

Werk

Titel: Ueber Spezialisierung und spezialisierte Formen im Bereich der Pilze

Autor: Klebahn, H.

Ort: Berlin

Jahr: 1917

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0005|log432

Kontakt/Contact

[Digizeitschriften e.V.](#)
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

nehmendem ν nicht mehr ins Unendliche, sondern erreicht ein Maximum und nimmt dann wieder gegen Null ab, wie es der Erfahrung entspricht.

Einstein sagte sich nun, wenn eine derartige Herabsetzung des nach Boltzmann zu erwartenden Gleichgewichtswertes der Energie $\frac{RT}{N}$ für schwingende, elektrisch geladene Atome (nur solche können mit der Strahlung in Wechselwirkung treten) infolge des — bis heute noch nicht vollkommen aufgeklärten — quantenhaften Energieaustausches stattfindet, dann müsse ganz dasselbe auch für jedes beliebige schwingende Atom gelten, also auch für die Atome der Festkörper, deren Schwingungen den Wärmeinhalt dieser Körper darstellen. Denn das geladene Atom muß denselben Gleichgewichtswert annehmen, ob es nur mit Strahlung oder nur mit anderen Atomen bei der Temperatur T im Energieaustausch steht; und es ist unwahrscheinlich, daß bei der Wechselwirkung mit anderen Atomen gerade die geladenen benachteiligt würden. Die Annahme, daß auch den schwingenden Atomen der Festkörper nur jeweils der Energiewert (7) pro Freiheitsgrad zukomme, versprach Aufklärung für die abnorm kleinen spezifischen Wärmen der Elemente mit niedrigem Atomgewicht zu geben. Denn in der Tat wird ceteris paribus, d. i. bei gleichen elastischen Kräften, das leichtere Atom raschere Schwingungen ausführen und daher nach dem oben Gesagten weiter hinter seinem Gleichgewichtswert nach Boltzmann zurückbleiben.

Der Einfachheit halber legte Einstein zunächst die Annahme zugrunde, daß es sich bei den Atomschwingungen jedes Elementes um eine ganz bestimmte, für das Element charakteristische Schwingungszahl ν handle. Der Wärmeinhalt der $3N$ Freiheitsgrade eines Grammatoms wird dann nach (7):

$$3RT \frac{\Theta/T}{e^{\Theta/T} - 1} \dots \dots \dots (10)$$

Durch Differentiation nach T folgt die Atomwärme:

$$C_v = 3R \frac{(\Theta/T)^2 e^{\Theta/T}}{(e^{\Theta/T} - 1)^2} \dots \dots \dots (11)$$

Die Größe Θ variiert nach (8) nur mit der für das Element charakteristischen Schwingungszahl ν , also nur von Element zu Element. Wir können sie als die für das energetische Verhalten des Körpers charakteristische Temperatur bezeichnen. Denn der Verlauf von C_v hängt nur von Θ ab und wird universell, d. h. für alle Elemente gleich, wenn man ihn nicht als Funktion von T , sondern von T/Θ auffaßt, d. h. wenn man T in Bruchteilen von Θ mißt. In Fig. 1, Kurve E, sind zur Abszisse T/Θ die Werte von $C_v/3R$ als Ordinaten nach Gl. (11) aufgetragen, wodurch ein übersichtliches Bild gewonnen wird. Wir sehen, daß bei (gegen die charakteristische) sehr tiefen Temperaturen die Atomwärme weit

unter den Dulong-Petitschen Wert sinken muß, während sie bei hohen Temperaturen, stetig wachsend, diesem Wert zustrebt. Wenn die Temperatur z. B. die Hälfte der charakteristischen ist ($\frac{T}{\Theta} = 0,5$), ist die Atomwärme etwa 0,7 des Dulong-Petitschen Wertes, also etwas über 4 cal/° C.

Der Grund für die abnorm niedrige Atomwärme des Kohlenstoffs bei gewöhnlicher Temperatur wäre nach dieser Auffassung darin zu suchen, daß die Schwingungszahl ν seiner Atome und infolgedessen auch die charakteristische Temperatur Θ für diesen Körper besonders hoch liegt. Bei genügender Temperaturerhöhung müßte seine Atomwärme sich dem Dulong-Petitschen Wert $3R = 6$ cal/° C nähern. In der Tat nimmt nun nach Messungen von H. F. Weber die Atomwärme

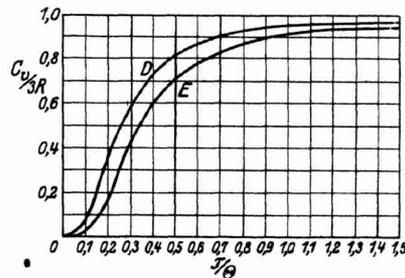


Fig. 1.

des Diamanten, welche bei mittleren Temperaturen nach Tabelle 1 etwa 1,7 cal/° C ist, bei 222° C abs. auf 0,76 cal/° C ab, bei 1258° erreicht sie den Wert 5,5 cal/° C. Der ganze Verlauf wird durch die Einsteinsche Funktion (11) recht gut wiedergegeben, wenn man für die kritische Temperatur $\Theta = 1325^\circ$ C setzt, was einer Atomschwingungszahl ν von etwa $2,7 \times 10^{13}$ Schwgn./Sek. entsprechen würde. Würde ein solches Atom eine elektrische Ladung tragen, so würde es elektromagnetische Wellen von 11 μ Wellenlänge ausenden, also sog. ultrarote oder Wärmewellen. Bedenken wir, daß jene inneren Freiheitsgrade der Atome, welche für die Licht- und ultraviolette Emission aufzukommen haben, demnach eine noch viel höhere Schwingungszahl aufweisen müssen, so wird nun auch mit einem Schlage klar, warum diese inneren, hochfrequenten Schwingungen keinen merklichen Beitrag zur Atomwärme liefern: eben weil ihre Schwingungszahl zu hoch ist.

(Schluß folgt.)

Über Spezialisierung und spezialisierte Formen im Bereich der Pilze.

Von Prof. Dr. H. Klebahn,
Institut für allgemeine Botanik, Hamburg.

Die Auffassungen über die Arten, sowohl über ihr Wesen und ihre Bedeutung, wie über den Umfang, der ihnen zuzumessen ist, haben sich

seit Linné wesentlich geändert. Im Linnéschen Sinne sind das bekannte Frühlingshungerblümchen, *Draba (Erophila). verna*, oder das (wilde) Stiefmütterchen, *Viola tricolor*, Arten. Aber Botaniker des vorigen Jahrhunderts, zuerst Jordan in Lyon, später Wittrock in Stockholm, und andere, haben gezeigt, daß es innerhalb dieser Arten Dutzende von Abänderungen gibt, die alle nach freilich sehr feinen Merkmalen wohl unterscheidbar und, was wichtiger ist, alle erblich vollkommen beständig sind. Diese sogenannten „kleinen Arten“, „Jordanschen“ oder „elementaren Arten“ haben schließlich auch von den Systematikern, die sie anfangs bekämpften, anerkannt werden müssen. Sie haben auch bei anderen wildwachsenden Pflanzen, wenngleich nicht bei allen, eine weite Verbreitung. Ihr Vorkommen bei den Kulturpflanzen bildet eine der Grundlagen der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung.

Im Bereich der niederen Organismen, insbesondere der Pilze, finden wir ähnliche Erscheinungen. Was die älteren Pilzkundigen als Arten beschrieben haben, löst sich vielfach in Scharen von Formen auf. Ein neuer Gesichtspunkt kommt hier dazu. Während die elementaren Arten der höheren Pflanzen sich durch sichtbare Merkmale unterscheiden, wenn auch deren Auffassung das geschulte Auge des Kenners voraussetzt, so fehlen jenen Formen der Pilze entsprechend der so wesentlich einfacheren Organisation die sichtbaren Unterschiede in vielen Fällen vollständig oder fast vollständig. Das Mikroskop versagt seinen Dienst. Getrocknetes Material aus Herbarien ist zu ihrer Feststellung wertlos. Nur die Beobachtung des lebenden Pilzes in der Kultur ermöglicht es, jene Formen zu unterscheiden.

Es ist namentlich die Gruppe der Rostpilze (Uredineen) gewesen, in der sich diese Beobachtungen zuerst aufdrängten. Keine andere Pilzgruppe war zur Auffindung so geeignet wie diese. Alle Rostpilze sind Schmarotzer, die sich nur auf lebenden höheren Pflanzen, aber auf diesen leicht und in ihrer vollen Entwicklung, kultivieren lassen. Verunreinigung der Kulturen durch die allverbreiteten Fäulnisbewohner ist ausgeschlossen; Schmarotzer aus anderen Pilzgruppen sind leicht zu unterscheiden. Nur gegen die Vermischung der Rostpilzformen unter sich sind Vorkehrungen nötig. Keine Pilzgruppe ist infolgedessen in gleichem Maße experimentell bearbeitet worden; die wesentlichsten Fortschritte ihrer Kenntnis beruhen auf dem Kulturversuch.

Die allgemeine Aufmerksamkeit wurde auf die kleinen Arten bei den Uredineen, die wir gewöhnlich als „biologische Arten“ oder als „spezialisierte Formen“ bezeichnen, erst durch die Häufung der Beobachtungen in den neunziger Jahren gelenkt. Aber die Anfänge ihrer Kenntnis lassen sich weiter zurück verfolgen. Schon 1863 war es dem Altmeister *de Bary*, dem wir die Erklärung des lange beobachteten rätselhaften

Einflusses der Berberitze auf das Getreide durch die Entdeckung des Wirtswechsels bei dem Getreiderost verdanken (1864), aufgefallen, eine wie strenge Wahl diese Pilze unter ihren Nährpflanzen treffen. Im Jahre 1879 machte *de Bary* das bemerkenswerte Wirtswechselverhältnis bekannt, das zwischen dem im Hochgebirge auf der Fichte lebenden *Aecidium abietinum* und einem Rostpilz der Alpenrosen, *Chrysomyxa rhododendri*, besteht. Dieser Befund schien mit der Tatsache in Widerspruch zu stehen, daß *Aecidium abietinum* auch im Tieflande vorkommt, wo die Alpenrosen fehlen. Es stellte sich heraus, daß hier ein anderer Pilz vorliegt, für den der Sumpfporst, *Ledum palustre*, an die Stelle der Alpenrosen tritt. In diesem Falle gelang es noch, in der Membranskulptur der Aecidiosporen feine Unterschiede zu finden. Von diesen abgesehen stimmen die beiden Pilze, auch in dem auf *Rhododendron* bzw. *Ledum* lebenden Zustande, völlig überein.

Die folgenden Jahre brachten eine ganze Reihe ähnlicher Erfahrungen. Auf verschiedenen *Ranunculus*-Arten kommen Aecidien vor, die man früher, weil sie sich nicht unterscheiden lassen, unter dem Namen *Aecidium ranunculacearum* zusammenfaßte. Untersuchungen von *Schroeter* (1873, 1879), *Cornu* (1882), *Plowright* (1884) und anderen ergaben aber, daß sie wirtswechselnd sind und mit sehr verschiedenen grasbewohnenden Teleutosporenformen aus den Gattungen *Uromyces* und *Puccinia* in Zusammenhang stehen:

	Teleutosporen auf	Aecidien auf
<i>Uromyces</i>		<i>Ranunculus</i>
<i>dactylidis</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>bulbosus, repens</i>
<i>poae</i>	<i>Poa</i> -Arten	<i>ficaria, repens, bulbosus</i>
<i>Puccinia</i>		
<i>Magnusiana</i>	<i>Phragmites communis</i>	<i>repens, bulbosus</i>
<i>perplexans</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>acer.</i>

Nach neueren Untersuchungen könnte diese Liste unter Heranziehung der Aecidien auf anderen Ranunculaceen noch fortgesetzt werden.

Weitere Beispiele lieferte das eigentümliche *Aecidium*, das sich im Frühjahr auf Wolfsmilchpflanzen findet (*Aecidium euphorbiae*), und dessen Myzel eine völlige Umgestaltung ganzer Triebe der Pflanzen hervorruft. *Schroeter* (1875 und 1884) zeigte die Zugehörigkeit zu zwei verschiedenen, auf Papilionaceen lebenden *Uromyces*-arten, *U. pisi* und *U. striatus*. Einige neuerdings bekannt gewordene Fälle vermehren auch hier die Mannigfaltigkeit und reihen auch Caryophyllaceen unter die Teleutosporenwirte (*Fischer*).

Bei den auf *Carex*-Arten lebenden Rostpilzen, die man früher unter dem Namen *Puccinia caricis* zusammenfaßte, liegen die Verhältnisse insofern umgekehrt, als es hier die Teleutosporen-

form ist, die man nach Auffindung des Wirtswechsels aufzuspalten genötigt war. Bis zum Jahre 1890 hatten Untersuchungen von Magnus, Schroeter, Rostrup und besonders Plowright bereits 10 neue Arten ergeben. Gegenwärtig ist die Zahl auf über ein Viertelhundert gestiegen. Unter den Aecidiennährpflanzen befinden sich besonders zahlreiche Kompositen, außerdem Arten von *Urtica*, *Ribes*, *Parnassia*, *Lysimachia*, *Pedicularis*. Nach dem feineren Bau der Uredosporen ist es mir zwar gelungen, zwei Gruppen zu unterscheiden. Innerhalb dieser beiden Gruppen sind aber nur so geringe Form- und Größenunterschiede der Sporen vorhanden, daß es nicht möglich ist, die Pilze ohne die Nährpflanzen zu bestimmen. Daß sie trotzdem verschieden sind, ergibt sich aber mit Bestimmtheit aus den zahlreichen vorliegenden Kulturversuchen, bei denen sich zeigte, daß jeder dieser Pilze immer nur eine ganz bestimmte Aecidiennährpflanze oder einen ganz kleinen Kreis nahe verwandter zu infizieren vermag.

Es ist namentlich *Ch. B. Plowright* gewesen, der in den achtziger und neunziger Jahren den Kulturversuch in umfassender Weise zur Auffindung von Wirtswechselverhältnissen und zur Unterscheidung der Formen verwandte. Unter seinen Beobachtungen mag die Abspaltung des *Gymnosporangium confusum* (Aecidium auf *Crataegus*) von dem bekannten *Gymnosporangium sabiniae* des Sadebaums hervorgehoben werden, dessen von *Oersted* (1865) aufgeklärte Beziehung zu dem Birnenrost bereits 1837 von französischen Beobachtern erörtert wird. Auch in anderen Arten der Gattung *Gymnosporangium* hat sich später eine Aufteilung früher vereinigter Formen nötig gemacht (*Fischer* 1909, 1910 und 1917).

Meine eigenen um 1888 begonnenen und *Fischers* (1894) sich daran anschließende Untersuchungen über die Blasenroste der Kiefern führten zur Aufspaltung dieser bis dahin unter dem Namen *Peridermium pini* zusammengefaßten Pilze in über ein Dutzend Arten. Besonders formenreich erwiesen sich die Nadelroste, die mit *Coleosporium*-Arten auf *Senecio*, *Tussilago*, *Petasites*, *Inula*, *Alectorolophus*, *Melampyrum*, *Pulsatilla* usw. in Zusammenhang stehen und sich durch die Anpassung an diese Nährpflanzen scharf voneinander sondern. Wenn der sehr bestimmte Unterschied in der Sporenmembran, der den Rindenrost der Weimutskiefer von dem der Waldkiefer unterscheidet, anfangs hoffen ließ, daß genaueste Untersuchung zur Auffindung morphologischer Unterschiede führen würde, so ergab sich doch, daß solche fast völlig fehlen, auch bei den zugehörigen Uredo- und Teleutosporen. Nur die Darstellung der Sporengröße in Kurven würde vielleicht imstande sein, gewisse Verschiedenheiten nachzuweisen; doch ist dieser Versuch bisher nicht in umfassender Weise durchgeführt worden, und praktische Bedeutung

für die Unterscheidung der Pilze würde ihm schwerlich zukommen.

Um dieselbe Zeit lenkten die Untersuchungen *Erikssons* (1894) über die allgemeiner bekannten Rostpilze des Getreides die Aufmerksamkeit weiterer Kreise auf diese Erscheinungen. Der Schwarzrost des Getreides, *Puccinia graminis*, dessen Aecidien nach *de Barys* berühmt gewordenen Untersuchungen auf der Berberitze gebildet werden, lebt in seiner Uredo- und Teleutosporenform außer auf den Getreidearten auch noch auf zahlreichen anderen Graspflanzen. *Erikssons* umfangreiche Kulturen ergaben aber, daß dieser Pilz keineswegs von jeder seiner Nährpflanzen auf jede andere überzugehen vermag, sondern daß eine Reihe von „spezialisierten Formen“ vorhanden ist, jede an eine kleine Gruppe von Nährpflanzen eng angepaßt und die anderen meidend. Eine Form lebt z. B. auf Roggen, Gerste und Quecke, geht aber nicht auf Hafer und Weizen über. Andererseits infiziert die auf Hafer lebende Form den Roggen und den Weizen nicht, und die auf Weizen lebende den Hafer und meist auch den Roggen nicht. Die Ergebnisse sind dieselben, wenn man den Rostpilz mittels der Uredosporen direkt von Graspflanze zu Graspflanze überträgt, oder wenn man aus den Teleutosporen zunächst die Aecidien auf der Berberitze erzieht und mit deren Sporen die Graspflanze impft. Ganz ähnliche Ergebnisse fand *Eriksson* auch für die übrigen Getreideroste (*Puccinia triticina*, *P. dispersa*, *P. glumarum*, *P. simplex*), sowie für die Kronenroste, unter denen ich bereits vorher nach den Aecidien zwei Arten unterschieden hatte, *P. coronata* und *P. coronifera*, von denen die letzte auch den Hafer befällt.

Über die Gattung *Melampsora* hatten *Nielsen*, *Rostrup*, *Hartig*, *Schroeter*, *Plowright* und *Magnus* eine Anzahl zum Teil wenig verarbeiteter, scheinbar sehr widersprechender Beobachtungen mitgeteilt. Es gelang mir, dieselben allmählich zu klären und zu erweitern. Dabei stellte es sich heraus, daß hier äußerst verwickelte Verhältnisse vorhanden sind. Eine große Zahl von Arten und Formen lebt in der Uredo- und Teleutosporengeneration auf Weiden und Pappeln und erweist sich durch die strenge Auswahl der Wirte sozusagen als feinste Kenner dieser selbst für den geschulten Botaniker zum Teil schwer unterscheidbaren Pflanzen. Die zugehörigen Aecidien entsprechen der alten Gattung *Caeoma*, die durch das Fehlen des Fruchtgehäuses (Peridie) gekennzeichnet ist. Nicht weniger als 4 einander völlig gleiche Arten bewohnen die Aspe, *Populus tremula*. Man faßte sie früher als *Melampsora tremulae* zusammen. Sie unterscheiden sich aber durch die Wahl der Aecidienwirte, *Larix*, *Pinus*, *Mercurialis*, *Chelidonium*. Eine zweite Gruppe umfaßt wenigstens 7 voneinander und von den Aspenpilzen nur mit Hilfe der Nährpflanzen unterscheidbare Formen. Die *Caeoma*-Aecidien sind streng an je eine der Gattungen *Larix*,

Orchis, *Evonymus*, *Ribes*, *Saxifraga* (Fischer), *Abies* (v. Tubeuf) angepaßt; die Teleutosporen finden sich auf einzelnen oder mehreren Weidenarten, wie *Salix viminalis*, *daphnoides*, *capraea*, *aurita*, *cinerea*, *repens* und anderen. Eine dritte Gruppe, gekennzeichnet durch die langgestreckten, am oberen Ende glatten Uredosporen, enthält 5 wenig voneinander verschiedene Arten auf *Salix amygdalina*, *fragilis*, *pentandra*, *alba*, darunter eine nicht wirtswechselnd (*M. amygdalinae*), die anderen mit *Caeoma* auf *Larix*, *Allium*, *Galanthus*, und außerdem 2 Arten auf Pappeln (*Populus nigra* u. a., nicht *P. tremula*) mit *Caeoma* auf *Larix* und *Allium*. Endlich gibt es noch 2 morphologisch gut gekennzeichnete Arten, die eine auf *Salix capraea* mit *Caeoma* auf *Larix*, die andere auf *Salix viminalis* mit *Caeoma* auf *Ribes*. Was bei diesen merkwürdigen Pilzen besonders auffällt, ist die gleichzeitige Aufspaltung, sowohl der Uredo- und Teleutosporenformen auf *Salix* und *Populus*, wie die der *Caeoma*-formen auf *Ribes*, *Allium* und namentlich auf *Larix*, die man früher für einheitliche Arten hielt, sowie die keinerlei Gesetzmäßigkeit aufweisende Verteilung der *Caeoma*-acidien auf die teils einander äußerst nahestehenden, teils auffällig verschiedenen Teleutosporenformen. Morphologische Unterschiede sind zwischen den gesamten Acidien dieser Gruppe nicht oder nur in geringstem Grade vorhanden.

Um auch von den neuesten Erfahrungen ein Beispiel zu bieten, sei auf die Aufteilung des früher als *Aecidium pseudocolumnare* bezeichneten, durch die schneeweiße Farbe seiner Sporen von anderen Rostpilzen derselben Nährpflanzen auffallend verschiedenen Rostes der Tannennadeln hingewiesen, die durch die Auffindung der Zugehörigkeit zu Teleutosporenformen auf Farnkräutern nötig geworden ist. Fraser hat diesen Wirtswechsel für 5 amerikanische Arten festgestellt, von denen einige auch in Europa vorkommen (*Uredinopsis struthiopteridis*, *Hyalopora polypodii dryopteridis*). Es gelang mir, einen dieser Fälle mit deutschem Material zu bestätigen (*Uredinopsis struthiopteridis*) und noch einen sechsten aufzufinden (*Milesina blechni*).

Nachdem sich die Spezialisierung der Rostpilze in so zahlreichen Fällen beim Suchen nach den noch unbekanntem Wirten der anderen Sporenform gewissermaßen von selbst ergeben hatte, wurden auch nicht wirtswechselnde Rostpilze in den Kreis der Untersuchung gezogen. Solche Untersuchungen hat namentlich Fischer von seinen Schülern durchführen lassen. Es liegen Arbeiten vor von Bandi über den Rosenrost (*Phragmidium subcorticium*), von Cruchet über *Puccinia*-Arten auf Labiaten, von Semadeni über solche auf Umbelliferen, von Wurth über *Puccinia galii* und andere. Die Ergebnisse entsprechen den bisher erwähnten. In zahlreichen Fällen sind auch diese Rostpilze an einzelne ganz bestimmte Nährpflanzen oder an ganz kleine Kreise von

solchen angepaßt. Um nur ein Beispiel anzuführen: so stellt z. B. Probst in seiner Arbeit über *Puccinia hieracii* fest, daß diese Art zunächst in zwei Unterarten, *P. piloselloidarum* und *P. hieracii*, im engeren Sinne zu zerlegen ist, die auch morphologisch etwas verschieden sind, und von denen die erste nur auf piloselloiden Hieracien, die andere nur auf Euhieracien lebt. Beide Unterarten spalten sich weiter nach den einzelnen Nährpflanzen in spezialisierte Formen, von denen sich in der ersten 8, in der zweiten 5 unterscheiden ließen. Dabei wurde ein ganz besonders weitgehender Fall von Spezialisierung beobachtet. Bei Versuchen mit Stöcken der Form „*Hieracium pilosella* subspecies *vulgare* α *genuinum* 1. *subpilosum*“ von zwei verschiedenen Standorten zeigte sich, daß jede der beiden Formen nur von dem an dem eigenen Standorte auf ihr lebenden Pilze infiziert wurde, nicht von demselben Pilze von dem anderen Standort.

Gegenüber diesen zahlreichen Fällen mehr oder weniger weitgehender Spezialisierung muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß es auch Beispiele gibt, die Ausnahmen sind oder solche zu sein scheinen. Die Zahl der wirklichen Ausnahmen ist sehr gering, und die Mannigfaltigkeit ihrer Wirte dann meist nicht groß. Es handelt sich um Pilze, die zahlreiche Arten einer großen Gattung von Nährpflanzen oder auch Arten verschiedener Gattungen einer Familie zu befallen vermögen. Zu nennen wäre *Cronartium ribicola*, die Teleutosporenform des Blasenrostes der Weimutskiefer, die zahlreiche *Ribes*-Arten befällt, während dagegen die auf *Ribes* lebenden Acidien gewisser *Carex*-Roste nach den *Ribes*-Arten spezialisiert sind. Ein weiteres Beispiel ist anscheinend die aus Chile eingewanderte *Puccinia malvacearum*, die auf ziemlich verschiedenen Malvaceen vorkommt. Allerdings sind Versuche, den Pilz auf die verschiedenen Gattungen und Arten zu übertragen, bisher nur in beschränktem Maße ausgeführt worden (Eriksson 1911).

Bemerkenswerter sind die scheinbaren Ausnahmen. Es mag genügen, den merkwürdigsten Fall zu besprechen. Cornu (1886) stellte fest, daß der auf Kiefernrinde lebende Blasenrost (*Peridermium*) seine Teleutosporenform, das *Cronartium asclepiadeum*, auf der Schwalbenwurz, *Vincetoxicum officinale*, bilde. Später fand Lamarlière, und Fischer bestätigte es, daß dasselbe *Aecidium* auch auf die Pfingstrosen (*Paeonia*) übergehe, so daß das auf diesen beobachtete *Cronartium flaccidum* dem *Cr. asclepiadeum* gleich ist. Diese mir damals etwas unglaublich erscheinenden Beobachtungen veranlaßten Untersuchungen meinerseits, bei denen sich herausstellte, daß sogar noch eine ganze Reihe anderer Pflanzen dem *Cr. asclepiadeum* als Wirte dienen können. Insgesamt sind jetzt Arten von 9 Gattungen aus 8 verschiedenen Familien als empfänglich bekannt: *Vincetoxicum officinale*, *fuscatum* (*Asclepiadaceae*), *Paeonia officinalis*, *peregrina*,

tenuifolia (Ranunculaceae), *Pedicularis palustris*, *Nemesia versicolor* (Scrophulariaceae), *Verbena teucrioides*, *erinoides* (Verbenaceae), *Impatiens balsamina* (Balsaminaceae), *Grammatocarpus volubilis* (Loasaceae), *Tropaeolum minus*, *majus*, *Lobbianum*, *canariense* (Tropaeolaceae), *Schizanthus Grahami* (Solanaceae). Hier liegt also unstreitig ein Fall von Pleophagie vor, ein Vermögen des Pilzes, auf so vielerlei Nährpflanzen zu wachsen, wie es sonst bei den Rostpilzen unerhört ist. Wenn man sich dann aber vergegenwärtigt, daß die Pflanzen, die dieser Pilz befällt, ganz vereinzelt aus größeren Verwandtschaftskreisen herausgegriffen sind, und daß in mehreren Fällen nahe Verwandte der empfänglichen Pflanzen nicht befallen werden, z. B. andere *Impatiens*- und *Verbena*-arten, und, was besonders auffällt, *Pedicularis palustris* nicht, auch *Gentiana asclepiadea* nicht, auf der ein ganz ähnliches *Cronartium* tatsächlich vorkommt, so kann nicht bestritten werden, daß es sich hier schließlich doch auch um Spezialisierung, um Anpassung an einzelne ganz bestimmte Wirte unter Ausschluß mehr oder weniger naher Verwandter handelt. Die merkwürdige Tatsache, daß die meisten dieser Pflanzen aus Gegenden stammen, wo Kiefern und also auch der Blasenrostpilz gar nicht vorkommen (Südafrika, Chile, Peru, Columbia, Ostindien), wird uns noch zu beschäftigen haben. Eine andere Tatsache, das Vorkommen eines zweiten ganz ähnlichen *Peridermium* der Kiefer, das sich auf keinem dieser zahlreichen Wirte zu entwickeln vermag, und dessen Teleutosporenform trotz vieler Bemühungen bisher nicht gefunden werden konnte, so daß von forstlicher Seite bereits ernstlich versucht worden ist, ein unmittelbares Wiederübergehen auf die Kiefer unter Ausschluß des Wirtswechsels zu erweisen (Oberförster Haack 1914), läßt die Pleophagie der erstgenannten Form besonders auffällig erscheinen. Daß es noch ein paar Fälle von weniger ausgeprägter Pleophagie gibt und einen von weit höherer, der aber sonst weniger Bemerkenswertes bietet (*Puccinia isiacae*, Tranzschel 1906), sei nur angedeutet.

Für die Pilzsystematik erwächst aus den biologischen Arten und spezialisierten Formen, die sich nur durch mühsame Kulturversuche unterscheiden lassen und an Herbarmaterial meist nicht mehr erkennbar sind, eine gewisse Schwierigkeit, und der Schmerzensschrei eines verstorbenen namhaften Pilzkenners, daß sie eine „grenzenlose Konfusion“ hervorgerufen hätten, ist von seinem Standpunkt aus vielleicht verständlich. Aber ihr Vorhandensein ist eine Tatsache, mit der sich die Systematik abfinden muß. Daß die Arten der höheren Pflanzen keineswegs alle wirkliche Einheiten sind, sondern in vielen Fällen nur auf Übereinkommen beruhende Gruppen, darüber sind sich denkende Systematiker längst klar, und unter diesem Gesichtspunkt wird es auch möglich, die biologischen Arten und Rassen in das Fachwerk des Systems einzufügen. In

manchen Fällen hat die biologische Unterscheidung dazu geführt, bisher übersehene morphologische Verschiedenheiten aufzufinden. Dann liegt kein Grund vor, solche Pilze nicht als Arten anzusehen. Wo morphologische Unterschiede fehlen, wird man im allgemeinen nur von Rassen oder Formen reden dürfen, die den Arten zuzuordnen sind. Schwierigkeiten bereiten nur die Fälle, wo morphologische Unterschiede fehlen und doch das biologische Verhalten auf eine schärfere Absonderung hinweist, z. B. wenn der Unterschied in der Anpassung an verschiedene Gattungen von Nährpflanzen oder an Angehörige verschiedener Familien besteht. Für solche Fälle muß ein Übereinkommen getroffen werden, und es liegen einige Vorschläge vor, die dafür gewisse Richtlinien aufstellen. Übrigens sind auch die morphologisch nicht, unterscheidbaren Pilze mehrfach nicht ganz ohne gewisse Verschiedenheiten; nur lassen sich diese schwer erfassen und meist nicht für Bestimmungszwecke verwerten.

Wichtiger sind die Fragen nach Wesen und Entstehung der biologischen Arten und Rassen. Es läge vielleicht zunächst nahe, anzunehmen, daß die schmarotzenden Pilze Hand in Hand mit den höheren Pflanzen, auf denen sie leben, sich verändert und entwickelt haben. Wenn aus einer gegebenen Pflanze neue einander nahe verwandte hervorgehen, kann der Schmarotzer derselben nur weiter leben, wenn es ihm gelingt, sich den veränderten Eigenschaften anzupassen. Diese Vorstellung scheint sehr geeignet, die Erscheinung zu erklären, daß die Spezialisierung in der Regel in einem so engen Verhältnis zur natürlichen Verwandtschaft der Nährpflanzen steht. Ganz nahe Verwandte werden noch von demselben Pilze befallen, die Schmarotzer fernerstehender Pflanzen müssen in ihrem Verhalten bereits Änderungen erfahren haben. Wenn man aber bestimmte Beispiele einer näheren Prüfung unterzieht, so ergibt sich doch für diese Vorstellung eine Reihe von Schwierigkeiten. Die morphologisch fast gar nicht unterscheidbaren *Caeoma*-*Aecidien* der Gattung *Melampsora* müßten sich zum Teil schon zu der Zeit voneinander gesondert haben, wo die Angiospermen von den Gymnospermen sich ablösten, zum Teil zu der Zeit, wo die Monokotylen und Dikotylen sich ausbildeten, und zum Teil erst viel später, zur Zeit der Entstehung der Gattungen *Ribes*, *Evonymus*, *Mercurialis* usw. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß Veränderungen in so entlegenen und verschiedenen Erdperioden zu so gleichartigen Formen geführt haben sollten. Auch den Wirtswechsel auf diese Weise erklären zu wollen, erscheint verfehlt. Schwerlich ist z. B. der Wirtswechsel des Getreiderosts ein Überbleibsel aus jener Zeit, als Getreide und Berberitze noch eine gemeinsame Urpflanze bildeten.

Wenngleich daher jenem Gedanken innerhalb gewisser Grenzen die Berechtigung nicht abzusprechen ist, so ist es doch erforderlich, auch

andere Möglichkeiten zu erwägen. Magnus (1894) hat für die biologischen Arten den Ausdruck „Gewohnheitsrassen“ geprägt und damit den Versuch gemacht und angeregt, die Spezialisierung durch Anpassung und Gewöhnung zu erklären. Die Veranlassung dazu gaben Pilze aus der auf *Phalaris arundinacea* lebenden Gruppe der *Puccinia sessilis*, die im allgemeinen nach ihren Aecidiennährpflanzen, *Allium*, *Arum*, *Leucoïum*, *Orcis*, *Convallaria* usw. scharf spezialisiert sind. Soppitt (1890) hatte in einer Gegend, wo von den Nährpflanzen nur *Convallaria* wächst, einen Pilz gefunden, der nur *Convallaria* infiziert, andere Beobachter in anderen Gegenden Formen, die auch auf *Polygonatum*, *Majanthemum* und *Paris* übergehen. Der Soppittsche Pilz wäre nach Magnus aus der mehrere Wirte befallenden Form durch Gewöhnung an den einzig vorhandenen Wirt entstanden. Es schien mir wichtig zu sein, die Möglichkeit derartiger Gewöhnung durch Versuche zu prüfen. Eine Form des Pilzes, die ursprünglich alle vier Wirte befiel, wurde 15 Jahre lang unter ausschließlicher Verwendung von *Polygonatum* als Aecidienwirt weiter kultiviert. Es ergab sich, daß die Pleophagie zwar nicht vernichtet, aber doch das Infektionsvermögen gegen die drei anderen Wirte merklich geschwächt war. Im Laufe langer Zeiten wäre also vielleicht eine Beschränkung auf den einzigen Wirt *Polygonatum* zustande gekommen.

Eine ganze Reihe anderer Beobachtungen kann namhaft gemacht werden, die alle zeigen, daß die Nährpflanzen einen Einfluß auf das Infektionsvermögen der Pilze ausüben. Beachtenswert sind namentlich die Fälle, die auf noch in der Veränderung begriffene Verhältnisse hinweisen. *Melamporidium betulinum*, von *Betula pubescens* stammend, infiziert diese Pflanze leichter als *B. verrucosa*; die Form von *B. verrucosa* verhält sich umgekehrt. In ähnlicher Weise befällt *Melamporsora larici-epitea* *Salix cinerea* und *aurita* schwächer, wenn sie von *Salix viminalis* stammt, *S. viminalis* schwächer, wenn sie von *S. cinerea* oder *aurita* stammt. Unter den Puccinien auf *Carex acuta* bildet eine Form ihre Aecidien auf *Ribes grossularia* und gelegentlich äußerst spärlich einmal auf *R. nigrum*; eine andere zeigt das umgekehrte Verhalten. In diesen Fällen fehlt aber das geographische Moment der Isolierung der Nährpflanzen, und man muß daher Bedenken haben, ob hier wirklich Gewöhnung vorliegen kann. *Melamporidium betulinum* zwar soll sich, vielleicht als Myzel in den Knospen, ohne Wirtswechsel auf den Birken erhalten können. Hier wäre also bei jahrelangem Weiterleben der einen Generation auf derselben Pflanze eine Anpassung durch Gewöhnung trotzdem möglich. Die Aecidien auf den *Ribes*-Arten, die nur einige Wochen leben und immer nur durch Infektion von *Carex* aus entstehen, würden sich dagegen nur durch jahrelang wiederholte gleichartige Entwicklung angepaßt haben können, und die ist bei der Ver-

breitung ihrer Wirte schwer verständlich. Noch auffälliger ist die Spezialisierung der Gattung *Coleosporium*. Die Nährpflanzen wachsen vielfach benachbart und keineswegs so getrennt, daß dadurch Gewöhnung hervorgerufen werden müßte, und doch scheint hier die Anpassung ganz streng zu sein, so daß Übergänge auf die anderen Wirte bisher nicht nachgewiesen sind. Auf einigen Wirten kommt zwar Überwinterung in der Uredoform vor (*Campanula*, vielleicht auch *Senecio*), andere aber, wie *Alectorolophus*, *Euphrasia* und *Melampyrum*, die streng einjährig sind, können, da die Übertragung der Pilze mittels der Samen ausgeschlossen erscheint, nur auf dem Wege über die Kiefern befallen werden.

Die angedeuteten Verhältnisse weisen darauf hin, daß die Spezialisierung wenigstens nicht in allen Fällen durch Gewöhnung verursacht sein kann, und daß nach weiteren Ursachen gesucht werden muß. Auch gewährt der Gedanke der Gewöhnung nur eine Vergleichung mit Vorgängen, die uns geläufig sind, aber er gibt keineswegs eine Erklärung, da die Gewöhnung selbst der Erklärung bedarf. Vielleicht kann man sich vorstellen, daß das Vermögen des Pilzes, gewisse, seine Entwicklung hemmende Stoffe, welche die Nährpflanze hervorbringt, durch eigene Ausscheidungen zu binden oder wirkungslos zu machen, gesteigert wird, wenn er die betreffende Pflanze wiederholt befällt, dagegen verloren geht, wenn er ihr lange fern bleibt. Über das Wesen derartiger Stoffe fehlt aber wieder jede Vorstellung. Sicher ist wohl, daß es sich dabei nur um Veränderungen des Pilzes, nicht um „Immunisierung“ der Nährpflanzen handeln kann.

Die Theorie der Spezialisierung durch Gewöhnung setzt die Pleophagie des Pilzes als den der Spezialisierung vorausgehenden Zustand voraus. Es braucht daraus nicht gefolgert zu werden, daß dieser Zustand der ursprüngliche sein muß. Es gibt vielmehr eine ganze Reihe merkwürdiger Beobachtungen, die darzutun scheinen, daß tatsächlich ein Ergreifen neuer Wirte vorkommen kann. Ein Beispiel liefert der schon erwähnte äußerst schädliche Blasenrost der Weimutskiefer. Er war auf diesem Baume in seiner Heimat Nordamerika ursprünglich völlig unbekannt und ist erst neuerdings aus europäischen Baumschulen dahin eingeschleppt worden. In Europa aber kommt in den höheren Gebirgen auf der Arve oder Zirbelkiefer (*Pinus cembra*), anscheinend nicht allzu häufig und weniger Schaden anrichtend, ein sich völlig gleich verhaltender Pilz vor, der hier in Wirtswechsel mit dem *Cronartium ribicola* der einheimischen *Ribes*-arten lebt. Die Weimutskiefer gelangte durch die Kultur in den Bereich des Pilzes. Sie erwies sich als hochgradig empfänglich und wurde befallen. Der Pilz war auf einen neuen Wirt übergegangen. In diesem Falle ist der Übergang allerdings nur erschlossen. Die oben erwähnten Versuche mit dem nahe verwandten *Cronartium*

asclepiadeum zeigen aber das Ergreifen neuer Wirte unter den Augen des Beobachters. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß mehrere der Pflanzen, die sich als empfänglich erwiesen, aus Gegenden stammen, wo der Pilz wegen des Fehlens der Kiefern gar nicht vorkommen kann. Der Pilz kann also auch nicht an sie „angepaßt“ sein, die Empfänglichkeit muß eine ihnen ganz zufällig innewohnende Eigenschaft sein. Zwei dieser Pflanzen, *Schizanthus* und *Tropaeolum*, erwiesen sich auch empfänglich gegen einen größeren Teil der Nadelroste der Kiefern bzw. die dazu gehörigen *Coleosporium*-Arten, so daß diese Pilze, die sonst die nächsten Verwandten ihrer eigentlichen Nährpflanzen nicht zu befallen vermögen, hier gemeinsame Wirte finden. Man würde vielleicht noch mehr derartige Beispiele finden können, wenn man einmal systematisch die Pilze untersuchte, die an den von auswärts eingeführten Kulturpflanzen vorkommen.

Diese Beobachtungen scheinen auch geeignet, einige Streiflichter auf die Frage der Empfänglichkeit zu werfen und reizen zu Betrachtungen darüber an. Daß die Spezialisierung meistens in einem engen Verhältnis zur natürlichen Verwandtschaft der Nährpflanzen steht, wurde bereits hervorgehoben. Abzusehen ist dabei von der Erscheinung, daß die beiden Generationen der wirtswechselnden Rostpilze sich meistens zwei möglichst verschiedene Wirte ausgewählt haben. Die Regel erleidet aber durch die eben erwähnten pleophagen Pilze auffällige Ausnahmen. Da es bisher nicht gelungen ist, Rostpilze auf künstlichem Nährboden zur Entwicklung zu bringen, wissen wir nichts über die Stoffe, deren sie zu ihrer Ernährung bedürfen. Es steht aber wohl außer Zweifel, daß sie wie andere Pilze, und wahrscheinlich weit mehr als diese, durch die chemische Beschaffenheit des Nährbodens beeinflußt werden. Wenn bei diesen strengen Parasiten noch ein rätselhafter Einfluß des lebenden Protoplasmas dazukommen scheint, so muß doch auch dieser letzten Endes eine materielle Grundlage haben. Bei nahe verwandten Pflanzen wird man im allgemeinen eine sehr ähnliche Beschaffenheit ihrer gesamten Stoffe vermuten dürfen. Es wird dadurch begreiflich, daß sie von einem und demselben Pilze befallen werden können. Wenn nun aber eine ganz fernstehende Pflanze zufällig eine ähnliche chemische Beschaffenheit hat, wenn sie diejenigen Stoffe enthält, die für den Pilz als Nahrung nötig sind, und wenn sie keine solchen enthält, die seinen Angriff abwehren, so wird auch sie empfänglich sein. Gelangt diese Pflanze durch die natürlichen Wanderungen der Gewächse oder durch den Einfluß des Menschen zufällig in den Bereich des Pilzes, so wird sie befallen und taucht als neuer Wirt auf. Das Ergreifen neuer Wirte, der Übergang von der Monophagie zur Pleophagie, findet also auf diesem Wege, natürlich abgesehen von dem noch völlig rätselhaften Wesen der den Pilz beein-

flussenden Stoffe, bis zu einem gewissen Grade eine Erklärung.

Es liegen auch Beobachtungen vor, die es möglich erscheinen lassen, in gewissen Fällen das Ergreifen neuer Wirte mit einem Einflusse der Nährpflanzen in Zusammenhang zu bringen. *Freeman* und *Johnson* (1911) z. B. berichten, daß eine Form der *Puccinia graminis*, die auf Weizen lebt und den Hafer nicht befällt, sich auf Gerste übertragen läßt und dadurch, daß man sie längere Zeit auf dieser Pflanze kultiviert, die Befähigung erlangt, auch den Hafer schwach zu befallen. So dient die Gerste gewissermaßen als „Brücke“, über die der Pilz den Weg zu der neuen Nährpflanze findet.

Wenn auch ausreichende Erklärungen fehlen, so scheint es also doch festzustehen, daß sowohl Erweiterungen des Kreises der Wirte, wie auch Einschränkungen desselben noch gegenwärtig vorkommen. Denkt man sich diese beiden Vorgänge neben- und nacheinander wirken, so kann man sich ein Bild von der Entstehung neuer Formen bei diesen Pilzen machen, das manches für sich hat, wenn auch nicht bestimmt behauptet werden kann, daß es der Wirklichkeit entspricht, oder daß es den einzig möglichen Weg zeigt. Der Blasenrost der Weimutskiefer liefert auch hierfür vielleicht ein Beispiel. Daß derselbe, allem Anschein nach, von der Arve auf die Weimutskiefer übergehend, zunächst den Kreis seiner Nährpflanzen erweiterte, wurde bereits erörtert. Auf dem neuen, sehr empfänglichen Wirt verbreitete sich der Pilz über ganz Europa, auch in Gegenden, wo die Arve fehlt. Hier lebt er jetzt ohne die ursprüngliche Nährpflanze, und es ist möglich, daß eine Form in der Entwicklung begriffen oder bereits entstanden ist, welche diese gar nicht mehr befallen kann. Bisher hat man nämlich in Anlagen, wo Weimutskiefern und Arven nebeneinander wachsen, immer nur die Weimutskiefern, diese fast regelmäßig, niemals die Arven, befallen gefunden. Es muß aber bemerkt werden, daß diese Gedankengänge insofern eine Lücke haben, als der Versuch noch nicht gemacht ist, den in der Wildnis auf der Arve vorkommenden Pilz auf die Weimutskiefer zu übertragen.

Es liegt nahe, diese Betrachtungen auf die Entstehung der morphologisch unterscheidbaren Formen und Arten auszudehnen. Daß zwischen den morphologisch unterscheidbaren und den nicht unterscheidbaren Formen keine scharfe Grenze besteht, wurde bereits hervorgehoben. Man könnte sich also vorstellen, daß durch die Anpassung an bestimmte Wirte zunächst rein biologische Formen entstehen, und daß diese dann, weiter beeinflußt durch die Wirte, dazu übergehen, morphologische Unterschiede auszubilden. Durch einige neuere Erfahrungen über Schimmelpilze, die eine Beeinflussung der Formverhältnisse durch bestimmte Chemikalien möglich erscheinen lassen (*Haenicke*), würde der Gedanke,