle und 1—2 Zellen, die zu Konidien werden (Fig. 2, A 3). Nur eine Endzelle erhält die Form und Grösse einer Konidie. Dieser Typus der Konidienbildung kommt bei *Erysiphe communis*, *E. pisi*, *Microsphaera alphitoides* und wohl auch bei andern Arten vor.

Bei *Erysiphe cichoracearum*, *E. Fischeri*, *Sphaerotheca* fehlt die Stielzelle. Die Basalzelle ist die Konidienmutterzelle. Die Konidienketten werden hier bedeutend länger, sie bestehen oft aus 10 und mehr Konidien (Fig. 2, $_1$). Bei *Erysiphe graminis* (Fig. 2, $_2$) ist die Basalzelle etwas angeschwollen. Ausserdem nehmen Mycel und Konidienträger dieser Art im Alter eine ockergelbe bis bräunliche Färbung an.[1])

Beim *Ovulariopsis*-Typus (Fig. 2, B) ist der Fuss mehrzellig und viel schlanker. Die Konidien werden meist einzeln, seltener in kurzen Ketten abgeschnürt. Sie sind von rhomboidalischer oder deltoidischer Form und bedeutend grösser als bei *Oidium*. Der *Ovulariopsis*-Typus kommt nur bei *Phyllactinia* vor. Als besondere Modifikationen der Konidienträger hat SALMON (1905) zwei Varietäten unterschieden, die in dieser Arbeit als Arten aufgefasst werden, nämlich die starren dickwandigen Konidienträger bei *Phyllactinia rigida* und die spiralig gedrehten von *Ph. subspiralis* (Fig. 2, $_5$, $_6$).

Während bei den beiden beschriebenen Konidiengattungen die Konidienträger am extramatrikalen Mycel entstanden, entspringen sie beim *Oidiopsis*-Typus aus den oft pseudoparenchymatischen Hyphenknäueln in den Atemhöhlen und treten durch die Spaltöffnungen hinaus (Fig. 2, C). Der Fuss dieser Träger ist mehrzellig und bedeutend breiter als bei *Ovulariopsis*. Gelegentlich sind die Konidien-

[1]) Diese Art weicht auch in andern Merkmalen (Haustorien, sekundäres Mycel, Hauptfruchtform) so stark von allen andern *Erysiphe*-Arten ab, dass sie eigentlich als besondere Gattung abgegrenzt werden sollte.

träger verzweigt. Nach Foex (1913) ist bei diesem Typus immer die zweitletzte Zelle Konidienmutterzelle, die Terminalzelle wird zu einer grossen Konidie von ziemlich unregelmässiger Form.

Nach Hammarlund (1925) werden die Konidien aktiv vom Träger abgeworfen. Er fing die Konidien in einer Kapillare auf und konnte feststellen, dass sie bis zum Zwanzigfachen ihrer Länge in die Kapillare geschleudert wurden. Die Zahl der Konidien, die von einem Träger gebildet werden, ist stark von der Luftfeuchtigkeit abhängig, sie kann aber innerhalb gewisser Grenzen auch als Artmerkmal gelten.

Der Inhalt der Konidien besteht aus fein granuliertem Plasma und zahlreichen, zum Teil sehr grossen Vakuolen. Als besondere Inhaltskörper von einiger systematischer Bedeutung treten in den Gattungen *Uncinula*, *Podosphaera* und *Sphaerotheca*, die von Zopf entdeckten *Fibrosinkörper* auf. Es sind Gebilde von unregelmässiger Form und Grösse, die nur bei frischen Konidien nachzuweisen sind. Bei der Keimung verschwinden sie, so dass die Annahme berechtigt ist, dass es sich um Reservestoffe (Kohlehydrate) handelt. Nach Foex (1912) entstehen die Fibrosinkörper aus den metachromatischen Körperchen. Sie werden durch Jodlösung und Anilinblau nicht gefärbt, wohl aber durch Rosazurin. Foex (1926) vermutet, dass die Fibrosinkörper mit den Kallosen verwandt seien. Sie unterscheiden sich aber von diesen dadurch, dass sie in Ammoniak nicht quellbar und in alkalischen Lösungen nicht lösbar sind. Wahrscheinlich kommen Fibrosinkörper in weniger auffälliger Form bei den meisten Erysiphaceen vor, — Foex (1926) konnte sie auch bei *Phyllactinia* nachweisen — so dass der systematische Wert dieses Merkmals nicht gross ist.

Man kommt nach Durchsicht eines grössern Materials unbedingt zur Überzeugung, dass Form und Grösse der Konidien auf einzelnen Nährpflanzen ziemlich konstant sind. Schon de Bary (1863) machte darauf aufmerksam, dass *Erysiphe umbelliferarum* ziemlich lange, fast zylindrische Konidien habe. Ferner hat Salmon (1905) nach der Konidienform eine Varietät von *Phyllactinia suffulta* (var. *angulata)* unterschieden. Ich konnte innerhalb der Salmon'schen Sammelarten feststellen, dass auf einzelnen Nährpflanzen immer wieder dieselben Konidienformen dominieren. Um aber hier bestimmte Konidientypen mit Sicherheit erkennen zu können, muss neben der Form auch die Grösse der Konidien berücksichtigt werden. Ueber die Zuverlässigkeit dieses Merkmals sind die Ansichten heute noch geteilt. Salmon (1900) und Neger (1902) betrachteten die Konidiengrösse als sehr inkonstant. Neger beruft sich dabei besonders auf die von ihm beobachteten *Hungerkonidien*, die zeigen sollen, wie stark die Konidiengrösse durch äussere Einflüsse beeinflusst werden kann. Bei *Unci-*

nula aceris massen die «Hungerkonidien» in der Flächenansicht kaum $^1/_{10}$ der normalen Konidien. Die Tatsache, dass diese Gebilde nicht keimfähig waren, beweist aber, dass diese Hungerkonidien als pathologische Abnormitäten gelten müssen. Solche Formen sind relativ selten; ich habe sie bei meinen zahlreichen Messungen nur einmal auf *Cerinthe* gefunden. KLIKA (1922) allerdings fasst den Dimorphismus der Konidien als eine gewöhnliche Erscheinung auf, die durch Schwankungen im Nährwert des Substrates bedingt ist. Nach seinen Angaben sollen die Konidien auf jungen Blättern grösser sein und besser keimen, ferner sollen die Konidien von der Unter- und Oberseite des Blattes in Grösse und Form verschieden sein.

Dagegen sind ausnahmslos alle Autoren, die diese Frage eingehender behandelt haben, der Ansicht, dass gewisse konstante Unterschiede in der Konidiengrösse vorhanden sind, so ERICH SCHMIDT (1913), A. MAURIZIO (1927), H. BOUWENS (1924 und 1927), SCHWEIZER (1928). Es bestehen allerdings bedeutende Unterschiede in der Auffassung, wie weit die tatsächlich vorhandenen Grössenunterschiede für die Charakterisierung der morphologischen Arten benützt werden können.

Am weitesten geht in dieser Hinsicht H. BOUWENS. Nach ihrer Ansicht hat jede morphologische Art eine oder mehrere typische Konidiengrössen, so dass es möglich wäre, den Pilz allein nach den Konidien zu bestimmen. Das mag in Einzelfällen zutreffen, aber sicher nur bei kleinen morphologischen Arten, die nur auf einer oder wenigen Nährpflanzen vorkommen. So ist ohne weiteres zuzugeben, dass es möglich ist, eine *Uncinula Tulasnei*, *Podosphaera leucotricha*, vielleicht auch *Sphaerotheca pannosa* nach der Konidiengrösse zu bestimmen. Diese Methode versagt aber bei den Sammelarten (*Erysiphe galeopsidis*, *E. communis*, *E. cichoracearum*, *Microsphaera alni*, *Phyllactinia suffulta*[1]) u. a.) vollkommen. Diese «Arten» bilden auch nach der Konidiengrösse einen Formenschwarm, sie bestehen aus einem ganzen Komplex morphologischer und biologischer Arten. Über die Methodenfrage bei den Konidienmessungen habe ich mich früher (1926) schon mit H. BOUWENS auseinandergesetzt. Die Resultate von A. MAURIZIO (1927) und SCHWEIZER (1928) bestätigen meine Ansicht, dass wirklich vorhandene Grössenunterschiede auch an Herbarmaterial nachweisbar sein müssen. Die von mir festgestellten Quellungskoeffizienten scheinen ziemlich konstant zu sein. Sie ermöglichen es, die gefundenen Masse auf lebendes Material umzurechnen.

Es muss aber betont werden, dass die bis jetzt ausgeführten Konidienmessungen nur orientierenden Wert haben. Um eventuelle

[1]) Für *Phyllactinia* gibt H. BOUWENS (1924, Tab. XVI) viel zu kleine Masse an. Es dürfte sich wohl um einen Irrtum handeln.

morphologische Merkmale biologischer Arten sicher festzustellen, dürften nur Konidien aus reinen Linien auf verschiedenen Nährpflanzen und unter verschiedenen Bedingungen verwendet werden. Was ich (1922) in dieser Richtung gearbeitet habe, darf nur als bescheidener Anfang bewertet werden. Es darf nicht ausser acht gelassen werden, dass wahrscheinlich auf gewissen Nährpflanzen mehr als eine Art des Pilzes vorkommt, so dass eine Kultur, deren Konidien nachher gemessen werden, von *einer* Konidie aus gezüchtet und absolut rein gehalten werden müsste.

3. Weitere Bildungen des Mycels

Es wurden früher den Erysiphaceen noch weitere Nebenfruchtformen zugeschrieben, die sich aber durch die Untersuchungen von de Bary (1863) als Fruktifikationen eines Parasiten, *Cicinnobolus*, erwiesen haben.

Als es sich herausstellte, dass verschiedene Erysiphaceen, die selten oder nie Perithecien bilden, mit Hilfe des Mycels überwintern können, begann man eifrig nach den Überwinterungsorganen zu suchen. Ferraris (1909) beobachtete beim Eichenmehltau Mycelanschwellungen. Er glaubte, dass diese für die Überwinterung in Betracht kommen und bezeichnete sie als *Gemmen*. Ähnliche Gebilde wurden nachher auch bei andern Arten beobachtet. Petri (1923) beschrieb ähnliche Bildungen als *Chlamydosporen*. Diese sind nach seinen Ausführungen zahlreich, aber nur wenige bleiben über den Winter lebensfähig. Immerhin gelang es ihm, mit Chlamydosporen Neuinfektionen zu erzielen.

Nach Foex (1912) kommen für die Überwinterung kaum besondere Organe, Gemmen oder Chlamydosporen in Betracht. Auch er fand am Mycel Wandverdickungen, allerdings häufiger an abgestorbenen Teilen. Im Herbst verschwindet das Plasma, das Mycel degeneriert, es treten kallöse Wandverdickungen auf. Diese oft ringförmigen verdickten Wände betrachtet Foex als Vernarbungen an den Ansatzstellen der Konidienträger. Sehr selten fand er in solchen Zellen einen Kern, auch konnte er nie beobachten, dass aus einem solchen Gebilde wieder eine neue Hyphe wuchs. Die Frage, ob bei den Erysiphaceen bestimmte Organe, die der Überwinterung dienen, vorkommen, ist also noch nicht endgültig gelöst, obschon solche Organe nach den gründlichen Untersuchungen von Foex nicht wahrscheinlich sind.

Als weitere Bildung des extramatrikalen Mycels tritt bei einigen *Sphaerotheca*-Arten und bei *Erysiphe graminis* das sogenannte *sekundäre* Luftmycel auf. Während das Mycel der Erysiphaceen gewöhnlich

hyalin und dünnwandig ist, sind diese Hyphen dickwandig und dunkelbraun gefärbt. Am besten sind sie bei *Sphaerotheca mors-uvae* und *S. euphorbiae* ausgebildet, wo sie einen dichten, dunkelbraunen Filz bilden. Bei *Erysiphe graminis* entstehen zur Zeit der Peritheciembildung (und nur dann!) am Mycel starre, meist sichelförmig gebogene, dickwandige braune Borsten, die die Perithecien in einen dichten Filz einhüllen. Diese Borsten wurden gelegentlich als Anhängsel der Fruchtkörper betrachtet, sie stehen aber mit diesen nicht im Zusammenhang. Ich konnte mehrmals am Ende solcher Borsten kugelige Anschwellungen beobachten, genau wie sie an der Basalzelle der Konidienträger bei *Erysiphe graminis* vorkommen. Aus diesem Grunde betrachte ich diese Borsten als umgewandelte Konidienträger.

B. Die Hauptfruchtform

1. Entwicklung und Zytologie.

Die morphologischen Grundlagen der Fruchtkörperentwicklung wurden schon von DE BARY richtig erkannt. Dagegen sind die zytologischen Verhältnisse heute noch nicht vollständig geklärt. Wie schon vor 30 Jahren stehen sich auch heute noch die Ansichten HARPERS (1895—1906), denen sich BLACKMAN und Miss FRASER (1905, 1907), sowie BESSZONOFF (1915) anschloss, denjenigen von DANGEARD (1898—1907) und seiner Schule gegenüber (WINGE, 1911, PANCA EFTIMIU und KHRARBUSH, 1928).

Aus zwei lateralen Ästen desselben Mycels entstehen die männlichen und weiblichen Kopulationsäste, *Antheridium* und *Ascogon*, die sich spiralig umwinden oder in engem Kontakt parallel laufen. Nach HARPER tritt nun der Antheridiumkern durch einen Konjugationsporus, der sich später wieder schliesst, ins Ascogon über, wo sofort Karyogamie erfolgt. Die kernlose Antheridiumzelle degeneriert. In Fällen, wo sich der Antheridiumkern zuerst geteilt hat, wandert einer der beiden Tochterkerne ins Ascogon hinüber, während der im Antheridium zurückbleibende Kern resorbiert wird (BESSZONOFF). DANGEARD und seine Schüler haben dagegen nie eine offene Verbindung zwischen Antheridium und Ascogon beobachtet. Nach ihrer Ansicht ist das Antheridium durch Rückbildung der Sexualität funktionslos geworden. Es dient lediglich der Ernährung des Ascogons und wird deshalb als *Trophogon* bezeichnet.

Der weitere Verlauf der Entwicklung ist verschieden, je nachdem die Fruchtkörper einen oder mehrere Asci enthalten. Bei den letztern Gattungen *(Erysiphe, Microsphaera, Uncinula, Phyllactinia* und *Leveillula)* wächst das Ascogon zu einer verkümmerten dicken

Hyphe aus. Diese primäre ascogene Hyphe ist zuerst mehrkernig. Durch Bildung von Querwänden entstehen 5—6 ein- oder zweikernige Zellen. Aus den zweikernigen Zellen der primären ascogenen Hyphe sprossen die sekundären ascogenen Hyphen, die sich gelegentlich stark verzweigen. Aus ihren zweikernigen Endzellen entstehen die jungen Asci, die nun stark wachsen und die ascogenen Hyphen und das Ascogon auf die Seite schieben. Im jungen Ascus erfolgt die Kernverschmelzung, und es entstehen durch 3 Kernteilungen und freie Zellbildung 8 Ascosporen, von denen aber bei vielen Arten einige abortieren.

Bei den Gattungen *Podosphaera* und *Sphaerotheca* werden die sekundären ascogenen Hyphen nicht ausgebildet. Der Ascus entsteht aus der subterminalen, zweikernigen Zelle der primären ascogenen Hyphe.

Schon früh sprossen aus den (haploiden) Stielzellen des Ascogons und wahrscheinlich auch des Antheridiums die Hüllhyphen. Diese erschweren die Beobachtung, indem die Vorgänge im Innern des jungen Fruchtkörpers auf kleinsten Raum zusammengedrängt werden. Die Fruchtkörperwand besteht aus drei Schichten. Die Hyphen der innersten Schicht durchwachsen die Asci. Sie bestehen aus polygonalen Zellen, die der Ernährung der Asci dienen und nach und nach resorbiert werden. Die mittlere Wandschicht ist stark kutinisiert. Aus der äussern Schicht wächst an der Basis ein sekundäres Mycel, das sich mit dem primären vermischt (Harper), sowie die Anhängsel. Bei der Sektion *Cystotheca* der Gattung *Sphaerotheca* sind die beiden äussern Schichten nicht miteinander verwachsen, so dass die Fruchtkörperwand doppelt erscheint.

Nach der Ansicht von Harper müssten also bei der Fruchtkörperbildung zwei Kernfusionen angenommen werden, von denen die erste im Ascogon, die zweite im jungen Ascus stattfindet. Harper betrachtet die zweite Fusion als einen vegetativen Vorgang. Die grosse Plasmamenge im Ascus verlangt einen grossen Kern (Kern-Plasma-Relation). Gäumann (1926) glaubt, dass sich die Ansichten von Harper und Dangeard nicht ganz ausschliessen. Der Ort der Karyogamie kann bei verschiedenen Objekten wechseln, das eine Mal kann die Karyogamie im Ascus, das andere Mal im Ascogon stattfinden, wodurch eine doppelte Befruchtung vorgetäuscht werden kann. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass die Karyogamie auch bei ein und demselben Objekt verschoben werden kann, wie dies auch für Basidiomyceten festgestellt wurde. Claussen nahm an, dass bei den Erysiphaceen ähnlich wie bei *Pyronema* auf die im Ascogon erfolgte Plasmogamie eine Anzahl konjugierter Teilungen des Dikaryons folgen, bis dann im jungen Ascus die Karyogamie erfolgt. Die bisherigen Beobachtun-

gen über die Kernteilungen in den ascogenen Hyphen können aber diese Ansicht nicht stützen.

Die Zeit, in der die Entwicklung der Perithecien vor sich geht, ist für die einzelnen Arten sehr verschieden. Nach SALMON (1904) beträgt sie 15—26 Tage, nach BUCHHEIM und ORLOWA (1928) 17—24 Tage. Ich selbst habe in Infektionsversuchen (1926) schon 10—12 Tage nach der Infektion Perithecien mit reifen Sporen gefunden.

2. *Systematischer Wert einiger Merkmale*

Seit LÉVEILLÉ (1851) wird die Ausbildung der Anhängsel als wichtiges systematisches Merkmal bewertet. LÉVEILLÉ unterschied *Appendiculae floccosae (Erysiphe* und *Sphaerotheca), A. aciculatae (Phyllactinia), A. uncinatae (Uncinula)* und *A. dichotomae (Podosphaera* und *Microsphaera).* Auch heute noch bilden diese Merkmale einen integrierenden Bestandteil der Gattungsdiagnosen.

Es sind im Prinzip zwei Ausbildungsstufen der Anhängsel zu unterscheiden, die ich als *primäre* und *sekundäre Anhängsel* bezeichnen möchte. Die *primären* Anhängsel sind meistens basal inseriert und dienen in erster Linie dazu, die Perithecien auf dem Substrat zu befestigen. Sie sind mycelartig, unregelmässig verbogen und geknickt, oft auch unregelmässig verzweigt und bilden mit den Hyphen des extramatrikalen Mycels ein dichtes Geflecht. Diese primären Anhängsel werden bei allen Gattungen mehr oder weniger gut ausgebildet, am besten in den Gattungen *Sphaerotheca* und *Erysiphe.* Bei den andern Gattungen sind diese Anhängsel eigentlich nur auf einige Befestigungshyphen reduziert. Bei alten Fruchtkörpern sind sie gewöhnlich abgerissen und kaum mehr nachzuweisen.

Die *sekundären* Anhängsel sind im Gegensatz zu den beschriebenen Formen meist gerade, und durch Einlagerung von oxalsaurem Kalk ziemlich starr.[1]) Sie sind meistens an der untern Hälfte des Fruchtkörpers in einem äquatorialen Ring inseriert. Sie dienen nicht der Festheftung des Fruchtkörpers, sondern im Gegenteil der Loslösung vom Substrat und damit der Propagation. In einigen Fällen *(Podosphaera leucotricha, P. tridactyla)* stehen diese Anhängsel auf dem Scheitel des Fruchtkörpers. Die Enden der sekundären Anhängsel *sind bei Podosphaera* und *Microsphaera* mehr oder weniger regelmässig dichotom verzweigt. Die Art dieser Verzweigung lässt sich als Artmerkmal verwerten. Bei *Uncinula* sind die Enden der sekundären Anhängsel hakenförmig oder spiralig eingerollt. Bei *Phyllactinia* endlich ist an der Basis der Anhängsel eine blasenförmige Anschwellung,

[1]) Nach ŠKORIĆ (1926) ist in den Wänden der Anhängsel Chitin eingelagert, nach VOGLINO (1905) handelt es sich um Kutin-Einlagerungen.

die als hygrometrisches Gelenk die Perithecien vom Substrat loslöst (NEGER, 1899).

Bei *Podosphaera oxyacanthae* darf nach den Untersuchungen von A. MAURIZIO (1927) die Zahl der sekundären Anhängsel als systematisches Merkmal gelten, während die Länge der Anhängsel weniger konstant ist. Die Lagerung der Perithecien auf der Blattfläche ist stark von der Länge und Ausbildung der Anhängsel abhängig. Sind die Anhängsel kurz, so stellen die Peritheciengruppen krustige, fest anliegende Überzüge dar. Bei langen Anhängseln dagegen bilden sich wollig-flockige Gruppen von Fruchtkörpern (*Erysiphe tortilis Microsphaera astragali* u. a.). In diesem Sinne hat also auch die Lagerung der Perithecien einen gewissen systematischen Wert. LÉVEILLÉ (1851) hat zwar diesem Merkmal, ob die Perithecien zerstreut oder in Gruppen vorkommen, keinen besondern Wert beigemessen. Er schreibt: «Un mouton séparé de son troupeau est toujours un mouton». Allerdings wird die Lagerung der Perithecien auch durch andere Faktoren, wie z. B. durch die Beschaffenheit der Blattoberfläche beeinflusst. Wie später gezeigt werden soll, ist die Ausbildung der Anhängsel bis zu einem gewissen Grade durch die Behaarung der Blattoberfläche bedingt.

Eine besondere Neubildung, die nicht mit den sekundären oder primären Anhängseln homologisiert werden darf, finden wir in den *Pinselzellen* von *Phyllactinia*. Diese Gebilde haben im Laufe der Zeit sehr abweichende Deutungen erfahren. WALLROTH (1819) hielt sie für eine scheitelständige Öffnung, aus der der Inhalt des Fruchtkörpers heraustrete. NAEGELI (1842) betrachtete sie als Pilze, die parasitisch auf den Fruchtkörpern leben und bezeichnete sie als *Schinzia penicillata*. Später wurde die Gattung von RABENHORST *Naegelia* benannt. NEGER (1899) hat dann in mehreren Arbeiten den Bau und die Funktion dieser Organe geklärt. Auf der Oberseite der Fruchtkörper von *Phyllactinia* entstehen zahlreiche, oft verzweigte Auswüchse, die oft in ringförmiger Anordnung stehen. Aus ihnen wachsen die sehr zarten, hyalinen Pinselfäden, die am Ende mit einer stark lichtbrechenden Anschwellung versehen sind. NEGER betrachtete die Ausbildung der Pinselzellen als systematisches Merkmal, was jedoch von SALMON nicht bestätigt wurde. Den Pinselzellen homolog scheinen die Anhängsel von *Uncinula aceris*, *U. polychaeta* und *Typhulochaeta* zu sein.

Die Wand der Perithecien besteht aus einem pseudoparenchymatischen Gewebe, dessen Zellen in Form und Grösse sehr verschieden sind. Als gutes systematisches Merkmal gelten die grossen Wandzellen bei einigen Arten aus der Gruppe der *Sphaerotheca fuliginea*.

Nicht bei allen Arten ist die Fruchtkörperwand ringsum gleichartig beschaffen. Bei vielen Arten finden wir eine ausgeprägte Dorsiventralität der Fruchtkörper, die dadurch entsteht, dass die weitlumigern Zellen der Unterseite ein Schrumpfungsgewebe darstellen. Bei abnehmendem Turgor wölben sich die Perithecien auf der Unterseite ein und lösen sich damit vom Substrat los. NEGER (1901) machte den Versuch, diese Merkmale systematisch zu verwerten. Es scheint aber, dass sich nahe verwandte Arten in bezug auf die Ausbildung eines Schrumpfungsgewebes verschieden verhalten, so dass mir der systematische Wert dieses Merkmals vorläufig noch nicht abgeklärt erscheint. Jedenfalls halte ich die Aufstellung der Gattung *Trichocladia*, die von NEGER auf Grund dieser Merkmale als Verbindungsglied zwischen *Erysiphe* und *Microsphaera* betrachtet wurde nicht als zweckmässig (vgl. p. 287—289).

Nachdem durch variationsstatistische Untersuchungn festgestellt war, dass in der Konidiengrösse bedeutende Unterschiede zwischen den einzelnen Formen einer Sammelart vorhanden sind, musste sich die Frage stellen, ob sich diese Erscheinung auch in der Grösse der Perithecien nachweisen lasse. Ich konnte früher (1924) schon zeigen, dass sich einige Formen der Salmon'schen Sammelart *Microsphaera alni* im Durchmesser der Perithecien stark voneinander unterscheiden. Später (1926) konnte ich dasselbe für *Erysiphe «polygoni»* nachweisen. In mehreren Arbeiten zeigte auch BUCHHEIM, dass der Peritheciengrösse einiger Arten eine gewisse Konstanz zukommt. Der Nachweis, dass sich dieses Merkmal für systematische Zwecke eignet, konnte nur durch weitere ausgedehntere Messungen erbracht werden. Es sind in dieser Arbeit die Resultate aus rund 80 000 Peritheciemessungen berücksichtigt. Ich kam dabei zum Schluss, dass uns eine variationsstatistische Durcharbeitung dieses Merkmals in vielen Fällen deutliche Verschiedenheiten aufdecken kann. Man muss sich aber sehr hüten, die Ergebnisse der Variationsstatistik zu überschätzen und den gefundenen Zahlen eine Bedeutung beizumessen, die ihnen in Wirklichkeit nicht zukommt. Ich habe schon früher (1926) betont, dass bei der Anwendung variationsstatistischer Methoden für die systematische Analyse die «reinen Prämissen», die JOHANNSEN fordert, nicht vorhanden sind. Die Resultate einer variationsstatistischen Untersuchung können erst dann voll ausgewertet werden, wenn morphologische und biologische Analyse Hand in Hand gehen.

Alle Messungen wurden an Herbarmaterial, das in Milchsäure aufgehellt worden war, ausgeführt. Es musste darauf geachtet werden, dass nur Perithecien gemessen wurden, die voll ausgereift waren, was gewöhnlich an der Ausbildung der Anhängsel leicht festzustellen

Tab. 1 Durchmesser der Perithecien von Microsphaera evonymi auf Evonymus europaea L.

Herkunft	Zahl der Messungen *n*	Durchmesser:																								Teilstriche *μ*
		32 80	33	34 85	35	36 90	37	38 95	39	40 100	41	42 105	43	44 110	45	46 115	47	48 120	49	50 125	51	52 130	53	54 135	55	
Bern	50	—	—	—	—	—	—	—	1	4	2	1	3	5	5	5	3	9	5	5	—	—	1	1	—	
Schwarzenburg	50	1	1	2	2	5	1	6	7	5	3	3	4	1	3	2	2	1	—	—	1	—	—	—	—	
Burgdorf [1])	50	—	—	—	1	—	2	3	1	4	3	5	5	3	8	6	—	1	2	2	1	1	1	—	1	
Burgdorf [2])	50	—	—	—	1	—	1	3	1	8	9	8	7	3	4	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	
Steffisburg	50	—	2	—	3	2	2	5	5	12	6	6	2	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
Homburg	50	—	1	2	1	5	1	11	3	9	3	5	2	1	4	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	
Morges	50	—	—	—	1	2	2	5	6	8	2	5	4	6	6	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	
Payerne	50	—	—	—	—	2	—	4	5	10	2	5	6	5	6	1	1	3	—	—	—	—	—	—	—	
Petersinsel	50	—	—	—	—	1	2	2	1	13	7	4	7	8	2	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	
Perreux	50	—	1	—	—	2	—	3	2	8	3	7	6	5	5	4	3	1	—	—	—	—	—	—	—	
Malans	50	—	—	—	1	1	1	3	2	8	5	3	3	9	3	5	3	1	—	2	—	—	—	—	—	
Rügen	50	1	1	4	2	3	2	9	6	7	6	4	—	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Thüringen	50	—	—	—	—	1	4	1	3	5	3	6	7	4	7	5	1	1	—	2	—	—	—	—	—	
Innsbruck	50	—	—	—	1	2	2	6	7	9	2	2	5	4	4	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	
	700	2	6	8	13	26	20	61	50	110	56	64	61	58	60	35	20	21	10	12	2	1	2	1	1	
		8		21		46		111		166		125		118		55		31		14		3		2		

[1]) von der Blattoberseite [2]) von der Unterseite.

ist. Alle Messungen (mit Ausnahme einiger ganz grossen Formen) wurden mit Leitz-Objektiv 7 und Messokular 3 ausgeführt. Für die graphische Darstellung mussten je zwei Klassen von 2,5 μ zusammengezogen werden (Tab. 1).

Um einen möglichst guten Mittelwert zu erhalten, war es nötig, für eine Art Material von möglichst vielen Standorten zu untersuchen. Gewöhnlich wurden von einem Standort nur 50 Messungen ausgeführt. Diese Methode hatte den Vorteil, dass die Herbarproben nicht allzu sehr litten. Es ist klar, dass eine Serie von anormalen Perithecien um so weniger ins Gewicht fällt, je mehr typische Serien daneben gemessen werden. In Tab. 1 sind z. B. die Messungen an *Microsphaera evonymi* zusammengestellt. Es ist dies ein Beispiel von ziemlich gleichartigen Einzelserien, es könnten zahlreiche Fälle aufgeführt werden, wo diese Einheitlichkeit nicht besteht. Es darf natürlich von einer Serie von 50 Messungen keine binomiale Verteilung der Varianten verlangt werden. Aus dieser Aufstellung wurden, wie ich schon früher (1926) ausgeführt habe, der Mittelwert, die Standardabweichung, die typischen Werte und der Variationskoeffizient berechnet. Dieser gibt an, wieviel Prozent vom Mittelwert die Standardabweichung ausmacht. Der Variationskoeffizient ist ein sehr gutes Mass für die Variabilität einer Form. In meinen Messungen liegt er gewöhnlich zwischen 8 und 10,5. Das entspricht der gewöhnlichen Variabilität und zeigt gut, dass die Grösse der Perithecien nicht so stark veränderlich ist, wie viele Autoren annahmen. Am kleinsten ist der Variationskoeffizient natürlich da, wo nur eine Standortsmodifikation des Pilzes gemessen wurde. Er betrug in diesen Fällen im Durchschnitt (aus 42 Serien berechnet) 7,4. Sobald aber Material von verschiedenen Standorten gemessen wurde, stieg der Variationskoeffizient. Die Durchschnittswerte liegen dann zwischen 8 und 9,5. In den relativ seltenen Fällen, wo der Variationskoeffizient Werte von über 11 erreicht, liegt die Annahme, dass ein Gemisch verschiedener morphologischer Formen vorliegt, nahe.

In den graphischen Darstellungen wurden die Standardabweichungen durch einen Strich bezeichnet. Damit können aus diesen Figuren neben den extremen Varianten, die aus dem Polygon ersichtlich sind, auch die typischen Werte und der Mittelwert herausgelesen werden. Um die einzelnen Polygone vergleichbar zu machen, sind sie überall auf 100 Messungen reduziert. Zwei- und mehrgipfelige Polygone sind nicht selten; man darf aber nicht in jedem Fall annehmen, dass ein Gemisch verschiedener Formen vorliegt. Oft kam die Zweigipfeligkeit durch eine zu kleine Zahl von Messungen zustande. Bei den grossen Perithecien von *Phyllactinia* und einigen *Ery-*

Tab. 2 Vergleich der Messresultate

Nährpflanze	1. Messung					2. Messung				
	n	M μ	σ μ	Typ. Werte μ	v	n	M μ	σ μ	Typ. Werte μ	v
Circaea	140	87	7,2	80—94	8,2	300	81,6	7,7	74—89	9,4
Knautia	70	87	7,4	80—94	8,8	400	84,6	6,0	78—91	7,1
Ranunculus	222	86	9,4	77—95	10,9	1800	85,7	8,2	78—94	9,5
Aquilegia	110	84	7,1	77—91	8,5	700	85,8	7,4	78—93	8,6
Actaea	40	94	8,5	85—103	9,0	200	89,5	7,5	82—97	8,4
Delphinium	80	90	6,8	83—97	7,6	370	93,4	8,7	85—102	9,3
Caltha palustris	40	97	7,6	89—105	7,6	700	93,5	10,8	83—104	11,5
Aconitum	220	96	8,6	87—105	8,9	420	94,5	9,8	85—104	10,4
Thalictrum	20	108	8,1	100—116	7,5	220	95,9	11,0	85—107	11,4
Hypericum	120	100	9,1	91—109	9,1	650	96,7	9,5	87—106	9,8
Clematis	70	104	10,4	94—114	10,0	570	97,4	11,7	86—109	12,1
Hesperis matronalis	14	101	—	—	—	64	101,8	9,1	93—111	9,0
Lathyrus	140	105	7,8	97—113	7,4	440	102,1	8,2	94—110	8,1
Trifolium	370	103	9,9	93—113	9,6	700	103,6	9,1	94—113	8,8
Biscutella	40	101	9,2	92—110	9,0	140	105,7	10,0	96—116	9,5
Pisum	28	101	10,9	90—112	10,8	250	114,4	12,1	102—126	10,5

siphe-Arten muss der unregelmässige Verlauf der Polygone sicher auf die zu engen Klassengrenzen (2,5 μ) zurückgeführt werden.

Um die Zuverlässigkeit der gewonnenen Messresultate zu prüfen, sind in Tab. 2 die früher (1926) publizierten Werte mit den später ausgeführten Messungen verglichen. Lassen wir die Formen auf *Thalictrum* und *Pisum*, für die 1926 zu wenig Messungen vorlagen, ausser Betracht, so ergibt sich eine durchschnittliche Abweichung der entsprechenden Mittelwerte um ca. 3 μ, also eine sehr gute Übereinstimmung. Wie aus Tab. 5 hervorgeht, stimmen auch die von A. Maurizio (1927) erhaltenen Werte im allgemeinen gut mit meinen Resultaten überein.

Die allgemeinen Ergebnisse der Perithecienmessungen sind kurz gefasst folgende:

Die Sammelarten bestehen aus zahlreichen Einzelformen, die durch einen bestimmten Fruchtkörperdurchmesser charakterisiert sind. Von diesen Formenschwärmen sind allerdings nur die extremsten Formen auf Grund des Peritheciendurchmessers sicher zu unterscheiden und abzutrennen. Die Formen im Zentrum einer gleitenden Reihe müssten zuerst biologisch analysiert werden, bevor man die kleinen Grössenunterschiede als genetisch bedingt betrachten könnte. Die extremen Varianten wurden in den meisten Fällen nicht nur auf Grund des Grössenunterschiedes abgetrennt. Gewöhnlich unterscheiden sie sich auch noch durch andere Merkmale.

Gleitende Reihen konnten in einigen Fällen auch auf ein und demselben Wirt aus verschiedenen Gegenden festgestellt werden. Doch ist hier die gesamte Variationsbreite viel kleiner als innerhalb der Sammelarten. Ob es sich hier um geographische Rassen eines Pilzes handelt, müsste erst durch Infektionsversuche sichergestellt werden. Auffällige Grössenunterschiede bei Material verschiedener Provenienz fand ich bei *Sphaerotheca fuliginea* auf *Arnica*, *Adenostyles*, *Veronica* und *Bidens*. Bei den letzten beiden Formen ist das amerikanische Material in der Peritheciengrösse deutlich vom europäischen verschieden. Dasselbe gilt auch für die Form der *Erysiphe cichoracearum* auf *Aster* sp. Bei weitern vergleichenden Messungen würde sich die Zahl dieser Beispiele sicher bedeutend vermehren. Ich glaube daher annehmen zu dürfen, dass die Artbildung in Amerika von andern Zentren ausgegangen ist als in Europa. Der amerikanische Mehltau auf *Aster* ist vom europäischen auf derselben Wirtspflanze deutlich verschieden. Es ist deshalb auch nicht verwunderlich, wenn Infektionsversuche mit diesen Formen ein ganz abweichendes Bild der Spezialisation ergeben. Diese Verschiedenheit zwischen europäischem und amerikanischem Material zeigt sich übrigens auch in andern

Merkmalen, so z. B. bei *Microsphaera* in der Verzweigung der Anhängsel. SALMON (1900) hat sich dagegen gewandt, dass die Mehltaupilze einfach nach den Nährpflanzen benannt werden. Dabei hat er aber den Fehler gemacht, dass er annahm, auf einer Nährpflanze komme immer die gleiche Form des Pilzes vor. Er musste damit zu einer sehr weiten Fassung des Artbegriffes und zu monströsen Sammelarten kommen. Nach meiner Auffassung zerfallen die morphologischen Arten in zahlreiche lokale Rassen, die nicht einmal immer vom gleichen Bildungszentrum abzuleiten sind. Damit wird die Zahl der Arten natürlich bedeutend vermehrt und ihr Areal entsprechend verkleinert werden. Ein Beispiel, dass auch in einem viel kleinern Gebiet zwei morphologisch deutlich verschiedene Rassen auf einer Nährpflanze vorkommen können, liefert *Erysiphe ulmariae* (Fig. 53). Das aus der Schweiz stammende Material weicht in bezug auf die Grösse der Perithecien so stark von der in Deutschland gefundenen Form ab, dass diese Verschiedenheit auch ohne die Anwendung variationsstatistischer Methoden auffallen muss.

Gelegentlich treten auch bedeutende Unterschiede im Durchmesser der Perithecien auf verschiedenen Nährpflanzen derselben Art auf *(Erysiphe horridula, E. galeopsidis)*. Ob diese genetischer Natur sind oder auf einen Einfluss des Wirtes zurückgeführt werden müssen, kann natürlich auf Grund des Studiums von Herbarmaterial nicht entschieden werden. Über einen sehr merkwürdigen Fall, dem wahrscheinlich ein direkter Einfluss des Substrates zugrundeliegt, soll später berichtet werden (vgl. p. 74 ff.).

Die Zahl der Asci gilt als gutes Gattungsmerkmal für *Sphaerotheca* und *Podosphaera*, wo nur ein Ascus ausgebildet wird. In den übrigen Gattungen variiert die Zahl der Asci von 2 bis über 30. Im allgemeinen ist sie der Grösse der Fruchtkörper direkt proportional. In Ausnahmefällen, z. B. bei *Erysiphe nitida*, *Microsphaera viburni* und *M. Hedwigii* wird gelegentlich nur ein Ascus gebildet. Umgekehrt findet man bei *Sphaerotheca macularis*, besonders bei der Form auf *Alchemilla* hie und da einen zweiten Ascus mehr oder weniger gut ausgebildet.

Die Grösse der Asci variiert in einem Fruchtkörper so stark, dass dieses Merkmal kaum systematisch verwertet werden kann. Bei *Erysiphe Montagnei* fand ich, dass neben gut ausgebildeten Asci immer einige verkümmerte vorhanden sind.

Die Zahl der Sporen im Ascus beträgt bei *Sphaerotheca* und *Podosphaera* meistens acht, entsprechend den drei Kernteilungen im Ascus. Dieses Merkmal ist als primitiv zu bezeichnen und kommt auch bei einigen *Erysiphe*-Arten vor. Bei den meisten Arten werden

weniger Sporen ausgebildet. In einigen Fällen bewegt sich die Sporenzahl konstant zwischen 6—8, so dass diese Zahl für einige Arten als charakteristisch bezeichnet werden kann. Bei den zahlreichen Arten, deren Ascus 3—6 Sporen enthält, ist die Sporenzahl sehr variabel. Dagegen ist für andere Arten der zweisporige Ascus ein gutes Artmerkmal. Bei *Erysiphe graminis* und *E. galeopsidis* werden die Sporen erst im Frühjahr ausgebildet. Bei *Erysiphe galii* habe ich überhaupt noch nie Sporen gefunden. Es scheint, dass diese Art die Fähigkeit, Sporen auszubilden überhaupt verloren hat.

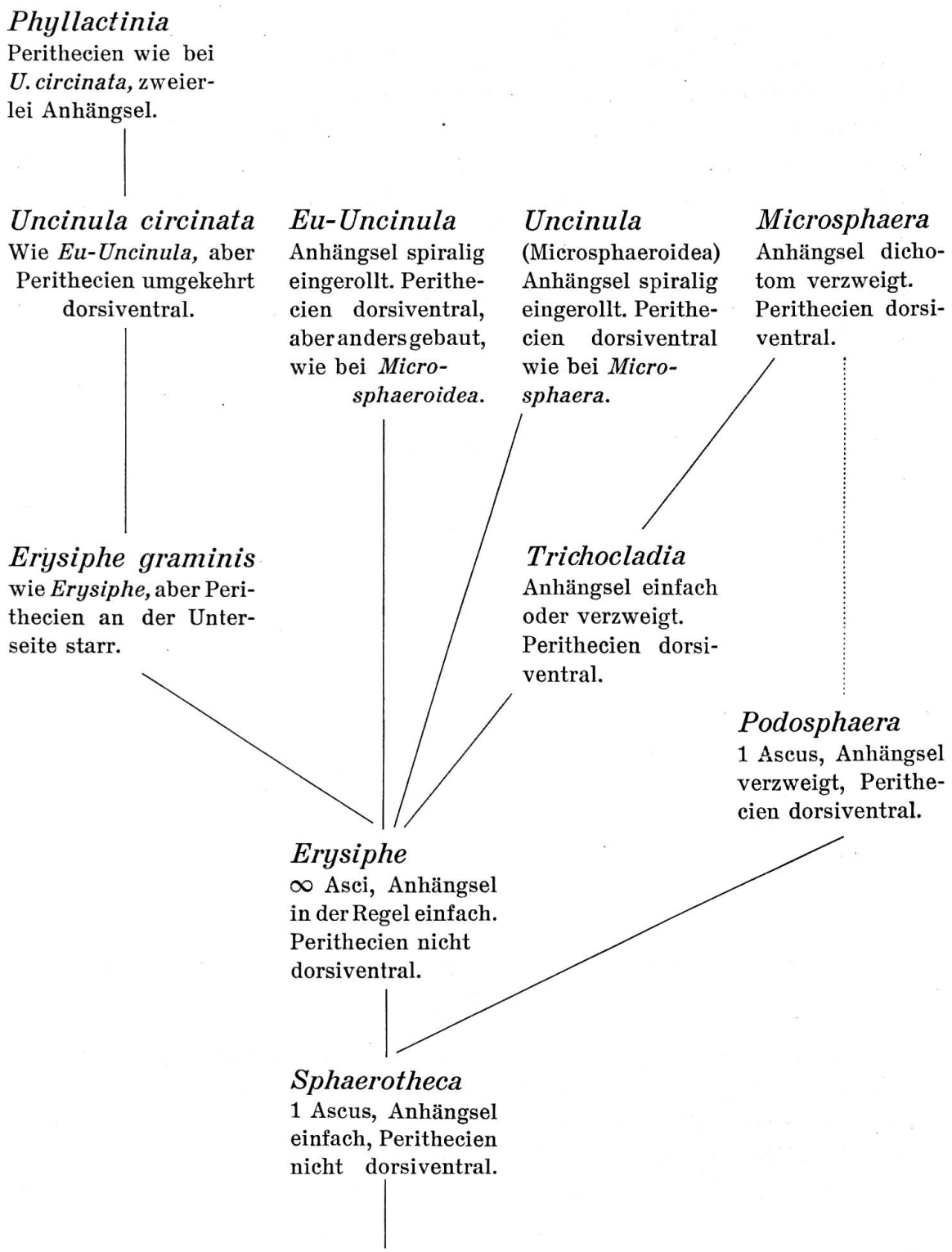
3. Gruppierung innerhalb der Familie

Schon FRIES hat die Gattung *Erysiphe*, die damals alle bekannten Erysiphaceen umfasste, zu den *Perisporiaceen* gezählt. ARNAUD (1921) schliesst die Erysiphaceen an die *Parodiellinaceen* (Perisporiaceen) an. Die meisten Autoren (GÄUMANN, 1926, ATKINSON, 1915, SĂVULESCU, 1929) betrachten die Erysiphaceen als eine den Perisporiaceen nebengeordnete Gruppe der Perisporiales und leiten sie direkt von den Aspergillaceen ab.

Die Gruppierung innerhalb der Familie hängt natürlich in erster Linie davon ab, welche Merkmale für die Ableitung und Einteilung in erster Linie berücksichtigt werden. Eine Gattung kann in einem Merkmal als primitiv, in einem andern als abgeleitet erscheinen. Es sollen hier in chronologischer Reihenfolge die Versuche einer natürlichen Gliederung der Familie erwähnt und diskutiert werden. In allen Fällen werden wohl mit Recht die Reduktion der Asci und die Differenzierung der Anhängsel als Hauptprinzipien anerkannt.

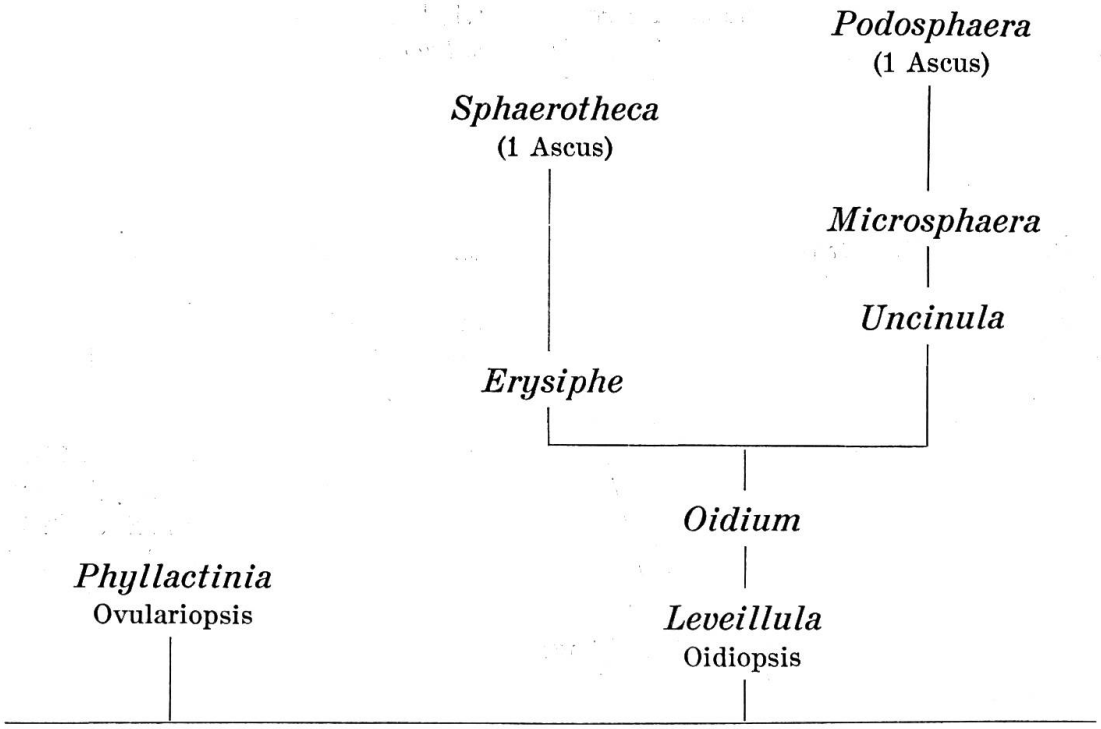
NEGER (1901) verwendet neben den beiden erwähnten Merkmalen noch die Ausbildung der Fruchtkörperwand als Einteilungsprinzip. In seinem Schema betrachtet er *Sphaerotheca* als den primitivsten Typus; er legt sich aber auch die Frage vor, ob es natürlicher sei, *Sphaerotheca* und *Erysiphe* als koordinierte Stammformen zweier Entwicklungsreihen aufzufassen. Die *Sphaerotheca - Podosphaera*-Reihe wäre weniger gegliedert als die *Erysiphe-Phyllactinia*-Reihe. Schliesslich entscheidet er sich aber für den folgenden monophyletischen Stammbaum (Seite 27).

Diese Gruppierung NEGERS gibt im allgemeinen ein gutes Bild der Verwandtschaftsverhältnisse, wenigstens soweit sie sich auf die Anhängsel und auf die Zahl der Asci bezieht. Ob sich aus der Beschaffenheit der Fruchtkörperwand phylogenetische Folgerungen ziehen lassen, erscheint mir dagegen fraglich. Diese Verhältnisse sind auch heute noch nicht abgeklärt. Die Tatsache, dass allein in der sonst ziemlich homogenen Gattung *Uncinula* drei verschiedene Typen der



Perithecienwand vorkommen, vermindert den Wert dieses Merkmals bedeutend. Neger nimmt ferner eine zunehmende Differenzierung an, während alle neuern Autoren darin einig sind, dass in der Entwicklung der Erysiphaceen die Rückbildungen eine bedeutende Rolle spielen.

Arnaud (1921) stellte sein Entwicklungsschema nach folgenden Gesichtspunkten auf: Zahl der Asci, Ausbildung der Anhängsel, des intramatrikalen Mycels und der Nebenfruchtform. Als primitiv betrachtet er die Formen mit intramatrikalem Mycel, als abgeleitet die Ektoparasiten. Als primitiven Typus nimmt Arnaud deshalb die Gattung *Leveillula* an, die von primitiven *Parodiellinaceen* abzuleiten wäre. Von hier aus erfolgt eine Reduktion des intramatrikalen Mycels, eine Verkleinerung der Perithecien und ihres sterilen Teils, eine Differenzierung der Anhängsel und eine Zunahme der Konidienentwicklung, wie das folgende Schema zeigt:



Primitiver Typus der Erysiphaceen, abgeleitet von primitiven Parodiellinaceen.

Phyllactinia ist hier von den übrigen Formen schärfer abgetrennt. Die Ableitung von *Erysiphe* und *Sphaerotheca* aus *Leveillula* ist verständlich, weniger klar ist dagegen der Zusammenhang zwischen *Microsphaera*, *Uncinula* und *Leveillula*.

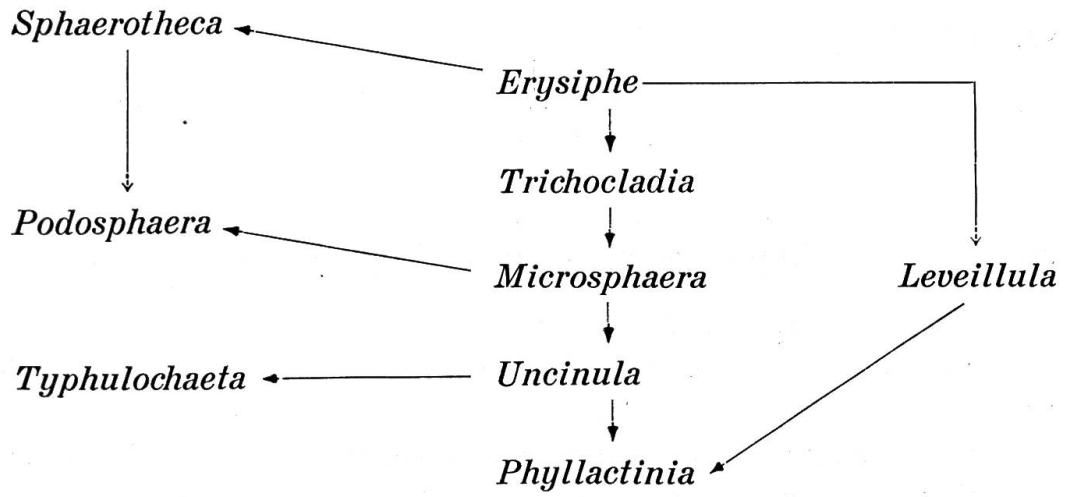
Prinzipiell muss man sich fragen, ob die Stellung von *Leveillula* an der Wurzel der beiden Reihen berechtigt ist, oder mit andern Worten, ob das intramatrikale Mycel und die Konidienfruchtform dieser Art wirklich primitive Merkmale darstellen. Raymond (1927) betrachtet (meines Erachtens mit Recht) die endophytische Lebensweise von *Leveillula* nicht als primitives Merkmal, sondern eher als eine xerophytische Anpassung. Diese Gattung kommt ausschliesslich in den trockenen Gebieten Süd- und Osteuropas, Asiens und vielleicht

auch Mexikos vor. SÄVULESCU (1929) schliesst sich dieser Ansicht an. Auch er betrachtet die endophytische Lebensweise von *Leveillula* nicht als primitiv, sondern als abgeleitet. Er sieht in der Tatsache, dass bei dieser Art die Perithecien rein extramatrikal gebildet werden, einen Hinweis, dass die Erysiphaceen ursprünglich Ektoparasiten waren. Schliesslich zeigen die Angaben von KLIKA, der auch bei andern Erysiphaceen unter besondern Bedingungen (Nahrungsmangel in den Epidermiszellen) die Haustorien in den Zellen des Mesophylls nachweisen konnte, dass diesem Merkmal keine phylogenetische Bedeutung zukommt.

Will man die Erysiphaceen von den *Aspergillaceen* ableiten, was nach der Fruchtkörperbildung sicher berechtigt ist, so muss ohne Zweifel der *Oidium*-Typus der Nebenfruchtform als primitiv bezeichnet werden (SÄVULESCU, 1929). Die Konidienträger dieses Typus sind übrigens einfacher und weisen nie Verzweigungen oder andere Differenzierungen auf, wie wir sie etwa bei *Ovulariopsis* finden. Die Entwicklung der Erysiphaceen geht deshalb auch in diesem Merkmal gerade in umgekehrter Richtung, als ARNAUD annahm. Primitiv ist die Kettenbildung bei *Oidium*, die Tendenz geht dahin, die Zahl der Konidien zu reduzieren, dafür wird die einzelne Konidie bedeutend grösser. Aus diesen Erwägungen heraus betrachte ich mit SÄVULESCU die Gattung *Leveillula* nicht als primitiv, sondern als Endglied einer Entwicklungsreihe.

GÄUMANN (1926) schliesst sich im allgemeinen ARNAUD an, nur wird bei ihm die Gattung *Phyllactinia* ebenfalls von *Leveillula* abgeleitet.

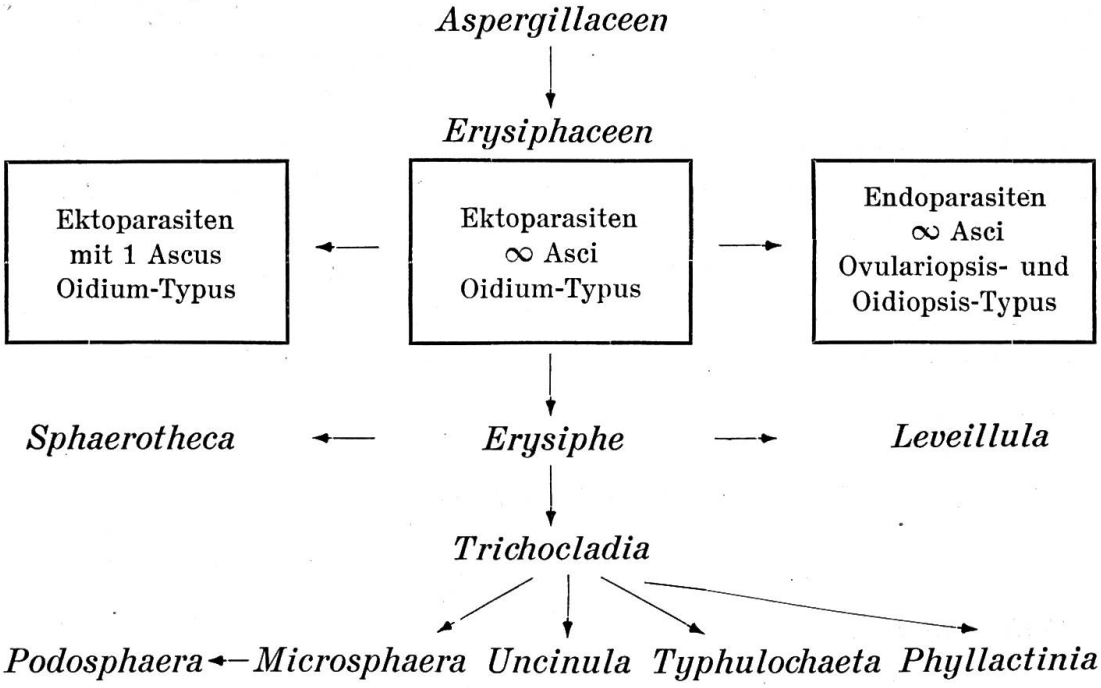
JACZEWSKI (1927) stellte folgendes Entwicklungsschema auf:



Auch hier fällt wieder die Ableitung von *Uncinula* aus *Microsphaera* auf, für die keine Anhaltspunkte bestehen. Ebenso kann *Phyllactinia* nicht direkt mit *Leveillula* in Zusammenhang gebracht

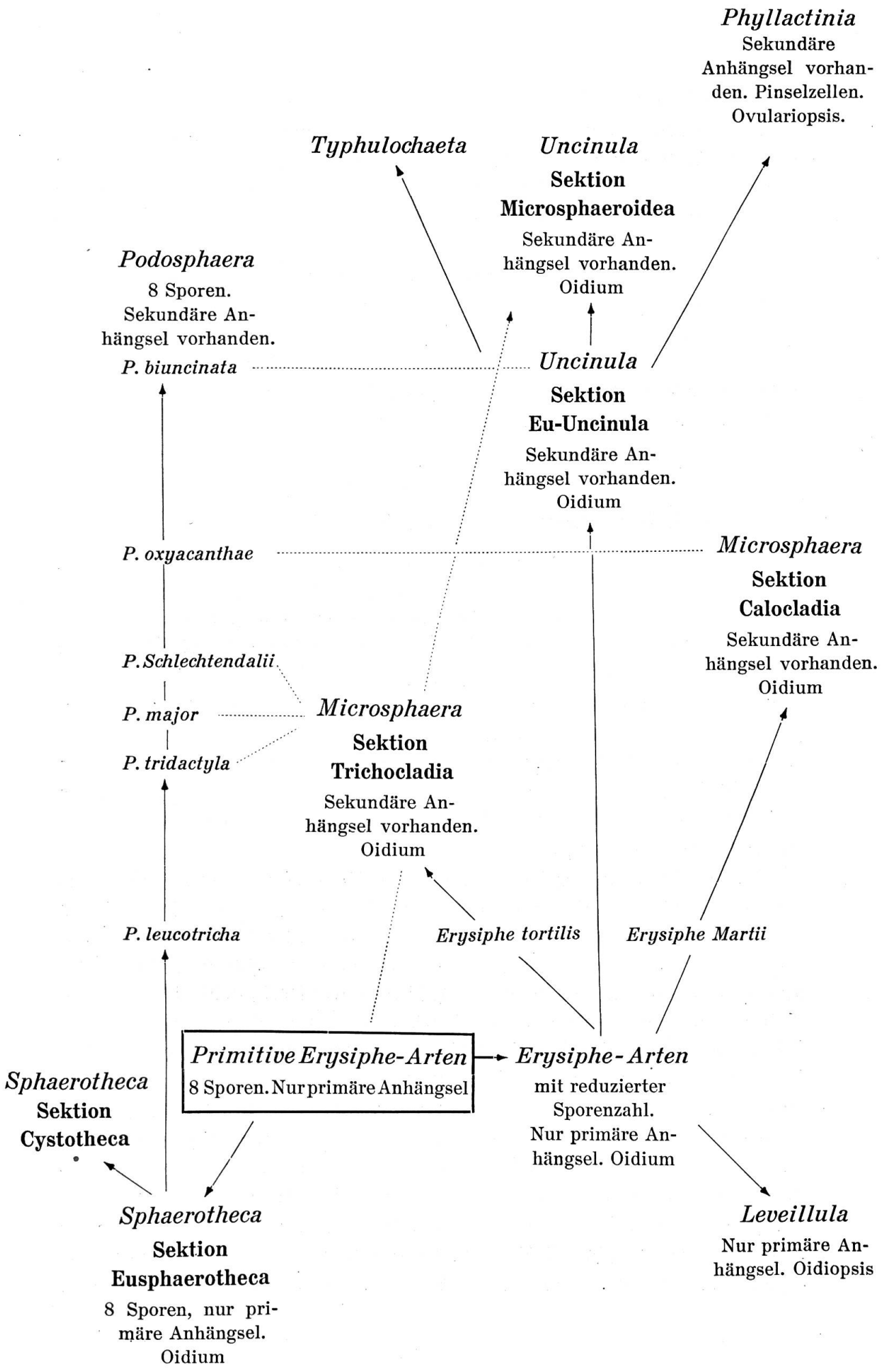
werden. SÄVULESCU beanstandet ferner, dass die Gattung *Podosphaera* sowohl von *Sphaerotheca* als auch von *Microsphaera* abgeleitet wird. Er glaubt, dass zwischen *Podosphaera* und *Microsphaera* keine Beziehung bestehe. Doch möchte ich hier auf *Podosphaera leucotricha* hinweisen, die meines Erachtens eine Verbindung der beiden Gattungen darstellen könnte. Die scheitelständigen Anhängsel dieser Art kehren bei einigen *Arten der Sektion Trichocladia* wieder. *Podosphaera* ist nicht eine einheitliche Gattung, einzelne Arten könnten von *Microsphaera* abgeleitet werden, während andere *Sphaerotheca* näherstehen.

SÄVULESCU (1929) nimmt als Ausgangspunkt die ektoparasitischen polyascen Formen vom Oidiumtypus. Von diesem werden polyphyletisch einerseits die monascen Gattungen und andrerseits die endophytischen, polyascen Formen vom *Oidiopsis*- und *Ovulariopsis*-Typus abgeleitet. Ich kann mich diesem Vorgehen anschliessen, obschon ich die endophytische Lebensweise nicht als phylogenetisch wichtiges Merkmal anerkennen kann. SÄVULESCU schlägt folgende Gruppierung vor:



Die Ableitung von *Uncinula*, *Typhulochaeta* und *Phyllactinia* aus der ziemlich hoch differenzierten Gattung *Trichocladia* kann wohl kaum genügend begründet werden.

Meine Gruppierung der Gattungen stützt sich neben den schon erwähnten Merkmalen: Zahl der Asci, Ausbildung der Anhängsel und der Nebenfruchtform auch auf die Sporenzahl im Ascus. Dieses Merkmal ist meines Wissens bis jetzt noch nie verwendet worden. Es eignet sich aber für phylogenetische Ableitungen gut, weil hier die primi-


Phyllactinia
Sekundäre Anhängsel vorhanden. Pinselzellen. Ovulariopsis.
Typhulochaeta
Uncinula
Sektion Microsphaeroidea
Sekundäre Anhängsel vorhanden. Oidium
Podosphaera
8 Sporen. Sekundäre Anhängsel vorhanden.
P. biuncinata
Uncinula
Sektion Eu-Uncinula
Sekundäre Anhängsel vorhanden. Oidium
P. oxyacanthae
Microsphaera
Sektion Calocladia
Sekundäre Anhängsel vorhanden. Oidium
P. Schlechtendalii
P. major
P. tridactyla
Microsphaera
Sektion Trichocladia
Sekundäre Anhängsel vorhanden. Oidium
P. leucotricha
Erysiphe tortilis
Erysiphe Martii
Primitive Erysiphe-Arten
8 Sporen. Nur primäre Anhängsel
Erysiphe-Arten
mit reduzierter Sporenzahl. Nur primäre Anhängsel. Oidium
Sphaerotheca
Sektion Cystotheca
Sphaerotheca
Sektion Eusphaerotheca
8 Sporen, nur primäre Anhängsel. Oidium
Leveillula
Nur primäre Anhängsel. Oidiopsis

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 Parallelform 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 infektionsfähig 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