Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 98 (1916)

Artikel: Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen

Autor: Fischer, Ed.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90294

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: 13.12.2025

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

Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen[1]

von

Prof. Ed. Fischer, Bern.

Ueber den Speziesbegriff und die Frage der Entstehung neuer Formen bei den parasitischen Pilzen habe ich in unserer Gesellschaft bereits im Jahre 1903 in Locarno und im Jahre 1905 in Luzern, bei der gemeinsamen Sitzung der Zoologen und Botaniker, gesprochen. Wenn ich heute nochmals auf dieses Thema zurückkomme, so habe ich dazu einen zwiefachen Grund: Einmal hat die Erblichkeitsforschung, welche im letzten Jahrzehnt eine so gewaltige Entwicklung erfuhr, unter anderem auch die Diskussion über den Milieueinfluss bei der Entstehung der Arten neu angefacht. Es gewährt daher ein besonderes Interesse sich wieder einmal darnach umzusehen, wie sich die neueren Ergebnisse der Parasitenforschung zu diesen Fragen verhalten. Denn gerade bei den Parasiten steht ja ein bestimmter Milieufaktor, nämlich der Wirt, ganz einseitig im Vordergrunde. — Ich habe aber noch einen zweiten, mehr persönlichen Grund heute wieder diesen Gegenstand zur Sprache zu bringen: Wir blicken nämlich gegenwärtig im Berner botanischen Institut auf einen Zeitraum von über 20 Jahren zurück, in welchem wir uns vorzugsweise mit experimentellen Untersuchungen über verschiedene Gruppen von

[1] Beim Drucke wurden einzelne Zusätze beigefügt.

parasitischen Pilzen beschäftigt haben. Dabei fanden neben andern, systematischen, biologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen gerade auch die für den Speziesbegriff so wichtigen kleinen Arten besondere Berücksichtigung[1].

Es wurden nach diesen Richtungen hin die Chytridineen, die Peronosporeen, die Protomycetaceen, die Erysiphaceen, Claviceps und besonders eine grössere Anzahl von Uredineengruppen bearbeitet. Auf diese Weise kam ein grosses Tatsachenmaterial zusammen, und Sie werden es daher auch verstehen, dass der Wunsch in mir rege wurde, wieder einmal aus diesen Arbeiten die zusammenfassende Darstellung einer bestimmten Frage zu geben. Wenn ich dies nun eben für den Speziesbegriff tun möchte, so ist es selbstverständlich, dass ich mich dabei nicht allein auf die im Berner botanischen Institut ausgeführten Untersuchungen stützen kann, auch dann nicht, wenn diese in den Vordergrund gestellt werden sollen; denn sie bilden ja nur einen bescheidenen Teil einer reichen Forschungsarbeit, die — ich kann wohl sagen auf fast allen Kontinenten — in diesem Gebiet geleistet worden ist. Unsere Ausführungen würden daher grosse Lücken übrig lassen, wenn ich sie nicht durch eine Reihe wichtiger Resultate auswärtiger Forscher ergänzen könnte.

* * *

Wenn wir uns die Phasen vergegenwärtigen, welche der Speziesbegriff im Laufe der letzten Jahrzehnte bei den Pflanzen durchgemacht hat, so sehen wir, wie, besonders seit Jordan's klassischen Untersuchungen an Erophila verna, teils durch genaue Formvergleichung, teils durch Kulturexperiment die alten Arten immer weiter in « petites espèces » aufgespalten, ja sozusagen « pulverisiert » wurden; ich erinnere z. B. an Buser's Forschungen über die Alchemillen. Weiter zeigte sich dann aber, dass auch innerhalb dieser kleinen Arten und Rassen wieder Linien auseinandergehalten werden müssen, die sich nicht ohne

[1] Siehe das Literaturverzeichnis Nr. 1-50. Es sind daselbst speziell diejenigen Arbeiten berücksichtigt, die zu den in diesem Vortrag berührten Fragen in Beziehung stehen.

weiteres unterscheiden lassen, weil sie transgredierend fluktuieren, beziehungsweise weil äussere Einwirkungen Modifikationen auslösen können, die viel mehr in die Augen fallen als die Verschiedenheiten der betreffenden Linien untereinander. Es war hier zum auseinanderhalten der einzelnen Linien sorgfältige Isolierung und Reinkultur notwendig. Für die höheren Pflanzen ist das durch die bekannten Versuche von Johannsen mit den reinen Linien gewisser Bohnensorten geschehen. Für die Mikroorganismen erinnere ich an die von einer einzigen Zelle ausgehenden Reinkulturen von Hefen und Bakterien und an die prächtigen Resultate, welche, nach demselben Verfahren, unser Kollege Chodat bei der Isolierung von Spezies niederer Algen erzielte [1].

Bei fremdbefruchtenden Organismen führte aber das Studium der Mendel'schen Gesetze zu einer noch weiteren Einengung des Artbegriffes: die stete durch Kreuzung eintretende Neukombination von Erbeinheiten verhindert hier die Entstehung von reinen Linien. Und wenn man nun mit Lehmann [2] die Spezies als die Gesamtheit der aus gleichen Erbeinheiten bestehenden homozygotischen Individuen bezeichnen will, so kann es dazu kommen, dass fast jedes Individuum zur Spezies wird.

Bei den parasitischen Pilzen, von denen wir nun reden wollen, ist Fremdbefruchtung sicherlich eine grosse Ausnahme. Sie wäre denkbar bei gewissen Chytridineen, Protomycetaceen, Ustilagineen, und für die Uredineen nehmen manche Forscher an, dass in früheren Zeiten die Spermatien eine solche vollzogen haben könnten. Allein wir dürfen diese Möglichkeiten vorläufig bei Seite lassen, und so fallen die Komplikationen, welche die Kreuzung mit sich bringt, hier vorderhand weg.

Abgesehen hievon ist aber das Schauspiel, welches wir in Bezug auf die Umgrenzung des Artbegriffes bei den parasitischen Pilzen erlebt haben, ein ganz ähnliches wie bei den übrigen Pflanzen. Neben den Formen, die sich ohne weiteres

[1] Monographies d'Algues en culture pure. Matériaux pour la flore cryptogamique suisse, vol. IV. fasc. 2. 1913.

[2] Art, reine Linie, isogene Einheit. Biolog. Zentralblatt, Bd. XXXIV., 1914, Seite 285 ff.

durch ihren ganzen Bau, insbesondere auch durch die Verhältnisse ihrer Sporen, leicht unterscheiden lassen und welche also Spezies im alten Sinne des Wortes darstellen, führte die genauere mikroskopische Untersuchung zur Trennung kleinerer Arten, die aber immerhin durch ganz scharfe Merkmale differieren. Man braucht, um sich von dieser fortschreitend schärferen Unterscheidung der Arten zu überzeugen, nur eine ältere systematische Darstellung, wie z. B. Winters Pilzflora, mit neueren systematischen Werken zu vergleichen: Kleine Differenzen in der Sporengrösse, die feinsten Verschiedenheiten der Membranskulpturen, Zahl und Lage der Keimporen usw. geben hier ebenso kleine wie scharfe Unterschiede ab. Bei noch umfassenderem Studium eines grösseren Vergleichsmaterials kamen aber ebenso wie in Johannsen's Versuchen Formen zum Vorschein, die morphologisch nicht mehr scharf gegeneinander abgegrenzt erscheinen, sondern gleitende Reihen bilden. Während nun, wie wir gesehen haben, bei nicht parasitären Organismen nur sorgfältige Isolierung von reinen Linien zur gegenseitigen Abgrenzung solcher Formen führen kann, war dies bei den Parasiten meistens viel leichter, weil sie fast immer streng an besondere Wirte gebunden sind. Der Wirt besorgt also hier die Isolierung und Reinkultur der einzelnen Linien. Ich möchte Ihnen dies an einigen im Berner botanischen Institut näher untersuchten Beispielen illustrieren:

Zum erstenmal bot sich uns das Schauspiel einer solchen gleitenden Formenserie bei einer Untersuchung von Wilhelm Müller (28)[1] über die Euphorbienbewohnenden Melampsoren, von denen man die meisten bisher als M. Helioscopiæ zusammengefasst hatte, für die aber Versuche zeigten, dass jede an eine oder zwei besondere Euphorbia-Arten gebunden ist. Als nun W. Müller diese Formen untereinander verglich, zeigte es sich, dass sie eine kontinuierliche Reihe bilden, deren eines Extrem lang prismatische, zu festen Krusten verbundene Teleutosporen besitzt, während im andern Extrem diese Sporen fast kugelig gerundet sind. Zwischen diesen beiden Typen sind aber die

[1] Die eingeklammerten Zahlen entsprechen den Nummern des Literaturvzereichnisses.

Uebergänge so allmählich, dass man, wenn die strenge Anpassung an die besonderen Wirte nicht wäre, unmöglich einzelne Arten scharf von einander abgrenzen könnte.

Ganz analoge Resultate erhielt Erich Schmidt (40) bei Vergleichung der Conidien der streng an verschiedene Nährpflanzen gebundenen Formen der Erysiphe Polygoni.

Am eingehendsten wurden aber diese Verhältnisse von E. Gäumann (50) untersucht für die bekannte, auf Cruciferen lebende Peronospora parasitica. Diese zerfällt in zahlreiche Einzelformen, von denen jede fast nur auf Vertretern einer einzigen Cruciferengattung oder sogar nur auf bestimmten Artgruppen von solchen lebt. Für über 50 dieser Formen wurden je 1000 Messungen von Länge und Durchmesser der Conidien ausgeführt und die gefundenen Werte in Variationskurven dargestellt. Von diesen Kurven fallen nun kaum zwei zusammen, sondern sie sind fast sämtlich in der Lage und Höhe ihres Gipfels gegeneinander verschoben, aber nur um einen ganz kleinen Betrag, so dass sie stark übereinandergreifen. Es zeigt sich also hier das gleiche transgredierende Fluktuieren wie es in den Johannsen'schen Versuchen mit den reinen Linien der Bohnen zum Ausdruck kommt. Sehr anschaulich ergeben sich diese Verhältnisse auch bei einer Zusammenstellung der Mittelwerte dieser je 1000 Messungen.

Allein nicht immer lassen sich zwischen den Formen von Parasiten, die in Bezug auf ihre Wirtswahl von einander differieren, solche kleine Verschiedenheiten nachweisen. Es gibt vielmehr nach unseren heutigen Kenntnissen auch Formen, die sich morphologisch gar nicht auseinanderhalten lassen und deren *einziger* Unterschied in ihrer ungleichen Wirtswahl liegt. Das sind die sogenannten biologischen Arten oder Spezies sorores oder Formæ speciales, wie sie wohl zuerst Schrœter und Plowright bei den Uredineen nachgewiesen haben und dann namentlich Eriksson für die Grasroste ins Licht stellte, die aber seither von vielen Forschern und unter anderem auch durch Untersuchungen im Berner botanischen Institut in den verschiedensten Pilzgruppen konstatiert und näher untersucht worden sind. Lassen Sie mich nun kurz auf die wichtigsten

Eigentümlichkeiten, die sich beim Studium derselben ergeben haben, eintreten.

1. Schon in meinen früheren Vorträgen habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass eine scharfe Grenze zwischen morphologisch abgrenzbaren und rein biologischen Arten nicht zu ziehen ist: Für viele der letzteren kennt man zwar gegenwärtig keine äusseren Verschiedenheiten, aber es wird doch mit der Zeit dieser Frage mit Hilfe der Variationsstatistik noch näher getreten werden müssen. Es wird sich alsdann zeigen ob nicht da und dort, vielleicht häufiger als man es denkt, Verschiedenheiten zum Vorschein kommen werden, wie sie E. Gäumann für Peronospora parasitica gefunden hat, eventuell noch weniger auffallend. So werden von Klebahn (51, p. 458) für die Formen der Puccinia graminis, welche bisher als das Prototyp der rein biologischen Arten galten, kleine, allerdings bisher nicht eingehender studierte Differenzen in den Sporenmassen angegeben. Immerhin bin ich aber zurzeit doch der Meinung, dass es wirklich auch Formen gibt, die nur biologisch von einander differieren.

2. Aber auch die *biologischen* Unterschiede, welche bei den parasitischen Pilzen zur Trennung von kleinen Arten geführt haben, sind nicht immer gleich scharf. Es gibt biologische Arten, die keine gemeinschaftliche Wirte haben, andere hingegen besitzen zum Teil gemeinsame Nährpflanzen. Bei Protomyces macrosporus unterscheidet G. von Büren (45) eine biologische Art, die Aegopodium Podagraria als Hauptwirt hat und eine andere, die auf Heracleum-Arten lebt; beide aber gehen auf Pastinaca sativa über. Uromyces Polygoni und Uromyces Polygoni amphibii, die von Gina Jacob (46) auf's neue untersucht worden sind, haben mehrere Geraniumarten als gemeinsame Aecidienwirte, und verschiedene andere heteroecische Uredineen differieren überhaupt nur in ihrem Uredo- und Teleutosporen- *oder* in ihrem Aecidienwirt. Dahin gehören z. B. die verschiedenen Coleosporien, welche ihre Aecidien auf den Nadeln von Pinus silvestris bilden, Endlich gibt es sogar Fälle, in denen biologische Arten nur durch ungleichen Grad ihrer Angriffsfähigkeit gegenüber bestimmten Pflanzen von

einander abweichen. Dies hat Alfred Steiner (32) dazu geführt bei den Formen der Alchemillenbewohnenden Sphærotheca Humuli sogar von *kleinen* biologischen Arten zu reden. Wir wollen aber dieses Kapitel hier nicht weiter ausspinnen, da es schon Klebahn in seinen « wirtswechselnden Rostpilzen » (52) eingehend durch Beispiele belegt.

3. Sehr ungleich verhalten sich die biologischen Arten in Bezug auf die Grösse des Kreises ihrer Wirte. Dies zeigt sich besonders anschaulich, wenn man Pilze vergleicht, die auf Vertretern der gleichen Pflanzenfamilie leben, so z. B. bei den bekannten Cruciferenbewohnenden Albugo candida und Peronospora parasitica, die neben Capsella bursa pastoris noch viele gemeinsame Wirte haben: Albugo candida zerfällt nach Alb. Eberhardts (16) Versuchen jedenfalls nur in wenige biologische Arten, von denen jede Vertreter verschiedener Cruciferengattungen befallen dürfte, während E. Gäumann (50) für Peronospora parasitica sehr zahlreiche kleine Arten unterscheidet, die wie wir bereits gesehen haben, auch minimale morphologische Unterschiede zeigen. Aehnliche Verschiedenheiten machen sich auch bei Vergleichung zwischen Claviceps und verschiedenen Grasbewohnenden Rostpilzen geltend: so geht die Forma Secalis des Mutterkornes auf die Gerste über, während die Forma Secalis der Puccinia glumarum Gerste nicht befällt. Es verläuft also bei verschiedenen Parasiten, die einen oder mehrere Wirte gemeinsam haben, dennoch die Wahl der übrigen Nährpflanzen nicht immer parallel. Aber auch die verschiedenen biologischen Arten, in die eine und dieselbe Parasitenspezies zerfällt, können einen sehr ungleichen Grad von Plurivorie besitzen. Bei Protomyces macrosporus sind nach G. von Büren (45) mehrere biologische Arten zu unterscheiden: eine multivore Hauptform und mehrere Spezialformen mit engem Kreise von Wirten: f. sp. Aegopodii befällt eine grosse Zahl von Umbelliferen aus verschiedenen Gattungen, während f. sp. Heraclei, f. sp. Carvi, f. sp. Cicutariæ nur auf Vertreter einer bis weniger Gattungen sich anzusiedeln vermögen. Ebenso verhält sich nach R. Stäger (10) auch Claviceps purpurea: ihre f. sp. Secalis bewohnt ausser Roggen noch eine

grosse Reihe anderer Gramineen, während z. B. die Form auf Lolium sonst nur noch Bromus besiedelt.

4. Von besonderem Interesse ist die Frage: nach was für Gesichtspunkten wählt — wenn man sich so ausdrücken darf — der Parasit seine Wirte? Es lassen sich in dieser Hinsicht verschiedene Kategorien von biologischen Arten unterscheiden: solche für deren Wirtswahl geographische Verhältnisse massgeblich sind und andere bei denen die systematische Stellung der Nährpflanzen in erster Linie in Betracht fällt. Für erstere bietet Uromyces caryophyllinus eine schöne Illustration (38, 1913). Es handelt sich hier um eine heteroecische Art, die ihre Aecidien auf Euphorbia Seguieriana, ihre Uredo- und Teleutosporen aber auf verschiedenen Caryophyllaceen bildet. Bei Versuchen, die ich mit Aecidiosporenmaterial aus dem Wallis ausführte, gelang es mir mit Leichtigkeit Saponaria ocymoides und Tunica prolifera zu infizieren. Merkwürdigerweise aber versagte die Infektion auf Saponaria ocymoides so gut wie vollständig, als ich mit Aecidiosporenmaterial aus der Umgegend von Heidelberg operierte. Es liegen also hier zwei biologisch differente Formen vor, von denen die eine Saponaria ocymoides und Tunica prolifera, die andere aber nur Tunica zu infizieren vermag. Es ist nun sehr auffallend, dass dieses Verhalten mit der geographischen Verbreitung jener zwei Caryophyllaceen parallel geht, indem im Grossherzogtum Baden Saponaria ocymoides fehlt, während sie im Wallis ebenso wie Tunica prolifera sehr häufig ist. Auf der gleichen Linie liegt der aus neueren Forschungen sich ergebende Befund, wonach die biologischen Arten der Grasroste in verschiedenen Gebieten der Erde nicht ganz übereinstimmende Nährpflanzen bewohnen. — Eine weitere Konsequenz dieser Tatsache müsste aber schliesslich die sein, dass es auch biologische Arten geben muss, die auf eine Gruppe von Wirten beschränkt sind, welche der gleichen Pflanzengesellschaft angehören. In der Tat hat uns R. Stäger (17) mit einem derartigen Falle bekannt gemacht: es gibt nämlich bei Claviceps purpurea eine biologische Art, die soweit die Beobachtung reicht ausschliesslich auf den beiden Waldbewohnenden Gramineen Brachypodium silvaticum und Milium

effusum lebt, während sie z. B. Brachypodium pinnatum nicht infiziert. Dahin gehört wohl auch die kürzlich von Neger (53) publizierte Angabe, dass ein Rubusbewohnender Mehltau auf Eichen übergehen kann.

Es gibt nun aber andere Fälle, in welchen die biologischen Arten keine derartige Beziehung zur geographischen Verbreitung ihrer Wirte erkennen lassen. Dafür ergibt sich bei ihnen ein auffallender Parallelismus zwischen Wirtswahl und systematischer Verwandschaft der Wirte. Da ist z. B. Puccinia Pulsatillæ Kalchbr. Diese zerfällt (38, 1913) in mehrere im wesentlichen biologische Arten, welche sich in ihrer Wirtswahl in ganz auffallender Weise auf die verschiedenen Sektionen der Gattung Anemone und auf Atragene verteilen. Noch frappanter ist das Verhalten der Formen von Puccinia Hieracii nach den Untersuchungen von R. Probst (34): man kann diese Puccinia zunächst in zwei kleine Arten zerlegen, die sich durch die Lage der Keimporen ihrer Uredosporen unterscheiden und von denen die eine auf den Piloselloiden, die andere auf den Euhieracien lebt. Jede derselben zerfällt dann aber wieder in Formen, welche wohl als rein biologische angesehen werden dürfen und die sich in ihrer Wirtswahl im ganzen und grossen ziemlich genau an die verschiedenen Sektionen der Piloselloiden und Euhieracien halten. Dieser Parallelismus, der auch auf zoologischem Gebiete bekannt ist, geht so weit, dass man den Gedanken geäussert hat, es könne bei strengen Parasiten die Wirtswahl als Kriterium für die Verwandtschaft der Wirte benützt werden. Damit geht man aber entschieden zu weit (41), denn neben Fällen wie die soeben beschriebenen gibt es auch solche, in denen Parasiten trotz strengster Auswahl ihre Wirte doch ohne alle Rücksicht auf systematische Gesichtspunkte aussuchen. Das schönste Beispiel hiefür bietet die Uredo- und Teleutosporengeneration von Cronartium asclepiadeum: In Bestätigung einer früher schon von Geneau de Lamarlière gemachten Wahrnehmung war es mir gelungen auf experimentellem Wege einwandfrei darzutun (2. 5, 1901 und 1902), dass dieser Pilz ausser der Asclepiadacee Vincetoxicum auch die Ranunculacee Paeonia befällt. Klebahn (54), der

diese Studien fortsetzte, stellte dann aber die merkwürdige Tatsache fest, dass dieselbe Uredinee auch noch auf bestimmte Vertreter der Scrophulariaceen, Verbenaceen, Balsaminaceen, Loasaceen und Tropaeolaceen übergeht. Aehnliches fand Tranzschel (55) für die Aecidien der Puccinia Isiacæ und Arthur (56) für die der Puccinia subnitens. Ich wiederhole aber dabei nochmals ausdrücklich, dass diese Pilze nicht etwa omnivor sind, sondern in den verschiedenen Familien, denen ihre Wirte angehören, diese streng auswählen.

* * *

Sehen wir von diesen letzten Fällen ab, so können wir resümierend sagen, dass bei den parasitischen Pilzen der Speziesbegriff in einer sehr engen Beziehung steht zur Wirtswahl. Es drängt sich daher sofort die weitere Frage auf, ob nicht auch bei der Entstehung und gegenseitigen Abgrenzung der Arten bei diesen Organismen dem Wirte eine entscheidende Bedeutung zukommt. Diese Frage soll uns jetzt beschäftigen und zwar zuerst für die biologischen Arten und dann für die morphologisch differenten Spezies.

Bevor wir aber darauf eintreten, ist es nötig uns darüber Rechenschaft zu geben, auf was denn eigentlich die Verschiedenheiten in der Wirtswahl beruhen?

Es kommen hier zwei Dinge in Betracht: erstens die verschiedene Empfänglichkeit der Wirte und zweitens die verschiedene Befähigung der Parasiten den Wirt anzugreifen. Die Faktoren, welche die *ungleiche Empfänglichkeit verschiedener Wirtspflanzen* bestimmten Parasiten gegenüber bedingen, sind schon vielfach diskutiert worden. Man dachte dabei zunächst an Unterschiede morphologischer und anatomischer Natur. Solche kommen gewiss in manchen Fällen in Betracht. Aber neuere Untersuchungen führten doch dazu, das Hauptgewicht auf Verschiedenheiten in der stofflichen Zusammensetzung zu legen (65), in die wir allerdings zurzeit noch sehr wenig Einblick haben. Es ist möglich, dass die serumdiagnostischen Verfahren, die in neuerer Zeit auch auf Pflanzen angewendet werden, dazu geignet sind Unterschiede zwischen

empfänglichen und unempfänglichen Pflanzen oder Uebereinstimmungen zwischen Wirten multivorer Parasiten darzutun. Wir haben freilich keine Ahnung davon, was für gemeinsame chemische Eigentümlichkeiten, z. B. den ganz verschiedenen Familien angehörenden Wirten des Cronartium asclepiadeum gemeinsam sind. Nichtempfänglichkeit für bestimmte Parasiten kann aber auch durch Schutzstoffe zustande kommen: so hat neulich Kirchner (57) gezeigt, dass in bezug auf Gelbrost und Steinbrand besonders Säuren eine Rolle spielen. — Für unsere Betrachtung ist aber von grösserer Wichtigkeit die *ungleiche Befähigung verschiedener Parasiten auf bestimmte Wirte einzuwirken und sich die in ihnen enthaltenen Stoffe zu Nutze zu machen.* Dass derartige Verschiedenheiten auch zwischen sehr nahe verwandten Parasiten bestehen, kann ich an einem instruktiven Beispiel bestätigen: Gymnosporangium Sabinæ und Gymnosporangium confusum können beide die Blätter des Birnbaumes befallen. Ersteres, für welches der Birnbaum den Hauptwirt darstellt, bildet auf dessen Blättern kleine gallenartige Anschwellungen, aus denen später die bekannten Gitterrostaecidien hervorbrechen. Für Gymnosporangium confusum ist Cratægus der Hauptwirt, aber wenn es Birnblätter infiziert, so bewirkt es hier, offenbar infolge einer Giftwirkung, braune Flecken, welche meist absterben, so dass nur relativ selten Aecidienbildung zustande kommen kann.

In verschiedener Fähigkeit, bestimmte Pflanzen anzugreifen und sie sich zu Nutze zu machen, besteht nun aber gerade das Wesen der biologischen Arten. Wenn wir also nach der Entstehung derselben fragen wollen, so handelt es sich darum festzustellen, ob und wie bei Parasiten Veränderungen ihrer Angriffsfähigkeit zustande kommen können.

Ich habe in meinem früheren Vortrage vor allem darauf hingewiesen, dass man hier in erster Linie an eine ausschliesslichere Gewöhnung der Parasiten an bestimmte Wirte, beziehungsweise an Abgewöhnung anderer zu denken hat. Wir zeigten damals, dass es Klebahn (58) gelungen ist die ursprünglich multivore Puccinia Smilacearum-Digraphidis, die auf verschiedenen Asparagoideen lebt, durch stete Kultur auf

Polygonatum dazu zu bringen die Angriffsfähigkeit gegenüber den andern Aecidienwirten bis zu einem gewissen Grade einzubüssen. — Was hier im kleinen auf experimentellem Wege im Labaratorium erzielt worden ist, das kann auch im Grossen in der Natur geschehen, wobei wegen der viel längeren Dauer des «Versuchs» ein noch ausgesprocheneres Resultat möglich ist. Ich habe Ihnen vorhin gezeigt wie die Spezialisation des Uromyces caryophyllinus im Wallis und in Baden von der Verbreitung der Saponaria ocymoides abhängig ist. Man gewinnt hier ganz den Eindruck, dass der Pilz in Baden, wo jene Saponaria fehlt, die Fähigkeit verloren hat, diese Pflanze zu befallen: er hat sich diesen Wirt gewissermassen abgewöhnt.

Allein nicht bloss das Fehlen eines Wirtes in einem bestimmten Gebiete kann Abgewöhnung von Seiten des Parasiten nach sich ziehen; der gleiche Effekt könnte vielmehr auch dadurch zu Stande kommen, dass ein Wirt einem Parasiten gegenüber aus irgend einem Grunde unempfänglich wird.

Eine Veränderung der Befähigung eines Parasiten zum Angriffe auf bestimmte Wirte kann aber auch umgekehrt in einer *Angewöhnung* an einen neuen Wirt bestehen. Englische und amerikanische Forscher haben sich vorgestellt, dass dies möglich sei durch Vermittlung einer sogenannten « bridgeing species ». Am klarsten wird das an einem von Freeman und Johnson (59) beschriebenen Falle. Diese Forscher experimentierten mit einer Form der Puccinia graminis, die auf Weizen lebt, aber nicht auf Hafer übergeht. Es gelingt aber, sie auf Gerste zu übertragen und wenn man sie hier eine Zeitlang kultiviert hat, so erhält sie dadurch die Befähigung auch Hafer zu befallen. Die Gerste stellt also gewissermassen die Brücke dar, durch die es gelingt den Parasiten auf einen neuen Wirt überzuführen. Man muss also annehmen, dass die Gerste hier einen verändernden Einfluss auf die Angriffsfähigkeit des Parasiten ausübt. Die Rolle solcher « Brücken » könnten vielleicht auch Bastarde spielen. Gertrud Sahli (49) und ich (33) haben nämlich feststellen können, dass es Fälle gibt, in welchen Bastarde zwischen empfänglichen und unempfänglichen Wirtspflanzen empfänglich sind. Es wäre daher denkbar, dass durch an-

dauernde Kultur auf einem solchen Bastard der Parasit schliesslich auch befähigt würde auf die Elternpflanze überzugehen, welche ihm vorher nicht zusagte.

Auf einen Einfluss des Wirtes ist endlich jedenfalls auch das Zustandekommen jener biologischen Arten zurückzuführen, deren Wirtswahl mit der systematischen Verwandtschaft ihrer Nährpflanzen parallel geht, wie wir dies z. B. für Puccinia Hieracii dargelegt haben. Aber die Dinge liegen hier gewiss viel komplizierter. Man muss sich vorstellen, dass die Artbildung des Wirtes, sei sie nun durch Mutationen oder durch Kreuzungen vor sich gegangen, auch Veränderungen und Spaltungen des Parasiten nach sich gezogen habe.

Mit dem Gesagten scheinen nun aber jene Fälle im Widerspruch zu stehen, in denen, wie bei Cronartium asclepiadeum, die Wirtswahl weder zur geographischen Verbreitung der Wirte noch zu deren systematischer Verwandschaft in irgend einer Beziehung stehen. Wenn eben jenes Cronartium die Fähigkeit besitzt, auf die afrikanische Scrophulariacee Nemesia versicolor überzugehen, die, bevor sie nach Europa gebracht wurde, sicherlich nie seinen Weg gekreuzt hat, so kann da von keiner An- oder Abgewöhnung die Rede sein; vielmehr muss der Parasit schon lange bevor er die Nemesia wirklich befiel, die latente Fähigkeit besessen haben, auf sie überzugehen. Das ist aber schliesslich ebensowenig etwas absonderliches, als wenn es gelingt, fleischfressende Tiere aus den Tropen mit europäischem Fleische zu füttern. Man muss in solchen Fällen mit Klebahn (60) die bereits oben angedeutete Annahme machen, dass, infolge irgend einer uns unbekannten chemischen Uebereinstimmung der Wirte, der Parasit, welcher fähig ist Vincetoxicum zu befallen, dadurch eo ipso auch fähig wurde Nemesia zu ergreifen.

Es ist aber schliesslich gar nicht ausgeschlossen, dass ein Parasit auch ganz unabhängig von der Wirtspflanze Veränderungen seiner Angriffsfähigkeit durchmachen könnte. Warum sollten jene erwähnten Fälle von Pleophagie z. B. nicht auch so entstanden sein können, dass ein Parasit, der vielleicht während langer Zeit durch Gewöhnung an einen bestimmten Wirt eingeengt war, nun plötzlich explosionsartig seine Fesseln sprengen

und den Kreis seiner Nährpflanzen stark erweitern würde, um sich dann später aufs neue zu spezialisieren. Der, ebenfalls von Klebahn (52, p. 167), geäusserte Gedanke einer wechselsweise vor sich gehenden Erweiterung und Verengerung des Kreises der Nährpflanzen hat sicherlich viel bestechendes an sich.

Doch wir wollen diese Spekulationen verlassen und uns der zweiten von uns gestellten Frage zuwenden, nämlich der Frage ob auch bei der Entstehung *morphologisch verschiedener* Parasitenformen dem Wirte ein Einfluss zukommen kann. A priori liegt eine Bejahung dieser Frage deshalb nahe, weil, wie wir oben gezeigt haben, eine scharfe Grenze zwischen rein biologischen und morphologisch von einander differierenden Arten nicht zu existieren scheint, besonders nicht für jene biologischen Arten, die einen Parallelismus zur systematischen Verwandtschaft ihrer Wirte erkennen lassen. Ich habe daher auch in meinen früheren Vorträgen den Standpunkt vertreten, es seien die biologischen Arten als werdende morphologische Spezies anzusehen. Um das zu beweisen müsste nun vor allem gezeigt werden können, dass wirklich der Wirt auch *form*verändernd auf seine Parasiten einwirken kann und zwar in dem Sinne, dass dabei Formveränderungen auftreten, die sonst als Speziesmerkmale gelten. Derartige Angaben liegen nun allerdings vor, aber man muss sich eingestehen, dass es mit dem betreffenden Tatsachenmaterial nicht glänzend bestellt ist! Ich selber kann nur mit einer Beobachtung aufwarten (20, 1906), auf die ich aber nicht einmal grossen Wert legen möchte: Bei Infektionsversuchen mit Puccinia Liliacearum schien es mir als ob dieser Pilz auf Ornithogalum pyrenaicum mehr zur Bildung dreizelliger Teleutosporen neige als auf O. umbellatum. Wichtiger ist der Befund, über den Freemann und Johnson (59) berichten, nach welchem bei Ueberzüchten der Puccinia graminis von einer Graminee auf eine andere Veränderungen in der Uredosporengrösse eintraten. Die merkwürdigsten Angaben aber teilen uns die amerikanischen Forscher Long (61) und Dodge (62) mit: sie laufen darauf hinaus, dass zwei Uredineen, die sonst morphologisch erheblich verschieden sind, wenn sie auf dem gleichen Wirte auftreten, völlig gleiche morphologische

Charaktere annehmen. Ich glaube aber bestimmt, dass diesen letzten Angaben Versuchsfehler zugrunde liegen. Man würde wohl in der Literatur noch da und dort zerstreut analoge Mitteilungen finden, die aber alle einer sorgfältigen Kritik unterzogen werden müssten. Doch auch wenn solche Fälle einwandfrei festgestellt sein sollten, so könnte aus ihnen noch keine allgemein gültige Regel abgeleitet werden, denn es gibt zuweilen selbst zwischen nahe verwandten, auf dem gleichen Wirte lebenden Arten morphologische Differenzen, so dass man annehmen muss, letztere seien unabhängig vom Wirte entstanden. Dies trifft z. B. zu für die beiden auf Centaurea Jacea und einigen andern Centaureen lebenden Puccinia Jaceæ Otth. und P. Centaureæ DC f. sp. Transalpinæ, die Alfr. Hasler (19) neuerdings experimentell untersucht hat, wobei er zum Resultat kommt, dass sie trotz morphologischer Verschiedenheit in ihrer Wirtswahl nahezu übereinstimmen. Die *Möglichkeit* aber, dass eine Beeinflussung von Parasiten durch den Wirt stattfinden kann, darf jedenfalls nicht von vorneherein abgewiesen werden, besonders nicht nach den Erfahrungen, die an Schimmel- und Hefepilzen gemacht worden sind. Es zeigte sich nämlich dort, dass nicht nur physiologische Eigentümlichkeiten, wie Farbstoffbildung, Fähigkeit zur Sporenbildung etc., sondern auch Formverhältnisse direkt durch Einwirkung zum Beispiel von bestimmten Chemikalien verändert werden können. Und zwar ist es dabei für uns besonders wichtig, dass unter diesen Veränderungen auch solche auftreten, die sofort erblich fixiert sind. Die Meinungen gehen allerdings darüber auseinander, ob man es mit erblich gewordenen Modifikationen oder mit Mutationen zu tun hat. Alexandrine Haenicke (63), die vor kurzem eine solche Untersuchung über Penicillium- und Aspergillusarten veröffentlicht hat, kommt zum Schlusse, dass man es in solchen Fällen nicht ohne weiteres mit dem einen oder andern zu tun hat, dass vielmehr die bei höheren Pflanzen übliche Klassifikation der Abänderungen völlig versagt. Das mag auch für die Parasiten gelten. Und so wollen auch wir nicht untersuchen, ob für die Entstehung der biologischen und morphologischen kleinen Arten das eine oder andere dieser modernen Stichworte zur Anwendung zu bringen sei.

* * *

Zum Schlusse müssen wir nun noch kurz auf die Frage eintreten, ob es ausser dem Wirte auch andere Faktoren gibt, die bei der Bildung neuer Formen der Parasiten in Betracht fallen könnten. Neben den biologischen Arten, die sich durch ihre Wirtswahl unterscheiden, gibt es speziell bei den Rostpilzen auch solche, die von andern durch den Wegfall gewisser Sporenformen, besonders der Uredoform abweichen. Statistische Vergleichungen ergaben nun, dass derartige Formen mit verkürztem Entwicklungsgange vorwiegend höheren Gebirgslagen angehören und es lag daher nahe, für deren Entstehung klimatische Faktoren in Betracht zu ziehen. Dies schien sich denn auch zu bestätigen, als einer meiner Schüler, B. Iwanoff (25) durch Verbringung der Puccinia Pimpinellæ aus der Ebene auf das Faulhorn experimentell eine Verkürzung oder weitgehende Unterdrückung der Uredosporenbildung zustande bringen konnte. Allein weitere Fortführung dieser Versuche durch Morgenthaler (35) und neuerdings in Uruguay durch Gassner (64) zeigten, dass das frühere oder spätere Eintreten der Teleutosporenbildung durch bestimmte Veränderungen des Wirtes bedingt wird. Man wird daher auch jene Einwirkung klimatischer Faktoren auf die Entstehung von Formen mit verkürztem Entwicklungsgange als eine indirekte zu denken haben: die klimatischen Faktoren beeinflussen den Wirt und erst dieser den Parasiten. — Aehnlich verhält sich wohl die Sache auch da, wo gewisse morphologische Charaktere von Parasiten eine Beziehung zu Licht- und Feuchtigkeitseinflüssen erkennen lassen: dahin gehört die veränderliche Dicke der Peridienzellwände der Uredineen-Aecidien, die von Mayus (11) und Iwanoff (25) näher verfolgt wurde und ebenfalls die von Wilhelm Müller (28) nachgewiesenen Verschiedenheiten der Teleutosporen von Melampsora Helioscopiae und ihren Verwandten. In beiden Fällen zeigt sich nämlich ein Parallelismus zur Blattstruktur des Wirtes, die ja bekanntlich ihrerseits vom Milieu abhängig ist.

So sehen wir denn, wie sich in verschiedenster Beziehung immer wieder der Satz bestätigt, dass die Speziesmerkmale der

Parasiten eine weitgehende Abhängigkeit von den Nährpflanzen erkennen lassen. Und gerade diese engen und so mannigfaltigen Wechselbeziehungen zwischen dem Parasiten und seinem Wirte machen das Studium dieser Lebewesen zu einem so äusserst reizvollen, und verlocken immer wieder dazu, die verwickelten und noch keineswegs abgeklärten Probleme, welche wir heute berührt haben, aufs neue an die Hand zu nehmen in der Hoffnung auch in dieses Gebiet doch allmählig noch tiefer einzudringen.

Literaturverzeichnis.

I. Arbeiten aus dem botanischen Institut in Bern,

welche auf biologische Arten, Speziesfrage usw. Bezug haben.

1. Ed. Fischer. Ueber Gymnosporangium Sabinae (Dicks.) und Gymnosporangium confusum Plowr. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Jahrg. I, 1891-92, p. 193-208, 260-283.

2. Ed. Fischer. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Band I, Heft 1, 1898.

3. E. Jacky. Die Compositenbewohnenden Puccinien vom Typus der Puccinia Hieracii und deren Spezialisierung. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Bd. IX, 1899, p. 193 ff., 263 ff., 330 ff.

4. C. M. L. Popta. Beitrag zur Kenntnis der Hemiasci. Flora LXXXVI, 1899, p. 1-46.

5. Ed. Fischer. Fortsetzung der Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Rostpilze. Berichte der schweizerischen botanischen Gesellschaft. Heft X 1900, p. 1-9, Heft XI 1901, p. 1-14, Heft XII 1902, p. 1-9, Heft XIV 1904, p. 1-13, Heft XV 1905, p. 1-13.

6. Ed. Fischer. Aecidium elatinum Alb. et Schw., der Urheber des Weisstannenhexenbesens und seine Uredo- und Teleutosporenform. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Bd. XI, Jahrg. 1901, p. 321 ff. und Bd. XII, Jahrg. 1902, p. 193 ff.

7. R. Lüdi. Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceen. Hedwigia, XL 1901, p. 1-44.

8. Fritz Müller. Beiträge zur Kenntnis der Grasroste. Beihefte zum botanischen Centralblatt X 1901, p. 181-212.

9. W. Bandi. Beiträge zur Biologie der Uredinen (Phragmidium subcorticium [Schrank] Wint.; Puccinia Caricis-montanae Ed. Fischer). Hedwigia XLII 1903, p. 118-152.

10. R. Stäger. Infektionsversuche mit Gramineenbewohnenden Clavicepsarten. Botanische Zeitung LI 1903, p. 111-158.

11. O. Mayus. Die Peridienzellen der Uredineen in ihrer Abhängigkeit von Standortsverhältnissen. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt. X 1903, p. 644-655, 700-721.

12. Ed. Fischer. Die biologischen Arten der parasitischen Pilze und die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreiche (Vortrag). Atti della società helvetica delle scienze naturali adunata in Locarno 1903, 86ma sessione. Zurigo 1904, p. 49-62.

13. Ed. Fischer. Die Uredineen der Schweiz. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. II, Heft 2, 1904. S. besonders Einleitung, p. L-LIX.

14. E. Jordi. Beiträge zur Kenntnis der Papilionaceen bewohnenden Uromycesarten. Zentralblatt für Bakteriologie etc. 2 Abt., XI 1904, p. 763-795.

15. E. Jordi. Weitere Untersuchungen über Uromyces Pisi (Pers.). Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt. XIII 1904, p. 64-72.

16. A. Eberhardt. Contributions à l'étude de Cystopus candidus. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XII 1904, p. 235-249, 426-439, 614-631, 714-725.

17. R. Stäger. Weitere Beiträge zur Biologie des Mutterkornes. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XIV 1905, p. 25-32.

18. Th. Wurth. Rubiaceen bewohnende Puccinien vom Typus der Puccinia Galii. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XIV 1905, p. 209-224, 309-320.

19. A. Hasler. Kulturversuche mit Crepis- und Centaurea-Puccinien. (Vorläufige Mitteilung.) Zentralblatt für Bakteriologie, 2 Abt., XV 1905, p. 257-258. (Fortsetzung dazu ibid. XXI 1908, p. 510-511).

20. Ed. Fischer. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Uredineen. Zentralblatt für Bakteriologie, 2 Abt., Bd. XV, 1905, p. 227-232, Bd. XVII, 1906, p. 203-208, Bd. XXII, 1908, p. 89-96, Bd. XXVIII, 1910, p. 139-152.

21. Ed. Fischer. Der Speziesbegriff bei den parasitischen Pilzen. Verhandlungen der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft. 88. Jahresversammlung in Luzern 1905. Luzern 1906, p. 300-308.

22. O. Schneider. Experimentelle Untersuchungen über schweizerische Weidenmelampsoren. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., Bd. XVI, 1906, p. 74 ff., 159 ff.

23. P. Cruchet. Contribution à l'étude biologique de quelques Puccinies sur Labiées. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., Bd. XVII 1906, p. 212-224, 395-411.

24. R. Stäger. Neuer Beitrag zur Biologie des Mutterkornes. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XVII 1907, p. 773-784.

25. B. Iwanoff. Untersuchungen über den Einfluss des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen. Zentralblatt für Bakteriologie, 2 Abt., Bd. XVIII 1907, p. 265-288, 470-480, 655-672.

26. Ed. Fischer. Der Entwicklungsgang der Uredineen und die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreich. Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1907. Bern 1908, p. 136-154.

27. W. Rytz. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Synchytrium. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XVIII 1907, p. 635-655, 799-825.

28. Wilh. Müller. Zur Kenntnis der Euphorbia bewohnenden Melampsoren. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XIX 1907, p. 441-460, 544-563.

29. W. Krieg. Experimentelle Untersuchungen über Ranunculusarten bewohnende Uromyces. Zentralblatt für Bakteriologie, 2 Abt., XIX 1907, p. 697-714, 771-788.

30. R. Stäger. Zur Biologie des Mutterkorns. Zentralblatt für Bakteriologie, 2 Abt., XX 1908, p. 272-279.

31. R. Bock. Beiträge zur Biologie der Uredineen. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., Bd. XX 1908, p. 564-592.

32. Alfr. Steiner. Die Spezialisation der Alchimillenbewohnenden Sphaerotheca Humuli (DC) Burr. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., Bd. XXI 1908, p. 677-736.

33. Ed. Fischer. Studien zur Biologie von Gymnosporangium juniperinum. Zeitschrift für Botanik I 1909, p. 684-714. II 1910, p. 753-764.

34. R. Probst. Die Spezialisation der Puccinia Hieracii. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XXII 1909, p. 675-720.

35. O. Morgenthaler. Ueber die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt. XXVII 1910. p. 73-92.

36. R. Stäger. Neue Beobachtungen über das Mutterkorn. Zentralblatt für Bakteriologie, 2 Abt., XXVII 1910, p. 67-73.

37. F. Mühlethaler. Infektionsversuche mit Rhamnus befallenden, Kronenrosten. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XXX 1911, p. 386-419.

38. Ed. Fischer. Beiträge zur Biologie der Uredineen. Mycologisches Zentralblatt I 1912, p. 195-198, 277-284, 307-313, III 1913, p. 145-149, 214-220, V 1914, p. 113-119.

39. W. Schneider. Zur Biologie der Liliaceen bewohnenden Uredineen. (Vorläufige Mitteilung.) Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt. XXXII 1912, p. 451-452.

40. Erich Schmidt. Ueber die Formen der Erysiphe Polygoni. (Vorläufige Mitteilung.) Mycologisches Zentralblatt III 1913, p. 1-2.

41. Ed. Fischer. Lassen sich aus dem Vorkommen gleicher oder verwandter Parasiten auf verschiedenen Wirten Rückschlüsse auf die Ver-

wandtschaft der letzteren ziehen? Zoologischer Anzeiger XLIII 1914, p. 487-490.

42. Fanja Grebelsky. Ueber die Stellung der Sporenlager der Uredineen und deren Wert als systematisches Merkmal. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XLIII 1915, p. 1-18.

43. Alex. Buchheim. Zur Biologie von Melampsora Lini. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, XXXIII 1915, p. 73-75.

44. F. Wille. Zur Biologie von Puccinia Arenariae (Schum.) Wint. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, XXXIII 1915, p. 91-95.

45. G. von Büren. Die schweizerischen Protomycetaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. V, Heft 1, 1915.

46. Gina Jacob. Zur Biologie Geranium bewohnender Uredineen. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XLIV 1915, p. 617-658.

47. Ed. Fischer. Mykologische Beiträge 1-4. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1915, Bern 1916, p. 214-234.

48. Alex. Buchheim. Etude biologique de Melampsora Lini. Archives des sciences physiques et naturelles. Année 121. Quatrième période. T. XLI 1916, p. 149-154.

49. Gertrud Sahli. Die Empfänglichkeit von Pomaceenbastarden, -Chimären und intermediären Formen für Gymnosporangien. Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XLV 1916, p. 264-301.

50. E. Gäumann. Zur Kenntnis der Peronospora parasitica (Pers.) Fries. (Vorläufige Mitteilung.) Zentralblatt für Bakteriologie etc., 2 Abt., XLV 1916, p. 576-578.

II. Andere zitierte Arbeiten

51. H. Klebahn. Uredineen in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Band V a. Pilze III. Leipzig 1914.

52. H. Klebahn. Die wirtswechselnden Rostpilze. Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse. Berlin 1904.

53. F. W. Neger. Nachträge zum Eichenmehltau. Naturwissensch. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft XIII, 1915, p. 544-549.

54. H. Klebahn. Kulturversuche mit Rostpilzen, X. Bericht, Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten XII Jahrg. 1902; XI. Bericht, Jahrbuch der Hamburgischen wissensch. Anstalten XX 1903; XII. Bericht, Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten XV Jahrg. 1905; XIII. Bericht, ibid. XVII Jahrg. 1907; XV. Bericht, ibid. XXIV Jahrg. 1914.

55. W. Tranzschel. Beiträge zur Biologie der Uredineen II. Travaux du Musée bot. de l'Académie impériale de St-Petersbourg, livr. III, 1906.

56. J. C. Arthur. Cultures of Uredineae in 1904 ff. Journal of Mycology, vol. 11, 1905 und folgende.

57. O. von Kirchner. Untersuchungen über die Empfänglichkeit unserer Getreide für Brand- und Rostkrankheiten. Fühlings landwirtschaftliche Zeitung, 65. Jahrgang 1916.

58. Letzter Bericht über diese Versuche: Kulturversuche mit Rostpilzen, XIII. Bericht, l. c.

59. E. M. Freeman and Edw. C. Johnson. The rusts of grains in the United States. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry, Bull. N° 216, Washington.

60. H. Klebahn. Aufgaben und Ergebnisse biologischer Pilzforschung Vorträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik, herausgegeben von der deutschen botanischen Gesellschaft, Heft 1, 1914.

61. W. H. Long. Influence of the host on the morphological characters of Puccinia Ellisiana and Puccinia Andropogonis. Journal of Agricultural Research II 1914, p. 303-319.

62. B. O. Dodge. The effect of the host on the morphology of certain spezies of Gymnosporangium. Bull. Torrey botanical Club 1915. Vol. 42, p. 519-542.

63. Alexandrine Haenicke. Vererbungsphysiologische Untersuchungen an Arten von Penicillium und Aspergillus. Zeitschrift für Botanik, Jahrgang 8, 1916, p. 225-343.

64. Gustav Gassner. Die Teleutosporenbildung der Getreiderostpilze und ihre Bedingungen. Zeitschrift für Botanik. Jahrg. 7, 1915, p. 64-120.

65. Vergleiche hierüber die sub Nr. 57 angeführte Arbeit von Kirchner, in welcher auch eine Zusammenstellung der einschlägigen Literatur gegeben wird. Ferner Fr. Heske, Parasitäre Spezialisation. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen, Bd. 46 1914, p. 281-289. Auf die Bedeutung, die möglicherweise Verschiedenheiten der Eiweissstoffe auf die Empfänglichkeit für bestimmte Parasiten besitzen, verweisen auch Thöni und Thaysen, Versuche zur Herstellung von spezifisch wirkenden Getreideantiseris für den Nachweis von Mehlverfälschungen. Zeitschrift für Immunitätsforschung und experimentelle Therapie, Band 23, 1914, p. 83-107.