Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1907)

Heft: 1629-1664

Artikel: Der Entwicklungsgang der Uredineen und die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreich

Autor: Fischer, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319175

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: 11.12.2025

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

Ed. Fischer.

Der Entwicklungsgang der Uredineen und die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreich.

Vortrag, gehalten in der Sitzung vom 9. März 1907[1]).

In der Diskussion über das Problem der Entstehung der Arten steht heute sehr im Vordergrunde die Frage nach den Faktoren, durch die im Tier- und Pflanzenreiche neue Formen hervorgebracht werden. Entstehen letztere unabhängig von äusseren Einwirkungen durch Variationen oder Mutationen, in welche dann die Selektion eingreift? oder sind direkte Einflüsse des Milieu dabei im Spiele? Mit Recht wird immer wieder darauf hingewiesen, dass diese Frage sich wohl nicht einseitig nach der einen oder andern Richtung wird lösen lassen, sondern dass die Antwort im einzelnen sehr verschieden ausfallen kann. Um so mehr erwächst hieraus die Aufgabe einer sorgfältigen Prüfung von Fall zu Fall.

Einen solchen Einzelfall wollen wir nun im folgenden näher untersuchen. Es handelt sich dabei um gewisse Spezies aus der Pilzgruppe der Uredineen, deren Unterscheidungsmerkmale in bestimmten Verschiedenheiten ihres Entwicklungsganges bestehen. Für diese sollen die Faktoren diskutiert werden, welche ihre Entstehung bedingt haben können.

1.

Bekanntlich gehören die Uredineen zu denjenigen Pilzen, welche in Bezug auf ihre Entwicklung die kompliziertesten Verhältnisse aufweisen: Nehmen wir ein typisches Beispiel zur Illustration derselben, etwa den Schwarzrost des Getreides (*Puccinia graminis*), so finden wir folgendes: Eine überwinterte

[1]) In vorliegender Bearbeitung in verschiedenen Punkten abgeändert und erweitert.

Spore, die sog. Teleutospore, keimt im Frühjahr, indem aus ihr eine Basidie hervorgeht. Diese besteht aus einem kurzen, durch Querwände in 5 Zellen geteilten Schlauche. Von diesen Zellen bilden die vier obern seitlich auf kurzen Stielchen durch Abschnürung je eine zartwandige Spore, die Basidiospore. Letztere ist von sehr kurzer Lebensfähigkeit und muss daher, um sich weiterentwickeln zu können, sofort nach ihrer Entstehung auf eine geeignete Nährpflanze, im vorliegenden Falle auf jugendliche Blätter der Berberitze, gelangen. Sie bildet dort einen Keimschlauch; derselbe bohrt sich durch die Aussenwand der Epidermis ein und wächst im Gewebe des Blattes zu einem Mycel aus. Nach Verlauf von etwa 10 bis 12 Tagen entwickelt sich dann an demselben die unter dem Namen „Pyknide" bekannte Fruchtform und nach weitern zirka 14 Tagen die sog. Aecidien. Erstere sind krugartige Fruchtkörper, in welchen kleine sporenartige Gebilde produziert werden, die sich aber bei den bisherigen Versuchen fast immer als keimungsunfähig erwiesen haben; wir betrachten sie daher als funktionslos gewordene Sporen. Die Aecidien sind becherförmige Gebilde, an deren Grunde durch Abschnürung in kettenförmigen Reihen die sog. Aecidiosporen entstehen. Diese sind, ähnlich wie die Basidiosporen, auf baldige Keimung eingerichtet; sie behalten ihre Keimkraft nicht allzu lange. Wenn sie nun auf eine ihnen zusagende Nährpflanze gelangen — bei der wirtwechselnden *Puccinia graminis* sind es bestimmte Gramineen — so dringt ihr Keimschlauch in die Spaltöffnungen ein und wird wieder zu einem Mycel, an welchem nach etwa 14 Tagen eine weitere Fruchtform, die sog. Uredo zur Ausbildung gelangt. Es sind das unter der Epidermis hervorbrechende Sporenlager, deren Sporen gewöhnlich einzeln durch Abschnürung entstehen und wie die Aecidiosporen auf baldige Keimung eingerichtet sind. Diese Fruchtform kann sich im Laufe des Sommers mehrmals wieder als solche reproduzieren, bis schliesslich gegen den Herbst hin wieder die Überwinterungssporen zur Entwicklung kommen, welche wir unter dem Namen der Teleutosporen bereits kennen gelernt haben. Von diesen 5 verschiedenen Sporenformen, welche uns im Verlauf der Entwicklung von *Puccinia graminis* entgegentreten, ist also nur eine, nämlich die Teleutospore, für das Überwintern eingerichtet, alle

andern (mit Ausnahme der in den Pykniden entstehenden „Conidien“) dienen zur raschen Verbreitung während des Sommers. In andern Fällen kann sich der geschilderte Entwicklungsgang in Bezug auf die Jahreszeiten anders verteilen; es kann dabei auch zur Bildung von Teleutosporen kommen, die nicht als Überwinterungssporen dienen; allein für unsere weiteren Auseinandersetzungen genügt es, wenn wir die typischen Fälle im Auge behalten.

Untersuchungen aus neuerer und neuester Zeit haben nun aber auch durch Beobachtung der feinern Vorgänge, welche sich während dieser Entwicklung mit den Zellkernen abspielen, einen tiefern Einblick in den Werdegang dieser Pilze ermöglicht. Wir müssen daher mit einigen Worten auch auf diese Verhältnisse eintreten.

Blackman und Fraser, sowie Christman[1]) gelang es, den Nachweis zu führen, dass bei der Anlage der Aecidiosporen ein Geschlechtsakt stattfindet: Sie sahen zwei nebeneinanderliegende Hyphenzweige in offene Kommunikation treten; an dieser Stelle nähern sich die Kerne der beiden fusionierten Zellen gegenseitig und dann teilen sie sich ohne zuvor miteinander verschmolzen zu sein; nun wird diejenige Partie der verschmolzenen Zellen, in welcher die beiden obern Tochterkerne liegen, durch eine Querwand abgegrenzt und stellt eine Aecidiospore dar. Unterhalb derselben nähern sich dann die beiden übriggebliebenen untern Tochterkerne wieder gegenseitig, machen hierauf eine neue gepaarte Teilung durch, und es wird eine zweite Aecidiospore abgegrenzt, welche die beiden obern Tochterkerne dieser zweiten Teilung enthält u. s. w. So kommt es, dass jede Aecidiospore stets zwei Zellkerne oder besser ausgedrückt einen Doppelkern, ein Synkaryon, enthält. Wenn die Keimung der Aecidiosporen erfolgt, so teilen sich bei der ersten und bei jeder folgenden

---

[1]) Blackman, V. H. On the Fertilization, Alternation of Generations and general Cytology of the Uredineae. Annals of Botany, XVIII, 1904, p. 323 ff.

Christman, A. H. Sexual Reproduction of the Rusts. Botanical Gazette, XXXIX, 1905, p. 267 ff.

Blackman and Fraser. Further Studies on the Sexuality of the Uredineae. Annals of Botany, vol. XX, 1906, p. 35 ff.

Zellteilung immer wieder die beiden Kerne des Doppelkernes gleichzeitig. Alle Zellen des aus den Aecidiosporen hervorgehenden Mycels enthalten somit Doppelkerne; die Uredosporen sind zweikernig; zweikernig sind ferner auch anfänglich die Zellen der Teleutospore. Erst beim Heranreifen der letztern verschmelzen, wie dies seit den Untersuchungen von Sappin-Trouffy[1]) bekannt ist, die zwei Kerne des Synkaryons zu einem einzigen, der nun natürlich doppelte Chromosomenzahl aufweisen muss. Bei der Bildung der Basidie teilt sich dann dieser Kern zweimal und jede Basidiospore bekommt einen der so entstandenen vier Tochterkerne. Bei diesen Kernteilungen dürfte es sich um eine Reduktionsteilung handeln, durch welche die Kerne wieder auf die ursprüngliche, einfache Chromosomenzahl zurückgeführt werden. Das aus den Basidiosporen hervorgehende Mycel besitzt somit wieder einkernige Zellen, bis dann bei der Bildung der Aecidiosporen aufs neue ein Synkaryon entsteht.

Der typische Entwicklungsgang einer Uredinee wird sich also durch das folgende Schema übersichtlich darstellen lassen, bei dem wir das Verhalten der Kerne durch eine entsprechende Unterstreichung zum Ausdruck bringen: der einfache dünne Strich bedeutet einfache Kerne mit einfacher Chromosomenzahl, durch doppelte Unterstreichung soll das Vorhandensein eines Synkaryons in den Zellen angedeutet werden, und ein dicker Strich soll das Auftreten eines Kernes mit doppelter Chromosomenzahl ausdrücken.

Sexuelle Generation. Sporenbildende Generation.

Basidiosp. → Mycel → Pyknide, Mycel → Aecidium → Uredo → Uredo.. → Teleutosp. → Basidie → Basidiosp.

Man kann also sagen: der Entwicklungsgang der Uredineen zerfällt in zwei deutliche Abschnitte: einen Abschnitt mit einkernigen Zellen und Kernen von einfacher Chromosomenzahl und einen Abschnitt, in welchem die Zellen ein Synkaryon oder später einen Kern von doppelter Chromosomenzahl enthalten. Der erste umfasst die Entwicklung von der Basidiospore bis zur

[1]) Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Le Botaniste, 5e série, 1896, p. 59.

Anlage der Aecidiospore[1]), der zweite umfasst die Aecidiosporen, die Uredofruktifikation, die Teleutosporen bis zur Bildung der Basidiosporen. Den ersten Abschnitt, welcher seinen Abschluss mit einem Sexualakt findet, können wir nach Analogie der höheren Pflanzen als die sexuelle Generation oder als Gametophyten bezeichnen; Lotsy[2]) hat für denselben den Ausdruck x-Generation eingeführt. Den zweiten Abschnitt nennen wir die Sporenbildende Generation oder den Sporophyten, derselbe findet seinen Abschluss in der Bildung der Basidiosporen, mit der wahrscheinlich eine Reduktionsteilung der Kerne Hand in Hand geht; er wird von Lotsy im Hinblick auf die Doppelkerne oder Kerne von doppelter Chromosomenzahl, die ihn charakterisieren, als 2 x - Generation bezeichnet. In diesem Wechsel zwischen sexueller und sporenbildender Generation erblicken wir den Grundzug des Entwicklungsganges der Uredineen.

Dieser Grundzug bleibt, soweit unsere Kenntnisse reichen. bei allen Uredineen unverändert. Aber es können Modifikationen desselben auftreten, welche in einer Vereinfachung jeder der beiden Generationen, hauptsächlich aber der sporenbildenden bestehen. Es sind das hauptsächlich die folgenden:

1) Es kann die Uredo wegfallen. Aus der Aecidiospore entsteht dann direkt ein teleutosporenbildendes Mycel. Man nennt die Uredineen, deren Entwicklungsgang diesem Typus entspricht, nach J. Schröters Vorgang: *opsis*-Formen, d. h. man hängt für sie dem Gattungsnamen die Endung *opsis* an (*Pucciniopsis, Uromycopsis* etc.). Das Entwicklungsschema dieser Formen wäre folgendes:

---

[1]) Die Pyknide betrachte ich abweichend von Blackman und den andern neuern Autoren, die sich mit der Sexualität der Uredineen befasst haben, nicht als rudimentäres männliches Sexualorgan, sondern als eine Conidienfruktifikation der sexuellen Generation. Es will mir nicht plausibel erscheinen, dass die Uredineen von einem Urtypus mit Spermatiensexualität abzuleiten seien; ich bin vielmehr im Hinblick auf die Form der Fusion, wie sie Christman bei der Bildung der Aecidiosporen beobachtet hat, eher geneigt, den Anschluss bei isogamen Formen, z. B. vom Typus des Basidiobolus, zu suchen.

[2]) Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Band I Algen und Pilze. Jena 1907.

Sexuelle Generation. Sporenbildende Generation.

Basidiospore → Mycel ↗Pyknide → Aecidium → Teleutosporen → Basidie → Basidiospore

2) Eine zweite Stufe der Vereinfachung besteht im Wegfall der Aecidien. Es entsteht im diesem Falle aus der Basidiospore ein Mycel, welches zuerst Pykniden und später Uredo produziert, nach folgendem Schema:

Sexuelle Generation. Sporenbildende Generation.

Basidiosp. → Mycel ↗Pyknide → Uredo → Uredo.. → Teleutosporen → Basidie → Basidiospore

Solche Formen nennt man *Brachy*-Formen (*Brachy-Puccinia*, *Brachy-Uromyces* etc.). Die Zellfusion, durch welche die Zweikernigkeit der Zellen zustande kommt, müsste in diesem Falle natürlich vor der Uredosporenbildung vor sich gehen.

3) Endlich gibt es Uredineen, denen sowohl Aecidien wie auch die Uredo fehlen. Hier sieht man aus den Basidiosporen direkt wieder ein teleutosporenbildendes Mycel mit oder häufiger noch ohne Pykniden entstehen. Solche Uredineen bezeichnet man als *Mikro*- oder als *Lepto*-Formen, je nachdem die Teleutosporen nach Überwinterung oder sofort nach ihrer Entstehung Basidien bilden. Das Entwicklungsschema gestaltet sich also hier wie folgt:

Sexuelle Generation. Sporenbild. Generat.

Basidiospore → Mycel ↗(Pyknide) → Teleutospore → Basidie → Basidiospore.

Die Bildung der Zellen mit Synkaryon dürfte sich hier in dem teleutosporenbildenden Mycel vor der Bildung der Teleutosporen abspielen.

Resümierend können wir also sagen: Wir finden bei den Uredineen einen unveränderlichen Grundzug der Entwicklung, welcher sich in einem Wechsel von Generationen mit einfachkernigen und doppelkernigen Zellen äussert. Innerhalb dieser beiden Generationen können sich Modifikationen geltend machen, in der Weise, dass in

der sporenbildenden Generation die Aecidien oder die Uredo oder beide, in der sexuellen Generation die Pykniden in Wegfall kommen. Auf diese Modifikationen beziehen sich nun die folgenden Untersuchungen.

2.

Vorerst müssen wir uns die Frage vorlegen: Welche Bedeutung kommt den soeben besprochenen Modifikationen in der Systematik der Uredineen zu?

Es gibt Fälle, in denen einer der eben geschilderten Entwicklungstypen für eine ganze auch morphologisch gut charakterisierte Uredineengruppe eigentümlich ist: dies gilt für die Gymnosporangiaceen mit der Gattung *Gymnosporangium*, deren Vertreter unseres Wissens ausschliesslich *opsis*-Formen sind, also der Uredoform entbehren.

Gewöhnlich aber finden wir die sämtlichen besprochenen Modifikationen oder doch mehrere derselben innerhalb einzelner Gattungen, ja sogar innerhalb engerer Artgruppen vertreten. Wir wollen dies nur an wenigen Beispielen erläutern, welche sich aber leicht vermehren lassen würden: Eine sehr natürliche Artengruppe innerhalb der Gattung *Puccinia* bilden die Formen, welche auf Umbelliferen leben. Dieselben haben sämtlich Teleutosporen, die auf zarten Stielen sitzen und daher leicht abfallen; diese Teleutosporen sind ferner gewöhnlich am Scheitel und meist auch an der Basis gerundet, die beiden Zellen, aus denen sie bestehen, sind in der Regel in ihrer Form ziemlich übereinstimmend; ihre Membran ist, abgesehen von allfälligen Skulpturen, gleichmässig dick; die Keimporen werden von relativ kleiner, farbloser Papille bedeckt, und derjenige der obern Zelle ist meist scheitelständig. Auch in den Uredobildungen und in den Aecidien, wo solche vorhanden sind, herrscht im allgemeinen grosse Übereinstimmung. Zu dieser Artengruppe gehören nun unter anderen folgende Spezies: *Puccinia Aegopodii* auf *Aegopodium Podagraria*, eine *Mikro*form, die also nur Teleutosporen und Basidiosporen bildet, sodann *Puccinia bullata* auf *Silaus pratensis*, bei welcher auch Pykniden und Uredo zur Entwicklung kommen, also eine *Brachypuccinia*. Ferner finden wir *Puccinia Falcariae* auf *Falcaria*, mit Aecidien und Pykniden

aber ohne Uredo, also eine *opsis*-Form und endlich *Puccinia Saniculae*, welche sämtliche Sporenformen besitzt. — Ganz ähnliche Verhältnisse treten uns in der Gruppe der *Puccinia Hieracii* entgegen. Die gemeinschaftlichen Merkmale derselben erblicken wir in den leicht ablöslichen Teleutosporen, die am Scheitel und an der Basis gerundet sind, deren Membran gleichmässig dick, aber mit einer warzigen Skulptur besetzt ist; auch die Uredosporen sind sehr gleichartig, und für die Aecidien ist es eine sehr charakteristische Erscheinung, dass die Membran ihrer Peridienzellen auf der Innenseite stärker verdickt ist als auf der Aussenseite. Hier treffen wir als Arten mit sämtlichen Sporenformen *Pucc. variabilis* auf *Taraxacum*, *Pucc. Scorzonerae* auf *Scorzonera*, *Pucc. Crepidis aureae* auf *Crepis aurea* u. s. w. Eine *Pucciniopsis* ist *Pucc. Tragopogi*; *Brachy*formen sind *Pucc. Cirsii* auf *Cirsium*-Arten, *Pucc. Taraxaci* auf *Taraxacum*, *Pucc. Hieracii* auf *Hieracium* und viele andere; endlich finden wir auch eine *Mikro*form in der alpinen *Pucc. Arnicae scorpioidis* auf *Aronicum scorpioides*. — Als letztes Beispiel wählen wir die auf *Primula*-Arten lebenden *Uromyces*-Arten *U. Primulae* auf *Primula Auricula* und *P. hirsuta*, *U. Primulae integrifoliae* auf *Primula integrifolia* und *U. apiosporus* auf *Primula minima*. In der Form und Beschaffenheit ihrer warzigen, am Scheitel mit breiter Kappe versehenen Teleutosporen lassen sich diese drei Arten kaum von einander unterscheiden, aber die erstgenannte besitzt alle Sporenformen, der zweiten fehlt die Uredo, und die dritte hat nur Teleutosporen und Basidiosporen.

Es sind also sehr nahe verwandte Arten, welche durch diese Modifikationen des Entwicklungsganges von einander abweichen. Dieselben unterscheiden sich ausserdem meist auch durch die Wahl der Nährpflanze, doch machen z. B. *Pucc. variabilis* und *Pucc. Taraxaci* hievon eine Ausnahme, da beide auf *Taraxacum officinale* leben. Morphologische Verschiedenheiten zwischen diesen durch ihren Entwicklungsverlauf von einander abweichenden nahe verwandten Arten liegen ebenfalls vor: sie bestehen in kleinen Differenzen der Form und Grösse der Teleutosporen, in Verschiedenheiten der Keimporenzahl und der Grösse der Papille über den Keimporen bei den Uredosporen u. dgl. mehr.

In manchen Fällen aber, wie z. B. bei den erwähnten *Primula* bewohnenden *Uromyces* fehlen solche Differenzen fast ganz; Unterschiede sind kaum greifbar oder geradezu nicht nachweisbar. In letzterem Falle haben wir es also mit Spezies zu tun, die nur durch den Entwicklungsgang und die Wahl der Nährpflanze, d. h. also nur in ihrem biologischen Verhalten von einander differieren, es handelt sich um biologische Arten. Aber auch diese Unterschiede sind, soweit unsere Erfahrungen reichen, konstant; man hat in allen bisher untersuchten Materialien der betreffenden Uredineen immer das gleiche Verhalten in Bezug auf Fehlen oder Vorhandensein der einzelnen Sporenformen konstatiert, es haben sie daher auch die Systematiker je und je als Arten auseinandergehalten.

Es gibt aber endlich auch Fälle, bei welchen innerhalb einer Spezies Modifikationen des Entwicklungsganges vorkommen. Wir finden dies bei *Puccinia Galii-silvatici*: hier werden nach den Versuchen von Th. Wurth[1]) und Fr. Bubák[2]) die Aecidien am gleichen Mycel ausgebildet wie die Uredoform; sie können dabei entweder vor der letztern oder zugleich mit ihr entstehen, sie können aber auch vollständig fehlen. Es liegt somit hier ein Beispiel eines nicht vollständig fixierten Entwicklungstypus vor.

Aus dem Gesagten erhält man den Eindruck, dass im allgemeinen diese Unterschiede im Entwicklungsgange phylogenetisch junge Merkmale darstellen: Die Spezies, welche man nach diesen Merkmalen auseinanderhält, können daher gewissermassen als Spezies in statu nascendi bezeichnet werden, und das erweckt die Hoffnung, dass es für sie gelingen könnte, die Faktoren festzustellen, welche bei ihrer Entstehung im Spiele waren.

---

[1]) Rubiaceen bewohnende Puccinien vom Typus der Puccinia Galii. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankeiten. 2. Abt., Bd. XIV, 1905.

[2]) Infektionsversuche mit einigen Uredineen. III. Bericht. Centralblatt für Bakteriologie, etc. 2. Abt., Bd. XVI, 1906, p. 150 ff.

Uredosporen in den Teleutosporenlagern. Immerhin darf nicht verschwiegen werden, dass auch *U. Alchimillae* in ihrer Verbreitung in die alpine Region hinaufreicht, und ausserdem lassen sich manche Beispiele beibringen, welche zeigen, dass auch alpine Uredineen alle Sporenformen besitzen können: unter den oben besprochenen *Primula*-bewohnenden *Uromyces*arten besitzt z. B. diejenige auf *Primula Auricula* sowohl Aecidien wie Uredo; das gleiche gilt z. B. auch für die auf alpinen *Crepis*-arten lebenden Puccinien.

Aber auch da, wo in der alpinen Region oder auf alpinen Pflanzen die sämtlichen Sporenformen ausgebildet werden, scheint doch eine Verkürzung der Entwicklung sich geltend zu machen, die in einer spärlicheren Ausbildung oder in einer weniger lange andauernden Entwicklung der Uredoform, bezw. in einer Beschleunigung des Auftretens der Teleutosporen besteht. Einen besonders schönen Beleg hiefür bieten Versuche, welche Herr O. Schneider[1]) im botanischen Institut der Universität Bern mit *Salix*-bewohnenden *Melampsora*-Arten ausgeführt hat. Von diesen Melampsoren kommen einige Arten auf alpinen Weiden, andere auf *Salix*-Arten der Ebene vor. Dabei stehen dieselben z. T. einander so nahe, dass sie morphologisch nicht von einander unterschieden werden können, also reine biologische Arten darstellen. Hieher gehören u. a. *Mel. Evonymi-Incanae* und *Mel. Larici-Reticulatae*, beides wirtwechselnde Arten. Die erstere bildet ihre Aecidienform (Caeoma) auf *Evonymus*, hre Uredo- und Teleutosporen auf *Salix incana*, letztere lebt im Aecidienzustand auf *Larix decidua* und geht in ihren Uredo- und Teleutosporen auf *Salix reticulata* und *hastata* über; erstere ist also mehr eine Uredinee der Ebene, die letztere eine alpine Art. Nun säte O. Schneider am 18. Mai die Aecidiosporen von *Mel. Evonymi-Incanae* auf *Salix incana* aus: bald trat Uredo auf; dieser reproduzierte sich als solcher und blieb bis zum 8. Juli die einzige Sporenform; Teleutosporen wurden bis zu diesem Zeitpunkte keine gebildet, und später starb die Versuchspflanze ab. Ganz anders verhielt sich *Mel.*

[1]) O. Schneider. Experimentelle Untersuchungen über schweizerische Weiden-Melampsoren. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, II. Abt., Bd. 16, p. 74—93, 159—176. 1906.

Larici-Reticulatae: am 24. Mai wurde *Salix reticulata* mit den Aecidiosporen derselben besät; am 5. Juni war ausschliesslich Uredo entwickelt, aber schon am 17. Juni zeigten sich vereinzelte Teleutosporenlager, und am 8. Juli waren ausschliesslich letztere vorhanden. Es ergeben sich die Unterschiede im Verhalten beider Arten am übersichtlichsten aus der folgenden kleinen Tabelle:

	5. Juni	17. Juni	8. Juli
Mel. Evonymi-Incanae Aussaat am 18. Mai auf Salix incana	Nur Uredo	Nur Uredo	Nur Uredo
M. Larici-Reticulatae Aussaat am 24. Mai auf Salix reticulata	Nur Uredo	Uredo und spärliche junge Teleutosporenlager	Nur Teleutosporenlager

Bei der alpinen *Melampsora* (*M. Larici-Reticulatae*) sind also die Teleutosporen bereits nach 24 Tagen aufgetreten, und nach 45 Tagen sind schon ausschliesslich Teleutosporen vorhanden; bei der *Melampsora* der Ebene (*M. Evonymi-Incanae*) finden wir dagegen noch 51 Tage nach der Infektion ausschliesslich Uredosporen. Mit andern Worten: die alpine Form weist gegenüber derjenigen der Ebene eine starke Verkürzung der Uredobildung und ein früheres Auftreten der Teleutosporenbildung auf. Und da die Versuche in Bern, also in der Ebene, ausgeführt worden sind und für beide Arten unter gleichen Bedingungen, so zeigen sie, dass diese verkürzte Uredobildung bezw. beschleunigte Teleutosporenbildung der Melampsora Larici-Reticulatae eine erbliche Eigentümlichkeit ist. Es ist das ein Punkt, den wir im Hinblick auf unsere weiteren Ausführungen hier nachdrücklich betonen.

Es liegt nun auf der Hand, dass diese in verschiedenen Varianten, besonders aber in Gestalt einer Einschränkung oder eines Wegfalls der Uredoform uns entgegentretenden Verkürzungen des Entwicklungsganges der Uredineen in den besprochenen Fällen als Anpassungen an das alpine Klima, bezw. an die kurze Vegeta-

tionsperiode der alpinen Region gedeutet werden können. Denn da die Uredosporen meist nicht lange keimfähig bleiben und daher meist auch nicht zur Überwinterung dienen können, so ist es in Gebieten mit früh hereinbrechender Kälte von Vorteil, wenn die Bildung der für die Überwinterung dienenden Teleutosporen nicht durch zu weites Hinausschieben gegen den Herbst in Frage gestellt wird. Da, wo diese Modifikationen im Entwicklungsgange als Speziescharaktere Verwendung finden, haben wir es also mit Anpassungsmerkmalen zu tun im Gegensatz zu dem Grundplan der Entwicklung, von dem wir eingangs gesprochen und welcher von den Einflüssen des Milieu unabhängig ist. Letzterer muss daher im Sinne Nägelis als ein Organisationsmerkmal der ganzen Gruppe der Uredineen angesehen werden.

4.

Wie sind nun diese Anpassungsmerkmale bei den Uredineen zustande gekommen? Wir wollen bei der Beantwortung dieser Frage von der zwar nicht bewiesenen, aber sehr plausibeln Voraussetzung ausgehen, dass ursprünglich alle Uredineen sämtliche Sporenformen besessen haben. Man wird sich dann nach unsern obigen Ausführungen die Entstehung der besprochenen Modifikationen des Entwicklungsganges in der Weise vorstellen, dass unter Einfluss klimatischer Faktoren einzelne Fruchtformen, vor allem die Uredo, in ihrer Entwicklung zurückgedrängt oder zum vollständigen Verschwinden gebracht worden seien. Und dies kann man sich wiederum auf zweierlei Art vor sich gegangen denken:

a) Indirekt durch Selektion: Es hätten ursprünglich, unabhängig von äusseren Einwirkungen, die Uredineen eine gewisse Variabilität besessen, in dem Sinne, dass die einen Individuen eine etwas länger andauernde Uredobildung und eine etwas spätere Entwicklung der Teleutosporen zeigten als andere. In alpinen Gebieten konnten nun nur diejenigen Varianten den Winter überdauern, welche zur früheren Teleutosporenbildung neigten; nur sie blieben erhalten und vererbten ihre Eigenschaften auf Nachkommen. Auch im Laufe weiterer Generationen waren immer diejenigen Formen im Vor-

tionsperiode der alpinen Region gedeutet werden können. Denn da die Uredosporen meist nicht lange keimfähig bleiben und daher meist auch nicht zur Überwinterung dienen können, so ist es in Gebieten mit früh hereinbrechender Kälte von Vorteil, wenn die Bildung der für die Überwinterung dienenden Teleutosporen nicht durch zu weites Hinausschieben gegen den Herbst in Frage gestellt wird. Da, wo diese Modifikationen im Entwicklungsgange als Speziescharaktere Verwendung finden, haben wir es also mit Anpassungsmerkmalen zu tun im Gegensatz zu dem Grundplan der Entwicklung, von dem wir eingangs gesprochen und welcher von den Einflüssen des Milieu unabhängig ist. Letzterer muss daher im Sinne Nägelis als ein Organisationsmerkmal der ganzen Gruppe der Uredineen angesehen werden.

4.

Wie sind nun diese Anpassungsmerkmale bei den Uredineen zustande gekommen? Wir wollen bei der Beantwortung dieser Frage von der zwar nicht bewiesenen, aber sehr plausibeln Voraussetzung ausgehen, dass ursprünglich alle Uredineen sämtliche Sporenformen besessen haben. Man wird sich dann nach unsern obigen Ausführungen die Entstehung der besprochenen Modifikationen des Entwicklungsganges in der Weise vorstellen, dass unter Einfluss klimatischer Faktoren einzelne Fruchtformen, vor allem die Uredo, in ihrer Entwicklung zurückgedrängt oder zum vollständigen Verschwinden gebracht worden seien. Und dies kann man sich wiederum auf zweierlei Art vor sich gegangen denken:

a) Indirekt durch Selektion: Es hätten ursprünglich, unabhängig von äusseren Einwirkungen, die Uredineen eine gewisse Variabilität besessen, in dem Sinne, dass die einen Individuen eine etwas länger andauernde Uredobildung und eine etwas spätere Entwicklung der Teleutosporen zeigten als andere. In alpinen Gebieten konnten nun nur diejenigen Varianten den Winter überdauern, welche zur früheren Teleutosporenbildung neigten; nur sie blieben erhalten und vererbten ihre Eigenschaften auf Nachkommen. Auch im Laufe weiterer Generationen waren immer diejenigen Formen im Vor-

teil, welche ihre Teleutosporen am frühesten bildeten, und so akzentuierte sich diese Eigentümlichkeit mehr und mehr: als Resultat entstanden nach und nach die heutigen Formen mit mehr oder weniger verkürztem Entwicklungsgang.

b) Man kann sich die in Rede stehenden Modifikationen des Entwicklungsganges aber auch durch direkte Einwirkung der äusseren Faktoren zustande gekommen denken: Die ursprünglichen Uredineen besassen eine gewisse Plastizität: die Fähigkeit, durch äussere Einwirkungen direkt in ihrer Entwicklung beeinflusst zu werden. Sie waren befähigt, auf nächtliches starkes Sinken der Temperatur oder andere im alpinen Klima gegebene Einwirkungen durch Unterdrückung der Uredobildung, durch Beschleunigung der Teleutosporenbildung zu reagieren. Und die andauernde Einwirkung solcher klimatischer Einflüsse an alpinen Standorten hätte dann schliesslich eine erbliche Fixierung dieser Verkürzung der Entwicklung herbeigeführt.

Die Entscheidung dieser Alternative ist nun, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, dem Experimente zugänglich: wenn es nämlich gelingt, noch heute Uredineen zu finden, die in ihrem Entwicklungsgange von äusseren Einwirkungen beeinflusst werden, so ist das ein schwerwiegendes Argument zugunsten der zweiten Annahme.

Nun liegen von amerikanischen Autoren, insbesondere *R. S. Smith*[1]) eine Anzahl von Beobachtungen vor, welche zeigen, dass bei *Puccinia Asparagi* grosse Lufttrockenheit nicht nur die Infektion hindert, sondern auch die Aecidien- und Uredobildung hemmt, während umgekehrt reichlicher Taufall (mehr als Regen) die Entwicklung dieser Sporenformen fördert; grosse Bodenfeuchtigkeit bewirkt dagegen indirekt durch Kräftigung der Nährpflanze eine verlangsamte Entwicklung der Parasiten.

Um nun die Frage der Einwirkung äusserer Faktoren auf den Entwicklungsgang experimentell zu prüfen, unternahm Herr Boris Iwanoff auf meine Veranlassung im Sommer 1905 und 1906 eine Reihe von Versuchen, deren Resultate ein sehr interessantes Material zur Beantwortung unserer Frage liefern.

---

[1]) The water relation of Puccinia Asparagi. Botanical Gazette, Vol. 38, Jul. 1904, p. 19—43.

Es bestanden diese Experimente in der parallelen Beobachtung von Infektionsversuchen in der Ebene und in der Alpenregion, nämlich in Bern und auf dem Faulhorn. Das letztere wurde deshalb gewählt, weil es als ein unmittelbar an der Schneegrenze liegender Punkt (2684 m) Bedingungen bieten musste, die von denjenigen in Bern stark abweichen; dabei ist es relativ leicht zugänglich und bietet durch das dort befindliche Hotel die Möglichkeit einer fortlaufenden Kontrollierung der Versuche. Aber auch unter diesen günstigen Verhältnissen ergaben sich mancherlei Schwierigkeiten, die störend in den Verlauf der Experimente eingriffen. Ich erwähne hier nur den Umstand, dass Pflanzen, welche unbedeckt auf einem Dache gehalten wurden, meist zu Grunde gingen, so dass nur diejenigen ein brauchbares Resultat ergaben, welche tags etwas beschattet und nachts mit einem Tuche bedeckt wurden. Die Versuchspflanzen scheinen also auf dem Faulhorn doch etwas zu extremen Bedingungen ausgesetzt gewesen zu sein. — Die gleichzeitig in Bern ausgeführten Versuche wurden verschieden behandelt: ein Teil derselben wurde an einer während eines grossen Teiles des Tages stark besonnten Stelle gehalten, ein anderer Teil im Halbschatten, noch andere endlich wurden nachts in einen Eiskasten und tagüber in Halbschatten gestellt.

Trotz der verschiedenen Schwierigkeiten und Störungen, welche den Versuchen hindernd in den Weg traten, ergaben sich sehr bemerkenswerte Resultate, aus denen ich, unter Hinweis auf die eingehendere Darstellung Iwanoffs im Centralblatt für Bakteriologie[1]), nur einige Daten herausgreife. Ich wähle dazu einige Ergebnisse aus dem Jahre 1906:

Eine erste Versuchsreihe wurde mit *Puccinia Pimpinellae* ausgeführt, welche auf *Pimpinella magna* lebt. Diese Umbellifere findet sich häufig in der Umgebung von Bern und steigt im Gebirge bis in die eigentliche Alpenregion; es war daher vorauszusehen, dass sie auch auf dem Faulhorn wenigstens den Sommer über fortkommen würde. *Puccinia Pimpinellae* ist eine der-

[1]) Untersuchungen über den Einfluss des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, II. Abt., Band XVIII, 1907.

jenigen Uredineen, welche über sämtliche Sporenformen verfügt. Am 7. Juli wurden nun in Bern eine Reihe von gesunden *Pimpinella* mit Uredosporen infiziert, dann wurde ein Teil dieser Versuchspflanzen auf das Faulhorn verbracht, während die andern unter den oben angegebenen Bedingungen in Bern verblieben. Die folgende Tabelle gibt eine übersichtliche Darstellung der Resultate dieses Versuchs:

		21. Juli	25. Juli	2. Aug.	13. Aug.
Puccinia Pimpinellae, Aussaat vom 7. Juli 1906.	Bern, an der Sonne:	U.	U.	U.	U:T=9:1
	Bern, nachts im Eiskasten:	—	U:T=8:1		
	Faulhorn:	—	—	U:T=1:3,5	

U = Uredosporen. T = Teleutosporen.

In Bern herrschte während der Beobachtungszeit meist schönes Sommerwetter. Auf den an sonniger Stelle stehenden Versuchspflanzen trat das Resultat der Infektion in der normalen Zeit auf: am 21. Juli zeigten sich die Uredolager, und diese vermehrten sich bis in den August ohne dass Teleutosporenlager erschienen. Erst am 13. August zeigten sich Teleutosporen und zwar nur sehr spärlich: das Zahlenverhältnis von Uredo und Teleutosporen betrug zunächst nur ungefähr 9:1 und verschob sich erst in der Folge allmählich zugunsten der Teleutosporen.

Ganz anders auf dem Faulhorn. Hier herrschte im Juli meist ungünstiges Wetter, anfänglich sogar Schneefall und Frost. Es hatte dies zur Folge, dass das Resultat der Infektion unverhältnismässig lange auf sich warten liess: Erst am 2. August zeigte sich der erste Infektionserfolg. Dabei traten sofort Sporenlager auf, in denen Teleutosporen nicht nur enthalten waren, sondern sogar die Uredosporen überwogen: das Zahlenverhältnis von Uredosporen und Teleutosporen war 1:3,5 und das in einem Zeitpunkte, in welchem der entsprechende Versuch in Bern an sonnigem Standorte noch keine Teleutosporen, sondern nur Uredo aufwies. Mit andern Worten: auf dem Faulhorn und unter ungünstigen Witterungsverhältnissen wurde die Uredobildung stark zurückgedrängt und die Teleutosporenbildung be-

schleunigt. Instruktiv sind auch die Beobachtungen an denjenigen Versuchspflanzen, welche sich jeweilen nachts im Eiskasten befanden: diese halten die Mitte zwischen den beiden besprochenen: am 25. Juli traten hier die ersten Sporenlager auf, und in denselben waren Uredo und Teleutosporen im Verhältnis von 8:1 enthalten. Also findet man hier unter Einfluss nächtlicher Abkühlung ebenfalls eine Beschleunigung der Teleutosporenbildung.

Ähnliche, aber im einzelnen etwas abweichende Resultate boten in gleicher Weise durchgeführte Versuche mit *Puccinia Violae* auf *Viola silvatica*, mit *Puccinia Galii* auf *Galium Mollugo* und *Puccinia Celakowskyana* auf *Galium Cruciata*.

Diese Ergebnisse stehen nun in auffallendem Einklange mit den oben besprochenen Beobachtungen von O. Schneider: die Verkürzung der Entwicklung, welche sich dort bei den alpinen Weidenmelampsoren als erbliches Merkmal geltend macht, ist hier in den Versuchen von B. Iwanoff direkt unter Einwirkung äusserer Faktoren zustande gekommen. Ein einziger Unterschied besteht darin, dass in den letzteren Versuchen eine Verlängerung der Inkubationszeit eingetreten ist, welche bei den alpinen Weidenmelampsoren nicht zu konstatieren war.

Es gibt somit Uredineen, die unter direktem Einfluss äusserer Einwirkungen — es handelt sich in den untersuchten Fällen wohl in erster Linie um Temperatureinflüsse — ihren Entwicklungsgang verkürzen, also einen Entwicklungstypus zeigen, der bei andern Uredineen ein erbliches Speziesmerkmal darstellt. Man geht daher wohl nicht fehl, wenn man sich auch für diese letzteren Uredineen den verkürzten Entwicklungsgang durch direkte Bewirkung von Seiten äusserer Einflüsse entstanden denkt. Ob dabei die Verkürzung nur in einer Verminderung der Zahl der Uredogenerationen (wie bei den alpinen Weidenmelampsoren) besteht, oder in einem vollständigen Wegfall derselben, dürfte für die gegebene Erklärung keinen Unterschied ausmachen.

Man muss sich aber natürlich hier vor falschen Verallgemeinerungen hüten. Es brauchen bei der Entstehung verkürzter Entwicklungsgänge durchaus nicht immer die gleichen Faktoren in Betracht zu kommen. Man kennt z. B. Uredineen,

denen Aecidien und Uredoform fehlen, auch ausserhalb der Alpenregion: Es leben verschiedene *Mikro*-Formen in wärmeren Gebieten auf Frühlingspflanzen mit rasch vergänglichen Blättern, hier kommen gewiss ganz andere klimatische Faktoren in Betracht als im Gebirge. Was ferner die *Lepto*-Formen, also jene Arten anbelangt, bei denen ausser Basidiosporen nur Teleutosporen vorkommen, die sofort nach ihrer Reifung keimen und sich daher im Verlaufe einer Vegetationsperiode in mehreren Generationen wiederholen können, so sind sie vermutlich als eine Anpassung an feuchte Klimate anzusehen.

Aber noch nach einer andern Richtung müssen wir bei unsern Schlussfolgerungen eine Einschränkung anbringen. Wir haben soeben die Verkürzung des Entwicklungsganges als eine Anpassungserscheinung bezeichnet, und unsere Untersuchung führte uns dazu, die Entstehung dieser Anpassung direkt der Einwirkung des Milieu zuzuschreiben. Mit andern Worten: Wir werden zur Theorie der direkten Anpassung, zum Neo-Lamarkismus geführt. Demgegenüber macht nun aber Detto in seiner Kritik dieser Theorie[1]) für Fälle, die dem unsrigen analog sind, einen Einwand, dem die Berechtigung nicht ganz abgesprochen werden kann. Auf die oben erörterten Verhältnisse übertragen, handelt es sich bei demselben um folgendes: Die von uns dargelegten Anschauungen setzen, wie wir gesehen haben, voraus, dass die ursprünglichen Uredineen, von welchen wir die heutigen *Mikro-*, *-opsis*, *Brachy*formen etc. ableiten, eine gewisse Plastizität besessen haben und heute noch besitzen, welche sie dazu befähigte bezw. heute noch befähigt, unter Einwirkung äusserer Verhältnisse ihren Entwicklungsgang zu vereinfachen. Nach Detto ist nun, genau genommen, die Anpassungserscheinung nicht in der Verkürzung der Entwicklung zu suchen, sondern vielmehr eben in dieser Plastizität; und in den Fällen, wo die Verkürzung des Entwicklungsganges Speziesmerkmal geworden ist, würde es sich nur um «Fixierung eines Regulationseffektes durch Verlust anderer Einstellungen»[2]) handeln. Wenn man die

---

[1]) Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena 1904.

[2]) Detto l. c. p. 188.

Sache so betrachtet, so bleibt natürlich die eigentliche Anpassungserscheinung durch unsere Erwägungen unberührt und unerklärt.

Endlich soll auch durch unsere Erörterungen nicht gesagt sein, dass nun alle bei den Uredineen vorkommenden Modifikationen des Entwicklungsganges Anpassungserscheinungen sein müssen. Es ist vielmehr gar nicht ausgeschlossen, dass es auch solche gibt, die zum Milieu in keiner Beziehung stehen.

Sei dem aber wie ihm wolle, so bieten die besprochenen Erscheinungen — trotz aller Einschränkungen und trotz aller Lücken und Unvollständigkeiten unserer Beweisführung — ein Interesse, weil sie uns zeigen, dass eine Spaltung von ursprünglich einheitlichen Spezies durch direkte Einwirkung äusserer Faktoren zustande kommen kann. Und wenn auch diesen Erscheinungen in deszendenztheoretischer Hinsicht vielleicht keine grosse Tragweite zukommen sollte, so liefern sie doch einen kleinen Beitrag zur Frage nach der Entstehung neuer Formen im Pflanzenreiche.