

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Conidien als Homologa der Basidien.

### Ein Beitrag zur Lösung des Uredineenproblems.

Von

Heinrich Lohwag (Wien).

(Hierzu 16 Textfiguren und Tafel 14.)

Es gibt zunächst bald keinen größeren Unterschied als den zwischen einer Uredinee und einem höheren Basidiomyceten, z. B. einem *Coprinus*. Von letzterem sind an Fortpflanzungszellen fast nur die Basidiosporen bekannt. Bei einer vollständigen Uredinee unterscheidet man: 1. Die Basidiosporen (Sporidien), 2. Spermatien, 3. Aecidiosporen, 4. Uredosporen, 5. Teleutosporen. Aus letzteren tritt bei der Keimung ein vierzelliger Schlauch hervor, Promycel genannt, dessen jede Zelle eine Sporidie an einem Sterigma abschnürt. Daraus erkannte BREFELD, daß das Promycel einer Auriculariaceenbasidie homolog ist und die Sporidien nichts anderes als Basidiosporen sind. Mithin muß die Teleutospore eine junge oder unreife Basidie sein. Von den oben aufgezählten 5 Sporenformen der Uredineen sind somit 2 (die Teleutosporen und Sporidien) längst als ein Gemeingut aller Basidiomyceten erkannt. Natürlich mußte BREFELD schon aus den Basidienverhältnissen die Verwandtschaft der Uredineen mit den Auriculariaceen erkennen. Bei letzteren konnte nun A. MÖLLER (1895) ebenfalls „Spermatien“ nachweisen. Er sagt, daß „die Blutsverwandtschaft der Auriculariaceen und Uredinaceen bekräftigt wird durch das Vorkommen von winzigen, in ungeheurer Menge gebildeten, nicht keimfähigen Conidien bei *Saccoblastia ovispora*. Conidien genau wie diese sind die „Spermatien“ der Uredinaceen. Auch diese „Spermatien“ sind durch schleimige Gallerthüllen miteinander ver-

klebt, wie wir sie bei Auriculariaceen schon angetroffen haben“. Wir werden gleich sehen, daß diese Spermatien als Conidien des Einkernmycels angesehen werden und als solche auch von *Coprinus* bekannt sind.

Was die Aecidiosporen anlangt, welche als Conidien des Zweikernmycels zweikernig sind, so glaubt NEUHOFF (1924) „trotz der entgegenstehenden Bedenken (Bildungsweise und Kernübertritte) doch in ihnen Homologien zu den Fruchtkörperconidien der Tremellaceen und Dacryomycetaceen sehen zu dürfen. Es spricht dafür, fährt NEUHOFF fort, außer der gleichen Kernzahl und der ähnlichen reihenweisen Anlage bei *Dacryomyces* auch eine Bemerkung bei DIETEL, daß man einzelne Aecidiosporen auch häufig in den Teleutosporenlagern von *Uromyces scutellatus* (SCHRNK.) WINT. und *U. excavatus* (DC) LÉV. findet. Sie werden also hier bei tiefstehenden Uredineen noch in derselben Weise zwischen den Basidien (Teleutosporen) gebildet, wie wir das für die Diploidconidien der Gattung *Tremella* erwähnt haben.“

So bleiben also von den 5 Sporenformen der Uredineen nur die Uredosporen übrig. Von ihnen sagt NEUHOFF (l. c.): „Ein unzweifelhafter Neuerwerb sind die Uredosporen. Sie haben unter allen Basidiomyceten kein Homologon. Vielleicht aber darf man sie als Teleutosporenbildungen auffassen, in denen es nicht zur Vereinigung der Paarkerne kommt und die nur die vegetative Vermehrung verstärken“.

Aus verschiedenen Erscheinungen hatte ich den Schluß gezogen (1925, 2), daß eine Conidie homolog einer Basidie vor ihrer Kernverschmelzung ist. Andererseits war mir klar, daß bei der großen Verwandtschaft der Uredineen mit den Auriculariaceen nur durch das Studium der letzteren eine Lösung der Uredosporenfrage gelingen könne. In Verfolgung meines eben erwähnten Schlusses kam ich zu ganz überraschenden Ergebnissen, wodurch eine ungeahnte Fülle der verschiedensten rätselhaften Erscheinungen einer ganz einfachen und einheitlichen Lösung zugeführt wurde.

Da wir zum Verständnis aller Teilfragen den genauen Entwicklungsgang eines Basidiomyceten und seinen Hymenialbau kennen müssen, wollen wir mit der Schilderung eines *Coprinus* beginnen. Er eignet sich nicht nur wegen des außerordentlich regelmäßigen Baues seines Hymeniums und der bei ihm genau studierten Entwicklung dazu, sondern er zeigt uns auch deutlicher als manche Auriculariacee die Homologa aller 5 Sporenformen der Uredineen.

## Die Entwicklung von *Coprinus*.

Aus der einkernigen Basidiospore tritt ein Faden hervor, der durch Wachstum und Verzweigung ein Mycel bildet, dessen Zellen alle einkernig sind (Taf. 14 Fig. 1). Auf diesem Einkernmycel treten nach den Untersuchungen von BREFELD (1877) bei verschiedenen Coprini charakteristische Stäbchen-(Oidien-)fruktifikationen auf, die nach KNIEP (1913) einkernig sind. Die Stäbchen bestehen aus 2 einkernigen Zellen und werden am Ende von kurzen Trägern in Büscheln gebildet (Fig. A). Diese „Einkernconidien“ treten mithin am Einkernmycel nicht nur der Uredinaceen (hier Spermatien genannt) und der Auriculariaceen, sondern auch höherer Holobasidiomyceten auf.

Kommen nun zwei geschlechtsverschiedene Mycelfäden dieser einkernigen Mycelien zusammen, so bilden sich zwischen den Zellen Brücken, durch welche Kernübertritte statt-

Fig. A. Conidienbüschel (Stäbchenfruktifikation) nach KNIEP (1913) bei *Coprinus nycthemerus* FR. am Einkernmycel. Die Träger der Stäbchenbüschel sind oft ein wenig tonnenförmig angeschwollen. Die einkernigen Zellen bilden zu zweit ein Stäbchen.

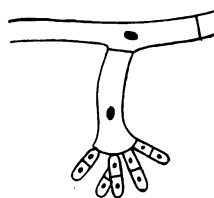


Fig. A.

finden, so daß Zweikernzellen entstehen. Die beiden Kerne dieser Zellen teilen sich immer conjugiert und ihre Tochterkerne werden durch die jetzt auftretenden Schnallen so verteilt, daß in jede neue Zelle zwei Kerne verschiedener Abkunft gelangen. Die conjugierte Teilung der Kernpaare und die Schnallenbildung dauert fort bis zur Basidie, wo endlich eine Verschmelzung der beiden Kerne zu dem großen Basidienkern erfolgt. WERNER LEHFELDT (1923) sagt: „Es hat den Anschein, als wenn bei weitem die Mehrzahl der höheren Basidiomyceten, die nach dieser Richtung hin untersucht wurden, sich ähnlich wie *Typhula erythropus* verhält, d. h. es anastomosieren zwei geschlechts-differente Einspormycelien miteinander; es folgen Kernübertritte und Kernumlagerungen über mehrere Zellen hinweg unter Auflösung und späterer Neubildung von Querwänden, bis schließlich, mehr oder minder von der Anastomose entfernt, ein Paar von Kernen verschiedener Herkunft zwischen sich die erste Schnalle anlegt oder die Schnallenbildung an mehreren Orten gleichzeitig einsetzt, weil sich Paare geschlechtsdifferenter Kerne an mehr als einem Punkte zusammengefunden haben.“

Der *Corticium serum*-Typus, bei dem Anastomosen zwischen

Einzellmycelien auftreten und sofortige Schnallenbildung im Gefolge haben, scheint bei weitem seltener zu sein.

Zum Schluß sei ein Fall erwähnt, den auch BENSAUDE erwägt und an dessen Möglichkeit zuvor schon KNIEP gedacht hatte; ich halte es für wahrscheinlich, daß der Umschlag eines Einkernmycels zur Zweikernigkeit und Schnallenbildung infolge von Verschmelzung mit einer Oidie anderen Geschlechts eintreten kann. Oidien scheinen nur im Einspormycel vorzukommen.“

Für unsere weiteren Darlegungen ist also kurz zu merken, daß aus den Einkernmycelien durch Anastomosenbildung und Kernübertritte eventuell auch durch Verschmelzung mit einer Oidie (Einkernconidie) Paarkernmycelien hervorgehen. Dieses Paarkernmycel und das ganze Paarkernstadium kann natürlich Conidien hervorbringen, die zweikernig sind, also Diploidconidien. Der Ort, an welchem diese gebildet werden, kann bei den verschiedenen Basidiomyceten sehr verschieden sein.

An einer Stelle dieses Paarkernmycels geht nun durch reichliche Verzweigung ein kleiner Fadenknäuel hervor: es ist die Anlage des Fruchtkörpers. Nach den Untersuchungen BREFELD's (1877) geht die weitere Entwicklung des Fruchtkörpers bei *Coprinus stercorearius* folgendermaßen vor sich. Der erste Knäuel besteht aus einem festeren Kern, der Stielanlage, und einer Hülle, der Stielvolva. An der Spitze dieser Stielanlage erfolgt eine intensive Neubildung von Hyphen, aus welchen der Hut hervorgeht. Die Kuppelform kommt dadurch zustande, daß die seitlichen Hyphenverzweigungen immer reichlicher nach der unteren und inneren (gegen den Stiel gerichteten) Seite erfolgen. Endlich stellen sich die nach unten wachsenden Hyphenäste parallel nebeneinander und bilden die marginale Wachstumszone, welche die Verlängerung des Hutes über den Stiel abwärts vermittelt. Von der Hutkuppel laufen nach außen Hyphen, welche die Hutvolva bilden. Auch der Hutrand differenziert sich erst ein Stück hinter den Spitzen der Hutrandhyphen. Diese dem Hutrand entstammende, die Grundlage des Ringes bildende Partie nenne ich Hutrandvolva. Endlich erfolgt auch die Anlage der Lamellen oder vielmehr der von der Palisade (Hymeniumanlage) überkleideten, ebenen Hutunterseite etwas hinter den Enden der zuerst vorhandenen Hyphen der Hutunterseite. Diese Hüllhyphen nenne ich Hutunterseitenvolva. Sie kann zusammen mit der Stielvolva bei manchen Hutpilzen so reichlich sein, daß eine deutliche Ringhöhle vor der Entstehung der Lamellen nicht zur Erscheinung kommt. Die Lamellen wölben sich vor, ihre



Tramaelemente, die wesensgleich mit der Huttrama sind, gliedern seitlich Zellen ab, die anschwellen und zur Palisade, der Anlage des Hymeniums, werden. Auch die Enden der Trama an der Lamellenschneide schwellen beim Einstellen des Wachstums an und erscheinen dann als Grenzhare oder Randcystiden. Die reichliche Häufung der Cystiden an den Enden der Hymenophore ist auf dasselbe zurückzuführen. Das Anschwellen der zweikernigen Tramazellen tritt auch an anderen Stellen sehr häufig in Erscheinung, so daß aus den Hyphen Kugelketten werden. Auch bei den Hutrandhyphen kann es erfolgen und an diesen Stellen die Trennung des durch die Hutrandhyphen gebildeten Ringes vom definitiven Hutrand vorbereiten, wie auch bei *Lycoperdon* oder *Geaster* die apikale Öffnung der Endoperidie, welche tramaler Abstammung ist, durch Lockerung und Anschwellen der Zellen des Geflechts geschieht.

Was die Hutvolva anlangt, so hören nach BREFELD (1877) ihre Hyphen und deren Zweige auf, in die Länge zu wachsen, sie schwellen rosenkranzförmig auf an den Stellen eingeschnürt, wo die Querscheidewände der Hyphen sitzen. Endlich blähen sie sich zu großen Kugeln auf, die sich ablösen und durch neue ersetzt werden. Diesen freien Kugeln folgen nach innen noch lose verbundene, kugelige Zellen, hieran schließen Fäden mit rosenkranzähnlichen Auftreibungen, welche kleiner werdend in normale Hyphen übergehen und sich in die Oberfläche des Hutes fortsetzen (vgl. Taf. 14 Fig. 1). Werden diese Ketten abgewischt, so bilden sie sich von neuem. Infolge der palisadenartigen Anordnung der Hyphen zerklüftet die Hutvolva radial und zerfällt in die turmartigen Häufchen. Die Volva verliert erst dadurch die Verbindung mit dem Hute, daß in der Gegend der Oberfläche des eigentlichen Hutes 2—3 Zellagen ihre Membranen verdicken. Ganz ähnlich werden bei *Amanita* diese Huthaarketten durch eine Lage verquellender Hyphen als Volva abgetrennt.

Wie oben erwähnt, haben diese Huthaare eine palisadenartige Anordnung, was zusammen mit ihrer Tramaherkunft an ein Hymenium erinnert. Es ist diese Erscheinung sozusagen die letzte Erinnerung daran, daß ursprünglich die ganze Hutfläche mit einem Hymenium bedeckt war. Heute ist dieses bei den meisten Hutzpilzen auf die Hutunterseite beschränkt, während die Oberseite ganz steril ist oder eine sterile Hymenialpalisade trägt. Die Elemente derselben werden wiederholt als Cystiden oder Paraphysen ähnlich bezeichnet, so von WALKER (1919) bei *Pluteus admirabilis*, von

BUCHOLTZ (1901) bei *Elasmomyces Krjukowensis*, von CAVARA (1897) bei *Elasmomyces Mattirolianus* usw.

Die Bildung von Conidien auf der Hutoberseite ist von mehreren höheren Basidiomyceten, wie Polyporaceen und Boletaceen bekannt. Die Entstehung der einzelnen Glieder der Kugelketten erfolgt nach obiger Beschreibung genau so wie die der einzelnen Conidien in Conidienketten. Es sind also die Volvakugelketten den Conidienketten homolog. Daran ändert nichts die Tatsache, daß die Glieder der letzteren keimfähig sind und neue Individuen hervorbringen können, während die Kugeln der ersteren steril sind. Denn beide Bildungen sind auf dasselbe zurückzuführen, nämlich Aufschwellen von peripheren Tramaelementen und eigentlich ist jede Tramazelle als zweikernige Zelle befähigt, ein neues Individuum hervorzubringen. Bei parasitischen Hutpilzen wie *Nyctalis parasitica* zerfällt auch tatsächlich die ganze Lamellentrama in Chlamydosporen, die ja ganz dasselbe sind wie die Glieder der Conidienketten. Auch der Umstand, daß die Kugelzellen der Volva, wie KNIEP nachgewiesen hat, oft mehrere Kernpaare enthalten, spricht nicht gegen unsere Ansicht, wie die späteren Ausführungen klar zeigen sollen. Endlich könnte noch als Einwand vorgebracht werden, daß auch die Volva von *Lycoperdon* ganz denselben Aufbau mit derselben Zerklüftungsart aufweist und daß doch dort von einem Hute und mithin einer sterilen Hymenialpalisade nicht die Rede sein könne. Nun ist hier nach meinen Darlegungen (1924, 3) ein feinkoralloider Fruchtkörper vorhanden, der durch ein kappenförmiges, peripheres Bildungsgeflecht vergrößert wird. Dieses erzeugt nach innen zu fortwährend Trama und Hymenium (also kurz Tramaelemente), indem es die feinen Fruchtkörperzweige verlängert, nach außen gibt es radial gestellte Hyphen ab, die in ihrer Form genau den Kugelketten der *Coprinus*-Volva gleichen. Es sind auch hier wieder tramale Elemente, welche die Kugelketten erzeugen. Was an einer sterilen Hutoberfläche möglich war, muß umso verständlicher an den Enden wachsender Hymenophore sein. Schließlich sei nur kurz erwähnt, daß nach meiner Auffassung (1924, 3 u. 1925, 2) die hütigen Pilze aus den koralloiden hervorgegangen sind, was sich noch heute in allen Hymenophorformen (Stoppeln, Röhren, Blättern) ausprägt.

Wir können also mit Recht sagen, daß oft in steril gewordenen Hymeniallegenden Kugelketten auftreten.

Andererseits kennen wir wieder Fälle, wo wahrhafte Hymenialelemente zu solchen Kugelketten auswachsen. Hierher gehören die

von HOEHNEL und LITSCHAUER (1907) bei *Peniophora Aegerita* festgestellten Hymenialbulbillen, die bis dahin als ein eigentlicher Pilz, *Aegerita candida*, angesehen wurden. HOEHNEL schreibt, daß die *Aegerita candida* aus sterilen abnorm entwickelten und verlängerten und miteinander zu kugeligen Gebilden verwachsenen Basidien samt Tragzellen der *Peniophora* besteht (vgl. auch ENGLER u. PRANTL, 1900, Bd. I, 1<sup>\*\*</sup>, Fig. 258 A u. B).

Auch die pseudoparenchymatischen Partien der Peridie vieler Gastromyceten, wozu auch das Receptaculum der Phalloideen gehört (LOHWAG 1924, 1, 3 u. 1925, 1, 2) ist auf denselben Vorgang zurückzuführen. Stößt eine Hymenialanlage (Palisade) gegen ein lockeres Geflecht, so wachsen die Palisadenelemente in dieses Geflecht aus, ihre Zellen schwellen an, füllen die Lücken dieses Geflechts aus und es entsteht auf diese Weise ein festes pseudoparenchymatisches Geflecht. Weil die Kugelketten von *Coprinus*, *Lycoperdon* usw. ins Freie vorstoßen, können sie sich nicht zu einem festen Geflecht zusammenschließen. Denn die palisadenartige Anordnung der Bildungshyphen läßt nur eine radiale Wachstumsrichtung zu. Liegt aber ein lückenreiches Geflecht vor der Palisade, so werden die zum Auswachsen angeregten Palisadenzellen nicht nur von der geraden Richtung abgelenkt, sondern es wird durch ihr Anschwellen und die zwischen ihnen eingeklemmten Hyphen des anderen Geflechts ein fester Zusammenhalt eingeleitet.

Ganz anderer Entstehung sind die kleinzelligen Pseudoparenchyme, wie sie z. B. oft vom Subhymenium dargestellt werden. Hier ist es die durch die reichliche Verzweigung der Tramahyphen bedingte innige Verflechtung sehr kurzer Zellen, welche diese Erscheinung hervorruft.

Auf das blasige Aufschwellen der Tramazellen sind auch die Knäuelfruchtkörper zurückzuführen, die ZATTLER (1924) in Kulturen von *Schizophyllum commune* erhielt. Er schreibt: „Diese seltsamen Knäuelgebilde streuen, wie man sich leicht überzeugen kann, Sporen und zwar reichlich, wenn auch nicht in solchen Mengen wie gut entwickelte Normalfruchtkörper. Auf Schnitten sieht man, daß sie aus einer dichten Hyphenverflechtung bestehen, die pseudoparenchymatisch ist. Gegen die Oberfläche richten sich die Hyphen ziemlich parallel. Viele, aber lange nicht alle dieser Hyphen tragen am Ende eine typische viersporige Basidie.“

Ich habe diese vielen und verschiedenen Orts auftretenden Fälle erwähnt, um recht deutlich vor Augen zu führen, daß im Zweikernstadium das Anschwellen der Zellen eine außerordentlich häufige

und weit verbreitete Erscheinung ist. Sie führt teils zu Conidien, teils zu eigentümlichen Volvabildungen, teils zu Trennungsgeweben, teils zu pseudoparenchymatischen Peridienpartien. Es ist uns daher schon jetzt klar, daß auch die Möglichkeit gegeben ist, daß wie in sterilen Hymenialpartien Conidien, so auch in fertilen aus jeder aufgeblähten Zelle eines Tramafadens eine Basidie hervorgeht, wie es uns besonders auffällig *Sirobasidium* unter den Tremellineae vor Augen führt. Ist es da eine einzig dastehende Erscheinung, wenn bei *Puccinia* 2 Basidien (Teleutosporen), bei *Phragmidium* mehrere, ja bei *Phragmidium carbonarium* 12—20 Basidien in Perlschnur ähnlichen Ketten gebildet werden, die wie die Conidienketten in basipetaler Richtung an Größe abnehmen?

Der Vergleich aller dieser Bildungen miteinander wird jetzt noch zumindest sehr gewagt erscheinen, später aber mit einem Schlag als richtig erkannt werden.

### Der Entwicklungsgang einer Uredinee.

Aus den einkernigen Sporidien, also den Basidiosporen, geht ein Einkernmycel hervor, welches Einkernconidien, nämlich die Spermarien, erzeugt, eine, wie wir gesehen haben, auch bei höheren Basidiomyceten auftretende Bildung. Der Unterschied ist der, daß bei den Uredineen diese Einkernconidien in eigenen Behältern (Pycniden, Spermogonien) gebildet werden, doch ist die Formgestaltung sehr einfach: von allen Seiten zusammenneigende Träger und Bildner der Spermarien, an der Öffnung des Behälters eventuell ein Saum steriler Hyphen als Mündungsparaphysen.

Da diese Spermarien „Einkernconidien“ sind, müssen sie immer vor den übrigen Sporenformen auftreten, da sowohl Aecidio- wie Uredo- und Teleutosporen zweikernig sind. Auch hier geht aus den Einkernmycelien durch Kernübertritte das Zweikernmycel hervor, wobei es ebenfalls zu keiner Kernverschmelzung sondern nur zu einem Kernpaar kommt, das sich von nun ab conjugiert teilt. Daher tritt in allen weiteren Conidien ein Kernpaar auf; sie sind also Diploidconidien. In der Teleutospore endlich erfolgt die Verschmelzung des Paarkernes zu einem großen Kern. Bei der Keimung tritt aus der Teleutospore ein Schlauch hervor, Promycel genannt, welcher nach Eintritt der durch Reduktionsteilung entstandenen 4 Kerne durch Querwände in 4 Zellen geteilt wird, deren jede an einem hervorsprossenden Sterigma eine Spore abschnürt. Die Teleutospore mit ihrem Promycel stellt also eine Phragmobasidie dar und wir haben mithin im wesentlichen dasselbe wie bei *Coprinus*: Ein-

kernconidien, Zweikernconidien (Aecidiosporen und Uredosporen), endlich Basidien, die 4 Sporen bilden.

Ich möchte schon jetzt darauf hinweisen, daß sich bei der Ähnlichkeit der Teleutospore mit der Uredospore, bei dem unzweifelhaften Basidiencharakter der ersteren und dem Conidiencharakter der letzteren, mit Wucht der Gedanke aufdrängen muß, ob nicht eine junge (d. h. noch nicht mit Promycel versehene) Basidie einer Conidie homolog ist. Schon BREFELD (1889) hat bei anderen Pilzen etwas Ähnliches gesehen und die Basidie aus dem Conidienträger abgeleitet. Er stellte die Behauptung auf, daß sich die Basidie mit ihrer bestimmteren Form und Sporenzahl aus dem in Form, Größe und Sporenzahl stark veränderlichen Conidienträger durch Konstantwerden dieser Eigenschaften entwickelt hat. Heute erscheint uns dies unmöglich, da doch in der Basidie allein die ungeheuer wichtige Kernverschmelzung stattfindet, von der im Conidienträger nichts angedeutet ist. Wir werden sehr bald sehen, daß einerseits trotz dieser verschiedenen Kernverhältnisse die Basidie in den einen Fällen einer Conidie, in den anderen einem Conidienträger homolog ist und daß sich andererseits die Basidie nicht, wie BREFELD meint, aus dem Conidienträger entwickelt hat. Ja es wird sich zeigen, daß BREFELD ganz Falsches miteinander homologisiert hat. Vorher müssen wir jedoch noch anderes klarstellen.

### Hypo- und Epibasidie.

Führen wir uns noch einmal eine gekeimte Teleutospore vor Augen, so haben wir hier einen dicken unteren Teil (die Teleutospore selbst) und einen schmalen, oberen Teil (das Promycel). Dieselben Verhältnisse fand NEUHOFF l. c. bei den meisten Auriculariaceen: er bezeichnete nun den bauchigen Teil, in welchem die Kernverschmelzung vor sich geht, als Hypobasidie und den schmäleren oberen Teil, in welchem die Reduktionsteilung erfolgt als Epibasidie. Es ist also nicht, wie die einen meinten, das Promycel der Basidie, auch nicht wie andere sich ausdrückten, die Teleutospore selbst der Basidie homolog, sondern die Hypo- und Epibasidie zusammen sind erst die Basidie und sind als solche bei den Auriculariaceen bereits deutlich entwickelt. Für das Verständnis meiner weiteren Ausführungen möchte ich zu NEUHOFF's klaren Darstellungen eines hinzufügen. Zuerst ist nur die Hypobasidie da, später tritt aus der Hypobasidie die Epibasidie hervor, endlich wird durch Entleerung des Inhaltes der Hypobasidie in die Epibasidie die erstere immer

undeutlicher. Die Hypobasidie ist mithin eine junge Basidie. Und wie zunächst eine Hypobasidie (Teleutospore), ähnlicher einer Conidie als einer Vollbasidie (Teleutospore und Pro-mycel) ist, so ist auch bei den Holobasidiomyceten z. B. einem *Coprinus* die junge Basidie ähnlicher einer Conidie als einer Vollbasidie, nämlich einer Basidie mit Sterigmen und Sporen. Eine Basidie durchläuft also mehrere Stadien: Zuerst tritt eine Anschwellung der Zelle und ihrer Kerne ein, wodurch sie sich von ihrer Fußzelle unterscheidet, hierauf erfolgt die Kernverschmelzung unter weiterer Aufblähung der Zelle und Hervortreten der Epibasidie. In dieser vollzieht sich die Reduktionsteilung, dann Querwandbildung, und schließlich treiben die Zellen lange Sterigmen, deren Enden zu Sporen anschwellen, in welche die Kerne hineinwandern.

Bei den Tremellaceae sind diese Vorgänge nicht so räumlich getrennt. Hier erfolgt auch die Reduktionsteilung in der Hypobasidie und die Kerne treten dann in die 4 Epibasidien ein, die an ihrem Ende die dünnen Sterigmen und Sporen ausbilden.

Noch weniger deutlich sind die einzelnen Stadien der Basidienentwicklung bei den Holobasidiomyceten ausgeprägt. Hier spielen sich die ersten Vorgänge in einer einfach anschwellenden Zelle ab und erst mit dem Hervortreten der Sterigmen mit den Sporen erhält sie ihr charakteristisches Aussehen. Wenn aber die Basidie in irgendeinem Punkt ihrer Entwicklung stecken bleibt, werden wir sie doch als Basidie oder deren Jugendzustand ansehen müssen. So kann z. B. die Einwanderung der Kerne in die Sporen unterbleiben, oder es kann nur zur Ausbildung von Sterigmen kommen oder es fehlt auch das und es tritt nur Kernverschmelzung ein oder endlich auch diese bleibt aus und es tritt nur eine Aufblähung einer Zelle ein, die genau an jener Stelle sitzt, wo sich sonst eine typische Basidie befindet. Wenn diese Zelle abfiel, hieße sie Conidie. Mit dieser Bezeichnung bringt man aber die Anlage zu einer Basidie mit etwas ganz anderem, nämlich den „Einkernconidien“, in Beziehung. Den Beweis dafür, daß junge Basidien abfallen, werde ich später erbringen. Ich mußte nur hier anlässlich der Bezeichnung „Hypo- und Epibasidie“ meinen Standpunkt klarstellen, da NEUHOF zur Begründung dieser Bezeichnung folgendes anführt:

„In der Basidie erfolgt vor Bildung der Sporen Verschmelzung der beiden Kerne (WETTSTEIN, 2. ed. p. 193). Durch diesen Satz, der heute allgemein anerkannt sein dürfte, hat die Zytologie ein sicheres Kriterium für die Basidie geschaffen: Dasjenige Organ, in

dem die Karyogamie stattfindet, hat die Bezeichnung Basidie zu führen, gleichgültig, wieviel Sporen von diesem Organ abgegliedert werden. Dadurch ist die Anschauung BREFELD's, daß die Basidie sich aus einem Conidienträger durch Konstantwerden der Sporenzahl entwickelt habe, endgültig erledigt und die ältere Ansicht DE BARY's von der Homologie von Askus und Basidie wieder hergestellt worden.“

Gewiß ist auch nach meiner Auffassung die Herleitung der Basidie vom Conidienträger unhaltbar, wohl aber umgekehrt die des Conidienträgers bzw. der Conidie von der Basidie zweifellos richtig. Richtig ist, daß, wo Kernverschmelzung stattfindet, sicher eine Basidie vorliegt. Unhaltbar jedoch ist, daß überall dort, wo keine Kernverschmelzung eintritt, kein Basidiengebilde vorliegt. Wir kennen doch heute z. B. mehrere Fälle von typisch einkernigen Basidien, in denen also sicher keine Kernverschmelzung eintreten kann, und trotzdem müssen wir dieses Organ als eine richtige Basidie ansprechen, wie ja doch auch eine unbefruchtete Eizelle eine Eizelle bleibt.

Da nun in der Hypobasidie die Kernverschmelzung stattfindet, ist NEUHOFF vollständig berechtigt, wenn er sie zur Basidie rechnet und nicht „als ein Anhangsorgan betrachtet, das lediglich den Zweck habe, die Stoffe für den Aufbau der „Basidie“ bereitzustellen (A. MÖLLER)“.

Andererseits muß mir zugegeben werden, daß dieses Organ auch dann eine Hypobasidie bleibt, wenn sie keine Epibasidie austreibt. Ferner ist doch der Fall als möglich anzusehen, daß auch die Kernverschmelzung unterbleibt, indem die Entwicklung, die bis zu diesem Moment normal verlaufen war, aus gewissen Umständen abbricht, wie ja alle anderen oben erwähnten abnormen Erscheinungen an der Basidie vorkommen.

### Der Kernübertritt bei den Uredineen.

Solange nur für die Uredineen durch BLACKMAN und CHRISTMAN die Entstehung der Paarkernigkeit durch Kernübertritte genau bekannt war und die Untersuchungen KNIPE's über die geschlechtsverschiedenen Einspormycelien bei höheren Basidiomyceten noch fehlten, konnte man tatsächlich der Meinung sein, daß nur den Uredineen noch Reste der Sexualität zukommen. Die von CHRISTMAN bei *Phragmidium speciosum* festgestellte Bildungsweise der Aecidiosporen veranlaßte LOTSY (1907), die Erscheinungen mit denen bei

Florideen zu homologisieren. Da für unsere späteren Darstellungen die Kenntnis der Vorgänge bei der Bildung des Paarkernes von Wichtigkeit ist, wollen wir uns einige Fälle genauer betrachten.

Bei *Phragmidium speciosum* schneiden zwei nebeneinander und parallel vorwärts wachsende Einkernhyphen an ihrer Spitze eine kleine Zelle ab, welche Lotsy für eine rudimentäre Trichogyne hält, während die darunter liegende Zelle nach ihm das Oogonium ist.

Die Trichogynen degenerieren und die Oogonien copulieren. Hierbei tritt jedoch keine Kernverschmelzung ein, sondern durch Verschwinden der trennenden Wände vereinigen sich die beiden Oogoniumzellen zu einer, wobei die Kerne zu einem Paarkern zusammentreten. Die beiden Kerne teilen sich conjugiert, der Scheitel des Zygo-Oogoniums verlängert sich, in diese Verlängerung tritt das eine Tochterkernpaar ein, während das andere in das Oogon zurücktritt. Der obere Teil wird nun durch eine Querwand von den Tragfäden abgetrennt; diese erste Zweikernzelle stellt die Aecidiosporenmutterzelle dar, die durch eine weitere Querteilung in eine Aecidiospore und eine rudimentäre Zelle (Interkalarzelle) zerfällt. Dieser Vorgang wiederholt sich und so bildet jedes Oogoniumpaar eine aus Aecidiosporen und interkalaren Zellen bestehende Kette.

Lotsy sieht also hier ein deutliches Oogonium mit rudimentärer Trichogyne und in den Spermatien wegen ihres großen und dichten Kerns zweifellos männliche Zellen, die bei einer hypothetischen Urform sich an die Trichogyne angeheftet haben mußten, jetzt aber funktionslos geworden sind. Mit der Besprechung der folgenden Fälle wird es sofort klar, daß zumindest die Trichogyne eine durch gar nichts gerechtfertigte Annahme ist, wie übrigens auch dieser erste Fall schon zeigt. Wenn wir in den anderen Fällen keine Trichogyne sehen, muß da nicht auffallen, daß sich dieses Organ von den Florideen bis zu *Phragmidium* — gewiß ein weiter Weg — erhalten haben soll, während es innerhalb der Uredineen ganz verschwindet?

„Wir haben es, sagt Lotsy, hier also mit einem Fall von weiblicher Befruchtung zu tun, da zwei Oogonien zusammen copulieren. Da das Oogon auf der X-Generation gebildet wird, besteht kein fundamentaler Unterschied zwischen dem Oogonkern und einem Kern der vegetativen Mycelzellen. Man könnte sich also a priori noch zwei Weisen vorstellen, in welchen das gleiche Resultat erreicht werden könnte, nämlich durch Copulation eines Oogons mit einer vegetativen Zelle und durch Copulation zweier vegetativen Zellen. Beide Fälle sind in der Tat realisiert.“ Ersterer wurde



von BLACKMAN bei *Phragmidium violaceum* beschrieben, indem hier in das eine Oogon ein Kern eintritt, der aus der unter dem anderen Oogon liegenden vegetativen Zelle stammt. Der andere Fall wurde von BLACKMAN und FRASER bei *Uromyces Poae* gefunden: „Die Einkernhyphen auf *Ficaria* bilden funktionslose Spermatien auf der Oberseite und eine Masse verwebter Hyphen direkt unter der Epidermis der Unterseite des Blattes. Diese Hyphenmasse differenziert sich in einen unteren aus uninucleären Zellen und einen oberen, aus großen und fast leeren Zellen bestehenden Teil. Es treten im unteren Teil immer mehr binucleäre Zellen auf, die sich zu einer Aecidiosporen und interkalare Zellen bildenden Schicht arrangieren.“

Während BLACKMAN überzeugt ist, daß es sich hier um Oogonien handelt, die durch Kopulation mit einer vegetativen Zelle zweikernig werden, meint LOTSY, daß hier eine weitere Reduktion stattgefunden hat und nur zwei vegetative Zellen miteinander kopulieren. Trichogyne wurden nicht festgestellt.

Bei *Puccinia Poarum* endlich wurde von BLACKMAN das Entstehen von Aecidiosporen sowohl nach der eben geschilderten Weise wie durch Copulation zweier vegetativer Zellen nachgewiesen.

Wenn wir diese Verhältnisse mit denen von KNIEP bei den Basidiomyceten gefundenen vergleichen, so muß man zu der Überzeugung kommen, daß es sich hier um ganz dasselbe handelt. Es finden Kernübertritte zwischen eng aneinander liegenden Einkernhyphen statt und es entsteht auf diese Weise das Zweikernstadium, das über kurz oder lang in Sporen zerfällt; bei *Phragmidium speciosum* wird sofort die erste Zweikernzelle zur Spore, was nur einen unter allen denkbaren Fällen darstellt.

Wenn die Verhältnisse bei allen Uredineen so lägen wie bei *Phragmidium speciosum* könnte man an eine besondere Stellung der Uredineen denken, auch wenn man die Homologisierung mit Oogonium und Trichogyne ablehnt. So aber wird man diese gegenüber den anderen Fällen etwas kompliziert erscheinende Bildungsweise bei *Phr. spec.* als eine Folge des parallelen Hinaufwachsens der Mycelfäden ansehen müssen, wobei die beiden obersten Zellen infolge ihrer exponierten Lage zu Schutzzellen reduziert wurden.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Etwas Ähnliches gibt DODJE bei *Gymnosporangium* an: „Die unmittelbar unter der Epidermis oder Korkschicht des Wirtes liegenden Endzellen der jungen teleutosporenbildenden Zellreihen vergrößern sich und werden plasmaleer; sie stellen eine Art Pufferzellen zur Abhebung der bedeckenden Gewebeschicht der Nährpflanze dar. Die Teleutospore selber entsteht dann aus der nächstfolgenden Zelle, welche sich in die Pufferzelle vorwölbt und sie durchwächst.“

Die Zwischenzellen bei den Aecidiosporen hält BREFELD, was bei dieser Ge-

„Das Aneinanderlegen und Verschmelzen der beiden fertilen Fäden scheint uns, sagt NIENBURG (Pilze und Flechten), vielmehr an die Verhältnisse bei den Zygomyceten und manchen einfachen Askomyceten zu erinnern, wo sich auch zwei ganz gleich gestaltete Zellen aneinanderlegen und miteinander verschmelzen.“

Aus dem Gesagten geht hervor, daß wir es bei den Aecidiosporen tatsächlich, wie NEUHOFF meint, mit nichts anderem als Diploidconidien zu tun haben. Ich setze noch hinzu, daß sie den Zellen der Volvakugelketten höherer Basidiomyceten homolog sind, was freilich erst später deutlich werden wird.

Somit bleiben von den 5 verschiedenen Sporen der Uredineen nur mehr die Uredosporen übrig, die von allen Autoren und auch zuletzt noch von NEUHOFF für eine Neuerwerbung unzweifelhafter Art angesehen werden. Um deren Homologa aufzudecken, muß ich auf die Hymenialverhältnisse der höheren Basidiomyceten näher eingehen.

### Das Hymenium der höheren Basidiomyceten.

Wir haben eingangs kurz erwähnt, daß die Tramahyphen seitlich Zellen abgliedern, die etwas anschwellen. Diese Zellen ordnen sich parallel zu einer „Palisadenlage“ an, welche die Anlage des Hymeniums darstellt. Bei genauerer Untersuchung stellte sich nun heraus, daß sich das Hymenium der Basidiomyceten aus Basidienbüschel zusammensetzt, welche, soweit meine Erfahrung reicht, überall sympodialen Aufbaues sind. D. h. die erst entstandene Basidie gibt aus ihrer Fußzelle eine neue Basidie samt Fußzelle ab, aus letzterer sproßt wieder eine Basidie mit Fußzelle, aus letzterer geht wieder dasselbe hervor usw. Bei diesem Aufbau ist es klar, daß in jedem Büschel verschieden alte Basidien vorkommen. Die jüngsten, noch unreifen Basidien erscheinen uns bei Pilzen mit lang andauernder Sporenbildung als Paraphysen, da die Elemente, die keine Sporen tragen und sonst in Form und Größe den Basidien nahe stehen, als Paraphysen bezeichnet werden. Bei den Coprini, bei denen die Basidien nur ganz kurze Zeit Sporen bilden, müssen die Paraphysen steckengebliebene junge Basidien sein. MAIRE (1902) nennt sie „avortées“-Basidien. Wenn er darunter fehlgeschlagene versteht, bin ich einverstanden, wenn er sie aber für Frühgeburten hält, dann nicht, denn sie stellen wie bei allen anderen Pilzen „Spätgeburten“ dar, d. h. später geborene als die von uns als Basidien erkennbaren Zellen. Gerade das Hymenium legenheit erwähnt sei, für dasselbe wie die Begrenzungszellen bei *Mucor racemosus* oder *Nyctalis parasitica*.

eines *Coprinus* mit seiner außerordentlich großen Gesetzmäßigkeit beweist uns dies. Aus den in allen Büchern dargestellten Flächenansichten eines *Coprinus*-Hymeniums ist bekannt, daß die Basidien in gleichen Abständen voneinander stehen und daß um sie herum die Paraphysen in regelmäßiger Weise angeordnet sind. Ebenso ist bekannt, daß bei Cystiden führenden *Coprini* die Cystiden die Stellen des Maschennetzes einnehmen, an denen sonst nur Basidien

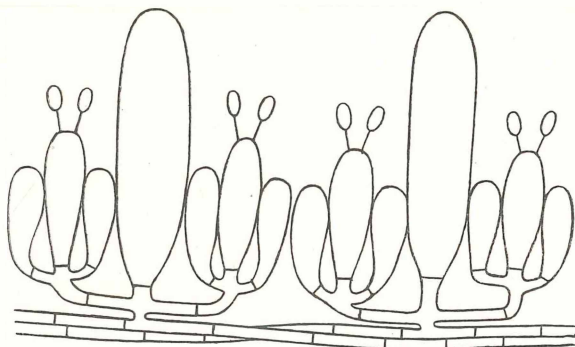


Fig. B.

Schema eines *Coprinus*-Hymeniums mit Cystiden. Konstruiert auf Grund der bekannten Tatsache, daß sich das Hymenium der Basidiomyceten aus Büscheln zusammensetzt und daß diese Büschel, soweit sie untersucht sind, sympodial aufgebaut sind. Tatsächlich erklärt sich dadurch die regelmäßige Stellung der Basidien und Paraphysen und die Erscheinung, daß die Cystiden bei *Coprini* dort stehen, wo sich sonst Basidien befinden. Es sind zwei sympodial gebaute Büschel gezeichnet. Die Cystide ist in jedem die erste Endzelle, aus deren Fußzelle sich rechts und links Äste abzweigen, die zu Basidien werden, aus deren Fußzellen als jüngste Glieder die Paraphysen hervorgehen. In der Mitte des Bildes stoßen zwei Paraphysen aneinander, was gewöhnlich in der Wirklichkeit nicht der Fall ist, doch muß man bedenken, daß sich die Paraphysen des einen Büschels zwischen die des anderen schieben, so daß die beiden Paraphysen im Bilde eigentlich übereinander zu liegen kämen. Die Verzweigungsäste der Büschel machen das aus, was man als Subhymenium bezeichnet. In der Figur wurden der Deutlichkeit halber nur wenige der tatsächlich auftretenden Wände des Subhymeniums eingezeichnet.

stehen. Schon das mußte frühzeitig zu der Annahme führen, daß die Cystiden Homologa der Basidien sind. Konstruieren wir uns nun ein aus sympodial aufgebauten Basidienbüscheln bestehendes Hymenium, so erhalten wir das in Fig. B dargestellte Schemabild: Jedes Büschel besteht aus einer zuerst entstandenen Zelle, der großen Cystide; aus deren Fußzelle sind rechts und links zwei Schläuche herausgesproßt, die zu Basidien werden; aus deren Fußzelle entspringen wieder seitlich Schläuche, die zu den Para-

physen werden. Der sympodiale Aufbau erklärt uns 1. daß die Cystiden an der Stelle stehen, wo sich sonst die Basidien befinden; 2. daß die Basidien aller Büschel gleichzeitig reif sind; 3. daß zwischen den Basidien die Paraphysen stehen (die in der Mitte nebeneinander stehenden Paraphysen müssen übereinander liegend gedacht werden, da sich ja die Paraphysen des einen Büschels zwischen die des anderen schieben); 4. daß bei Vorhandensein zahlreicher Trama-fäden ein Hymenium, d. h. eine geschlossene Lage untereinander paralleler und auf die Trama-fäden normaler Schläuche — zustande kommen muß; 5. daß bei armfädiger Tramalage kein geschlossenes Hymenium zustande kommen kann, sondern nur locker stehende Basidienbüschel oder -knäuel, wie wir es bei gewissen Corticieen und den Plectobasidiineae unter den Gastromyceten finden. Tatsächlich kommen bei letzteren niemals kräftige Hymenophore,

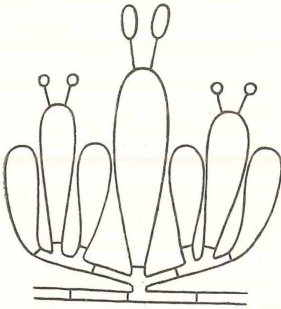


Fig. C.

sondern nur schwache „Tramaadern“ vor. Bei fest gefügten Hymenophoren können die einzelnen Trama-fäden nur nach der

Fig. C. Basidienbüschel eines *Coprinus* mit frühreifen und spätreifen Basidien nach demselben sympodiale Aufbau konstruiert. Es ist daraus sofort ersichtlich, daß, wie ich behaupte, aus den frühreifen Basidien die Cystiden der Coprini hervorgegangen sind.

freien Außenseite hin Basidienbüschel bilden und diese setzen dann das Hymenium zusammen. Der scheinbar so große Unterschied zwischen Eugastromyceten und Plectobasidiineae klärt sich so ganz einfach auf (LOHWAG 1925, 1, 2).

BULLER (1915) hat nun bei *Coprinus sterquilinus* u. a. zweierlei Basidien festgestellt: lange, frühreife und kurze, spätreife. Diese Erscheinung und die regelmäßige Verteilung der beiden Basidienarten ist wieder ohne weiteres aus dem sympodiale Aufbau der Basidienbüschel klar, wie es Fig. C schematisch darstellt. Diese frühreifen und langen Basidien sind aber nach meiner Meinung zweifellos die Vorläufer der Cystiden. Denken wir uns diese Basidien stark verlängert, so erhalten wir ein Büschel von Fig. B. Daß solche Frühbasidien keine Sporen und Sterigmen ausbilden, ist keine einzig dastehende Erscheinung. Denn es tun dies die bereits als Homologa der Basidie erkannten Paraphysen ja auch nicht. Daß sie infolge ihrer frühzeitig erfolgten Entstehung die anderen Elemente des Büschels überragen und „Stützpfeifenfunktion“ übernommen

haben, ist nur zu verständlich. Die Cystiden unterscheiden sich in vielen Fällen von den Paraphysen nur durch die Größe. Nun beobachtete R. WETTSTEIN (1887), daß die an den Lamellenkanten von *Coprinus tomentosus* reichlich vorhandenen Cystiden zu einem den Stiel umgebenden Gewebe verwachsen. Die Entwicklung dieser Scheide „erfolgt manchmal dadurch, daß nahe dem Lamellenrande stehende Cystiden verwachsen; an diese verwachsenden Zellen legen sich benachbarte Paraphysen, die ihr Volumen bedeutend vergrößern, an und verwachsen nun gleichfalls mit ihnen. Dies ist der einzige Fall, in dem Paraphysen zu Cystiden werden“. Uns muß dies um so mehr freuen, als dies bei den so exakt aufgebauten Coprini festgestellt worden ist. Denn nur bei diesen läßt sich infolge der regelmäßigen Anordnung der Hymenialelemente die Unterscheidung von Basidie, Paraphyse und Cystide auch in stark veränderten Teilen genau durchführen. Schließlich hat BRUNSWIK (1924) eine außerordentlich wertvolle Feststellung gemacht, indem er in den Paraphysen zweier *Coprinus*-Arten Kernverschmelzung konstatierte. Es beweist uns dies unwiderleglich, daß auch die Paraphyse von *Coprinus*, trotzdem sie niemals Sporen bildet, ein Homologon der Basidie ist. Nach NEUHOFF'S oben aufgestelltem Satze müßten wir eine solche Paraphyse wegen ihrer Kernverschmelzung als Basidie bezeichnen, was doch ganz unmöglich ist, da diese Erscheinung nur außerordentlich selten auftritt und gerade die Paraphysen der Coprini im Gegensatz zu denen der meisten anderen Pilze schon durch ihre regelmäßige Anordnung gut charakterisiert sind. Diese Kernverschmelzung widerspricht auch dem von MAIRE aufgestellten Gegensatz, daß die Paraphysen der Pilze mit langandauernder Basidienbildung junge Basidien sind, während die der Coprini „avortées“ sind und als solche daher immer zweikernig bleiben. Es sind, wie ich behauptete, eben spätgeborene Basidien wie die der übrigen Pilze, es kommt in ihnen bis auf Einzelfälle nicht mehr zur Kernverschmelzung.

Wenn wir die Ausdrücke NEUHOFF'S auf die Holobasidie übertragen, so müssen wir die junge Holobasidie, die noch keine Sterigmen und Sporen ausgebildet hat, mit Hypobasidie bezeichnen. Dann müssen wir die Paraphyse mit Kernverschmelzung als wirkliche Hypobasidie ansehen und die Paraphysen, in denen keine Kernverschmelzung eintritt als ein Jugendstadium der Hypobasidie oder als ein Homologon der jungen Hypobasidie ansehen. Nun haben wir nach WETTSTEIN gesehen, daß Paraphysen zu Cystiden werden, d. h. daß auch zwischen Cystiden

und Paraphysen der Unterschied verschwinden kann, endlich wissen wir, daß die Cystiden an Stelle der Basidien stehen und daß sie jedenfalls aus BULLER's frühreifen Basidien hervorgegangen sind: das alles zusammen ergibt, daß die Cystiden frühgeborene Basidien sind, die als erste Elemente der sympodialen Basidienbüschel entstehen, die aus uns unbekannten Gründen stark aufschwellen und daher steril bleiben und zur Zeit der Basidienreife schon wieder teilweise oder ganz verschwunden sein können. Die letzte Erscheinung macht uns begreiflich, warum so oft die Angaben über das Vorkommen von Cystiden bei einem und demselben Pilz divergieren (vgl. *Secotium* bei CONARD (1915) und LOHWAG (1924, 2)). Während bei den meisten Pilzen dieses frühe Erscheinen und Verschwinden der Cystiden das Gesamtbild nicht außerordentlich zu beeinflussen vermag, verursacht es doch in manchen Fällen Erscheinungen, die bis jetzt unerklärlich waren. So sind bei *Leucogaster* die jugendlichen Kammern durch ein lockeres Pseudoparenchym erfüllt, welches dann verschwindet und dem Hymenium Platz macht. Dieses Pseudoparenchym wird nach meiner Meinung von frühgeborenen Basidien oder, was dasselbe ist, Cystiden gebildet. Denken wir uns den oben von WETTSTEIN an den Kanten der *Coprinus*-Lamellen sich abspielenden Vorgang von zu einer pseudoparenchymatischen Stielscheide verwachsenden Cystiden in das Innere von Kammern verlegt, so muß es zu den geschilderten Verhältnissen kommen. Auch die Vorgänge in den Knäueln der Plectobasidiineae werden dadurch verständlicher: ihre Größe, das Verschwinden von Hyphen und das Auftreten von Basidien zeigt uns, daß es derselbe Vorgang ist. Sind wir also überzeugt, daß die Cystiden<sup>1)</sup> und Paraphysen Basidiengebilde sind, daß erstere frühgeborene, letztere spätgeborene Basidien darstellen, so ist mit einem Schlage klar, daß die

### Uredosporen frühgeborene Basidien

sind, die also den Cystiden nicht funktionell jedoch genetisch zu vergleichen sind. Daher treten sie oft in denselben Lagern wie die Teleutosporen auf, daher sehen sie diesen manchmal sehr ähnlich.

<sup>1)</sup> Selbstverständlich gilt dies nicht für alle Cystiden. Aber daran ist nicht diese Erklärung schuld, sondern die Zusammenfassung der merkwürdigsten Gebilde unter dem Namen Cystiden, sofern sie über die Hymenialfläche hervortreten und keine Sporen tragen. Die groben, dickwandigen Borsten vieler Hymenomyceten haben mit Hymenialgebilden nichts zu tun und scheiden hier selbstverständlich aus (LOHWAG 1924, 3 u. 1925, 2).

(Da sie frühgeborene Basidien sind, können sie der Hypobasidie = Teleutospore ähnlich sein).

So hätten wir denn die Homologa aller Sporenformen der Uredineen bei *Coprinus* wieder gefunden. Damit ist natürlich nicht gemeint, daß wir eine Beziehung zwischen beiden herstellen können. Der Vergleich ist nur möglich, weil die Uredineen und *Coprinus* entwicklungsgeschichtlich sehr genau studiert sind. Aus den Betrachtungen ergibt sich aber, daß die Uredineen von Fruchtkörperpilzen abzuleiten sind, deren Fruchtkörper infolge der parasitischen Lebensweise aufs stärkste reduziert sind. Sehen wir uns nach solchen Pilzen um, so können es nur die Auriculariaceen sein, mit denen sie nicht nur durch die Basidienform aufs innigste verknüpft sind, sondern auch fast alle Sporenformen gemeinsam haben. Betrachtet man die Aecidiosporen als Diploidconidien, die auch sonst weit verbreitet sind, so müßten sich die Homologa der Uredosporen ebenfalls bei den Auriculariaceen finden. Bei diesem Gedankengang erinnerte ich mich, daß ich gerade bei den Auriculariaceen vor langer Zeit zu dem Schluß gekommen war, daß eine Conidie das Homologon einer jungen Basidie ist, daß also solche Conidien steril gewordene Basidien sind, die sich abtrennen und daher als Conidien erscheinen.

Beweise dafür, daß Conidien frühgeborene Basidien sind:

1. Vorerst seien die Hymenialverhältnisse von *Jola javensis* nach E. GÄUMANN'S (1922) genauen Angaben wiedergegeben. Interessanterweise ist diese Auriculariacee ein Parasit auf Moossporogonen, wie überhaupt die wenigsten Auriculariaceen Humusbewohner sind. Bei diesem Pilz schwellen die Enden der Tramafäden keulig an, grenzen sich durch eine Querwand ab und lassen bald die schmalere Epibasidie hervorgehen. Nun bildet sich aus der Fußzelle der jungen Basidie ein seitlicher Fortsatz, der bald nach oben umbiegt und eine Hypobasidie darstellt, die alsbald mit einer Epibasidie keimt. Diese sekundäre Basidie drängt die erst gebildete zur Seite und stellt sich selbst in die Längsrichtung des Tramafadens. Hierauf entsteht aus der Fußzelle dieser sekundären Basidie in ganz gleicher Weise eine tertiäre, welche die sekundäre zur Seite schiebt usf., so daß das in Fig. D (nach GÄUMANN) dargestellte Bild entsteht. Wir sehen bereits leere, kollabierte Basidien, oben eine Basidie, deren viergeteilte Epibasidie Sterigmen ausbildet, während sich der Inhalt der Hypobasidie in die Epibasidie zu entleeren beginnt. Aus der Fußzelle dieser Basidie sieht man die jüngste Basidie entspringen, welche sich bereits aufgebogen hat und die ältere Basidie aus ihrer



Fig. D. Ein Basidienbüschel von *Jola javensis* mit sympodialelem Aufbau nach GÄUMANN (1922). Wir sehen unten bereits leere, kollabierte Basidien, oben eine Basidie, deren viergeteilte Epibasidie Sterigmen ausbildet, während sich der Inhalt der Hypobasidie in die Epibasidie zu entleeren beginnt. Aus der Fuß-

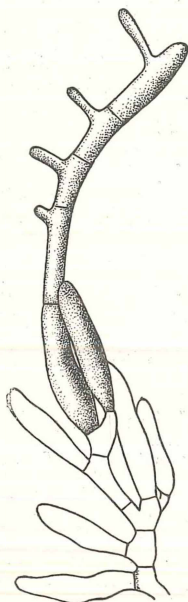


Fig. D.

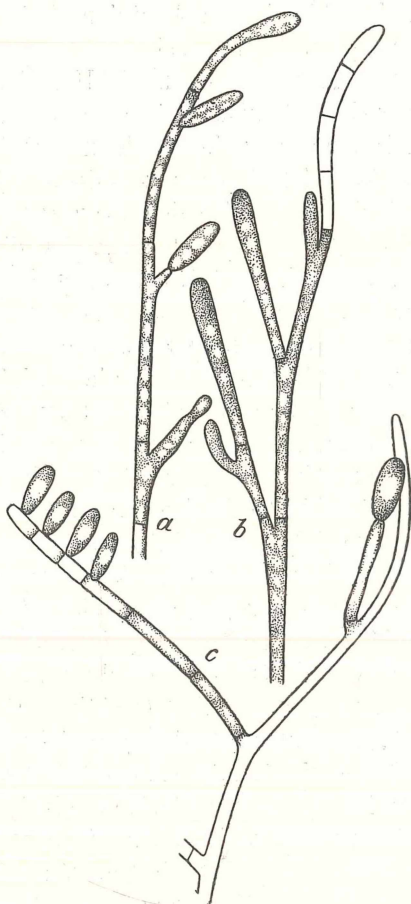


Fig. E.

zelle dieser Basidie sieht man die jüngste Basidie entspringen, welche sich bereits aufgebogen hat und die ältere Basidie aus ihrer Spitzenstellung zu verdrängen beginnt.

Fig. E. *Pilacrella delectans* nach A. MÖLLER (1895). a und b: „Die Conidienbildung im allmählichen Übergange zur Basidienbildung“, wörtlich nach A. MÖLLER. Das zeigt, daß MÖLLER ursprünglich seine eigenen Bilder richtig gedeutet hat doch durch BREFELD's Auffassung von Basidie und Conidienträger beide Auffassungen durcheinander gebracht hat. Zu c schreibt MÖLLER: „Die erste Basidie erscheint an einem bisher nur Conidien tragenden Fadensystem.“ In a sehen wir einen Conidien bildenden Faden. Die Trägerzellen der Conidien werden nach unten zu immer deutlicher. In b ist ein Faden mit einer terminalen Basidie, aus deren Fußteil eine junge Basidie sproßt, der nächste Seitenzweig wird zu einer Basidie, der unterste ebenfalls, doch läßt er eine junge Basidie aus dem Fußteil entspringen. Oben und unten also Basidienbüschel. In c bildet sich ein Seitenzweig (rechts) noch zum Conidienträger aus, der andere (links) wird zur Basidie mit Fußzelle.



Spitzenstellung zu verdrängen beginnt. Auf solche Weise kann der Tramafaden bis ungefähr 60 Basidien erzeugen. Wir sehen hier sehr klar die sympodiale Bildungsweise des Basidienbüschels.

Zu seinen Figuren schreibt nun E. GÄUMANN, daß „der Anschaulichkeit halber Exemplare als Vorbild gedient haben, bei denen die Mehrzahl der leeren, kollabierten Teleutosporen (in unserer Darstellung: Basidien) an der fertilen Hyphe hängen blieb. Gewöhnlich fallen sie aber ziemlich rasch ab; die Unebenheiten und Vorsprünge in den Hyphenwänden gleichen sich dann rasch aus, so daß eigentlich nichts mehr an diese frühere Fruchtbildungen erinnert.“

Wir sehen also hier bei den Auriculariaceen: abfallende Basidien. Daß es hier alte und leere sind, tut nichts zur Sache in Anbetracht dessen, daß uns diese Erscheinung bei den Basidiomyceten ganz undenkbar erschiene mit Ausnahme der . . . Uredineen. Der Schritt von der abfallenden leeren Basidie zu der abfallenden Hypobasidie bei den Uredineen ist somit ganz klein und um so leichter erklärlich, da ja die Teleutospore (Hypobasidie) dickwandig und sehr dauerhaft ist, so daß sie sich von dem zarten Tragfaden mit der Zeit ablösen muß. Den nächsten Schritt tun die Uredineen selbst, indem auch die frühgeborenen Basidien (Uredosporen) abfallen.

Auf jeden Fall ist dadurch bewiesen, daß auch das Abfallen der Basidien bei den Uredineen keine Neuerwerbung ist und daß es abfallende Basidien gibt.

In derselben Gattung sehen wir bei *Jola Lasioboli* eine weitere wichtige Annäherung an die Uredineen: Es fehlen die gallertigen Bildungen und es tritt zum ersten Male eine wandverdickte Hypobasidie (Teleutospore!) auf.

2. A. Möller (1895) schreibt von *Pilacrella delectans*: „Obschon die Conidien den Basidiosporen sehr ähneln, so sind sie doch in der Form weniger konstant“; jene schwanken zwischen 14 und 18  $\mu$  in der Länge, die Conidien zwischen 12 und 26  $\mu$ . . . „Die zuerst auftretenden Conidien“ (es sind hier natürlich die nach den Spermarien auftretenden Zweikernconidien gemeint) „wurden an den Spitzen der Fäden gebildet“. . . „Auf diese folgen bald die seitlich der Fäden auftretenden, . . . endlich fand ich, daß einzelne Zweigsysteme zur Bildung freier echter Basidien übergingen.“ Dieser Satz drückt doch deutlich aus, daß die ganzen Basidien den Conidien gleich gebildet werden. In unserer Fig. Ea, b, c sind die von MÖLLER besprochenen Stadien wiedergegeben: a) ein Faden mit Conidienbildung, b) ein Faden mit Basidien- (bezw. Basidienbüschel-)

Entwicklung, c) ein Faden, an welchem gleichzeitig rechts eine Conidie, links eine Basidie erzeugt wurde. In a) sehen wir, daß der Tramafaden Conidien erzeugt, deren Trägerzelle nach unten immer deutlicher wird und in c) rechts ist diese am größten. Kombiniert man a, b und c miteinander, so bekäme man ein Bild, wie unsere Fig. F darstellt, wobei ich aus der Fußzelle der untersten

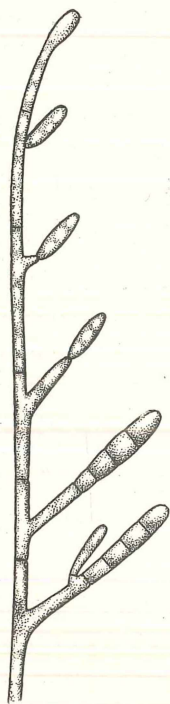


Fig. F.

Basidie eine neue hervorsprossend gezeichnet habe, um dem in Fig. Eb dargestellten Beginn der Büschelbildung gerecht zu werden. In Fig. 4, Taf. 14, habe ich dieselben Fäden der Fig. Ea, b in meiner Homologisierung (a und b) und in Fig. 5 in MÖLLER's Sinne (a und b) in Farben zur Darstellung gebracht. Ich homologisiere die ganze Basidie mit der Conidie, MÖLLER (aber nur manchmal) die Conidien mit den Basidiosporen, den Tramafaden mit der Basidie. Dies geht unzweifel-

Fig. F. Ein aus den Figuren Ea, b, c konstruierter Tramafaden mit dem Übergang von Conidien zu Basidien.

haft aus seinen Worten hervor: „Diese *Pilacrella* lehrte wie kein anderer Pilz klar und unzweifelhaft, in welcher Weise wir uns die Entstehung der Auriculariabasidien aus dem conidientragenden Faden zu denken haben.“ In seiner Tafelerklärung zu derselben Figur schreibt er irrtümlicherweise richtig: „Die Conidienbildung im allmählichen Übergange zur Basidienbildung.“ Auf Seite 60 verwechselt er in zwei aufeinanderfolgenden Sätzen diese grundlegenden

Behauptungen: „Die große Conidienform (nach heutiger Ausdrucksweise: die Diploidconidie) schritt weiter vor zur Bildung des in Form und Conidienzahl bestimmten Conidienträgers, den wir Basidie nennen, und danach weiter zur Fruchtkörperbildung. Die nahen Beziehungen der conidienbildenden Fäden zu den Basidien wurden in den reinen Kulturen der *Pilacrella* eingehend studiert.“

Wenn er schreibt, daß im allgemeinen an solchen Fäden, die zur Basidienbildung sich anschicken, die Conidienerzeugung aufhört, so ist dies nach seiner Auffassung wohl schwer erklärlich, nach unserer ganz selbstverständlich, da die Conidien eben frühgeborene Basidien sind.

Durch Variieren der Kulturbedingungen konnte MÖLLER den Zeitpunkt der Basidienbildung verschieben. Die gewonnenen Erfahrungen faßt er in dem gewiß sehr wahren Satz zusammen: „Es scheint also, daß das Myzel, wenn ihm günstige Lebensbedingungen geboten sind, immer einen gewissen Grad der inneren Kraft erreicht und dann die nächsthöhere Fruchtform in ihrer Vollendung plötzlich kräftig erzeugt.“ Ähnlich ist, wenn es nach GASSNER für die verschiedenen Grasroste ein bestimmtes Entwicklungs- bzw. Erschöpfungsstadium der Wirtspflanze gibt, durch welches der Beginn der Teleutosporenbildung ausgelöst wird. Viele Erscheinungen sprechen dafür, daß die Vollbasidie nur unter ganz bestimmten Verhältnissen zur Entwicklung kommen kann.

3. Bei *Pilacre Petersii* entstehen nach BREFELD's (1888) sorgfältigen Untersuchungen die Basidien sympodial genau so wie wir es von *Jola* gehört haben. Fig. G stellt ein solches Basidienbüschel schematisiert dar mit von oben nach unten zunehmender Reifung. Jede Basidie teilt sich sehr rasch in 4 Zellen. BREFELD läßt nun die

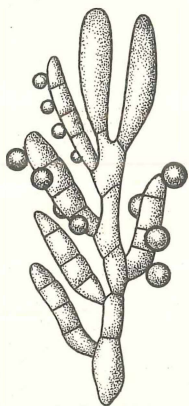


Fig. G.

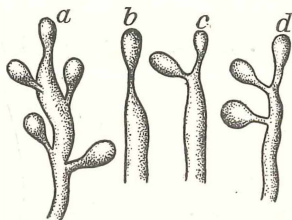


Fig. H.

Fig. G. Sympodial aufgebautes Basidienbüschel von *Pilacre Petersii*, schematisiert nach BREFELD (1888) mit von oben nach unten zunehmender Reifung der Basidien.

Fig. H. Conidienträger von *Pilacre Petersii* nach BREFELD. a) Ein auf die Conidienzahl 5 reduzierter Conidienträger, nach BREFELD Vorläufer der Basidie. b—d) Die sympodiale Entstehung der Conidien: b) Es entsteht eine Conidie an einem terminalen Sterigma. c) Aus dessen Fußteil geht eine neue Conidie hervor, welche die erste zur Seite drängt. d) Gleiches Verhalten der dritten Conidie gegenüber der zweiten.

Basidie aus dem Conidienträger hervorgehen, indem sich dessen große und schwankende Conidienzahl auf die kleine und regelmäßige Zahl 4 der Basidiosporen reduzierend fixiert (vgl. H a). Wie erfolgt nun die Conidienbildung? Ich will absichtlich genau die Worte BREFELD's gebrauchen (vgl. dazu b, c, d, unserer Fig. H). „An dem Luftmycel gewahrt man dickere Fäden, welche sich weniger verlängern

und an der Spitze verjüngen. Die Spitze schwillt an zu einer eiförmigen Bildung, welche sich als apicale Conidie erweist, auf einem feinen Sterigma gebildet. (Fig. Hb unserer Darstellung. Ich muß gleich hier hervorheben, daß dieses feine Sterigma keinen Vergleichswert für BREFELD haben kann, denn die Basidiosporen haben kein Sterigma, sie sind sitzend!) Genau unter der Stelle, wo der Faden sich zur zarten Spitze, zu dem Sterigma der Conidie verjüngte, bildet sich eine seitliche Aussackung, welche aufstrebend und sich verlängernd die erste Conidie, die noch auf dem Sterigma sitzt, zur Seite schiebt. Sie hat kaum noch die gerade Richtung in der Fortsetzung des Fadens erreicht, wenn sie sich auch ihrerseits schon verjüngt zum neuen Sterigma, welches wieder apikal zur eiförmigen Conidie anschwillt. Auch diese zweite Conidie beherrscht die Spitze des Fadens nur kurze Zeit, dann wird sie von einer abermaligen Seitensprossung, die wieder unter ihrem Sterigma austreibt, allmählich zur Seite geschoben. Sobald sich dieser dritte Sproß, in Form und Wachstum dem zweiten gleich, zur Spitze des Fadens erhoben hat, bildet er wieder ein Sterigma mit Conidie und wird dann gleich den früheren Spitzen durch einen weiteren conidienbildenden Sproß zur Seite geschoben. Das geht nun in der beschriebenen Art fort und fort. Mit jeder neuen Aussprossung . . . wird der Conidenträger um einen kurzen Abschnitt länger und die Zahl der Conidien, die nachträglich seitlich sich ordnen, um eine vermehrt. Die Zahl der Conidien kann recht beträchtlich werden, man kann über dreißig zählen, die noch dem Träger ansitzen. Darüber hinaus fallen sie von unten ab in dem Verhältnisse, wie sie an der Spitze gebildet werden.“

Wer erinnert sich bei diesen Worten nicht an GÄUMANN's oben absichtlich ebenfalls ausführlicher gegebene Schilderung der Entstehung der Basidienbüschel? Diese genau so sympodiale Bildungsweise der Conidien beweist, daß sie den Basidien homolog sind, wenn nicht überhaupt alle Homologa der Welt abgestritten werden. Das feine Sterigma entspricht der Fußzelle der Basidie; das Fehlen der Scheidewände am Conidenträger hat nichts zu sagen, was wir noch an anderen Fällen (vgl. Fig. K u. L) erhärten werden.

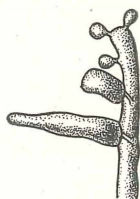
Trotzdem BREFELD selbst angibt, daß die Wände in der Basidie ziemlich gleichzeitig entstehen müssen und vermutet, daß die erste in der Mitte gebildet wird, worauf in jeder Zelle noch eine Querwand entsteht, was durch NEUHOFF's Untersuchungen bestätigt wurde und trotzdem er angibt, daß die Sporen gleichzeitig entstehen, während seine Schilderung über die aufeinanderfolgende,



streng sympodial sich vollziehende Bildung der Conidien an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig läßt, homologisiert er die Conidien mit den Basidiosporen. Als doch bedeutenden Unterschied erwähnt er, daß die Basidienspore nur an der unteren Seite, der Ansatzstelle der Spore an der Basidie, keime, während die Conidien-sporen an jeder Stelle auskeimen.

BREFELD hebt die stark schwankende Form der Conidien hervor, die flaschenförmig werden können (Fig. J). Darin zeigt sich eben die Annäherung der Conidie an die Basidie und in diesen frühgeborenen Basidien dürfte NEUHOF seine Hypobasidie im Bauchteil der Flasche erkennen, die er vergeblich bei den wirklichen Basidien in den Bildern BREFELD's gesucht hat.

Fig. J. Conidienträger von *Pilacre Petersii* nach BREFELD. Die untersten „flaschenförmigen“ Conidien zeigen in ihrer Gestalt schon Basidienahnung. Aus der basalen Verdickung ist zu schließen, daß die gewöhnlichen Conidien der Hypobasidie homolog sind, wenn auch letztere hier so schwach angedeutet ist, daß sie bei der Basidienentwicklung nicht hervortritt.



In Fig. 6 Taf. 14 habe ich in a und b BREFELD's Homologisierung, in c und d meine mit Farben hervorgehoben.

Wenn BREFELD seine Ausführungen folgendermaßen (gesperrt gedruckt) schließt: „Die Formanklänge zwischen Basidien und Conidienträgern zwischen den Basidien- und Conidiensporen sind geradezu frappant“, so erscheint dies merkwürdig. Wenn er aber weiter fortfährt, „die Art der Bildung beider Sporen ist dieselbe(!), ihre Form nur wenig abweichend(!), die Auskeimung beider Sporen ist genau die gleiche(!), so ist dies nach seinen eigenen Ausführungen unerklärlich. Wer nur diese Zusammenfassung liest, kann nicht ahnen, wie stark sie den Darlegungen BREFELD's selbst widerspricht. Alles spricht hingegen für meine Behauptung, daß auch bei *Pilacre* die Conidie der Basidie, der Conidienstand dem Basidienbüschel homolog ist.

Auch der Einwurf, daß der Conidienstand nicht mit einem Basidienbüschel verglichen werden kann, da er doch am Mycelium gebildet wird, ist dadurch hinfällig, daß auch bei den höchsten Basidiomyceten nicht nur basidienähnliche Conidienträger sondern auch Basidien selbst am Mycelium einwandfrei gefunden wurden.

4. Bei *Polyporus annosus* treten nach BREFELD (1889) Basidien mit meist 4, aber auch 5 und 6 Sporen auf, wie es ja überhaupt nicht so selten ist, daß die Sporenzahl an der Basidie die Vierzahl übersteigt. Andererseits konnte BREFELD an einzelnen, dicken Aus-

läufern seiner gezogenen Mycelien Conidienträger beobachten, die meist „büschelförmig“ stehen. In Fig. K sieht man nun deutlich die sympodiale Stellung dieser Conidienträger, in Fig. La und b, wo sie bereits Conidien tragen, ist diese Bildungsweise durch Fehlen aller Scheidewände verschleiert. Es tritt hier also im Laufe der Entwicklung dieselbe Erscheinung auf, die ich an dem Conidienträger von

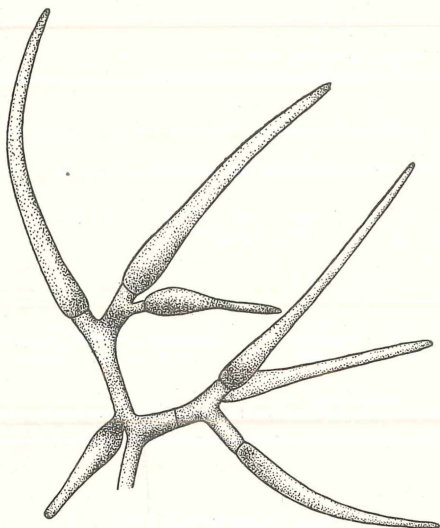


Fig. K.

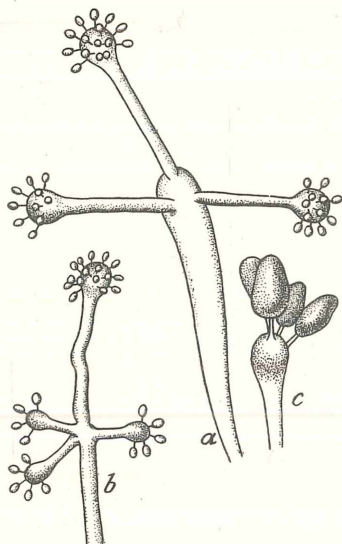


Fig. L.

Fig. K. Junge Conidienträger von *Polyporus annosus* nach BREFELD (1889). Es ist deutlich die sympodiale Verzweigung zu sehen. Diese Conidienträger schwellen an ihrer Spitze kopfförmig an, dann treten zahlreiche Sterigmen hervor, die endlich zu Sporen anschwellen (siehe nächste Figur).

Fig. L. Conidienträger von *Polyporus annosus* nach BREFELD. Die sympodiale Entstehung der Träger ist durch das Schwinden der Scheidewände verwischt, so daß BREFELD glaubt, sie sind „einzeln angelegt“. Ihre büschelige Stellung und ihr Hervorgehen aus Stadien der Fig. K spricht deutlich dagegen. c) Conidienträger, welcher durch Reduktion der Conidienzahl auf 4 einer Basidie sehr ähnlich sieht und BREFELD in seiner Meinung, die Basidie leite sich vom Conidienträger ab, bestärkt hat, während nach meiner Auffassung diese Conidienträger frühgeborene Basidien sind, die in der Form schon deutlich ähnlicher der Basidie sind als die noch früher geborenen Conidien (Fig. E, F, H, J), die bloß der Hypobasidie entsprechen.

*Pilacre* hervorgehoben habe und welche die Ursache gewesen sein dürfte, daß die Homologie von Conidie und Basidie bisher verkannt wurde. Wir haben also auch in Fig. La und b sympodial entstandene Conidienträger. Diese Träger (der Fig. K) schwellen an ihrer Spitze kopfförmig an, dann treten zahlreiche äußerst zarte Sterigmen hervor,

die endlich zu Sporen am Ende anschwellen. „Die Sterigmen hatten, sagt BREFELD, genau die Zartheit und Feinheit der Sterigmen auf den Basidien, sie entstanden auf dem Gipfel des Trägers genau wie diese, sie welkten ebenso nach Abgliederung einer Conidie ab und diese Conidie hatte endlich ganz dieselbe Form, dieselbe Größe, dieselbe Farbe und dasselbe Aussehen wie die Basidiensporen. Der Conidenträger selbst glich in seinem Aufbau und seiner Gliederung durchaus einer Basidie, die einzige Verschiedenheit zwischen beiden Bildungen war nur darin gegeben, daß die Basidien fast immer dieselbe Gestalt und Sporenzahl aufwiesen, daß hingegen sowohl die Größe wie die Gestalt der einzelnen Teile und namentlich die Anzahl der sporentragenden Sterigmen an jedem Conidenträger eine weit verschiedene war (vgl. Fig. La und b). Die Zahl der Sterigmen kann sinken und sogar auf die Drei- bis Vierzahl reduziert werden. Dann sieht ein solcher Conidenträger einer Basidie sehr ähnlich“ (Fig. Lc).

Tatsächlich ist es aus den hier vorliegenden Verhältnissen sehr begreiflich, wenn BREFELD die Basidie von diesem Conidenträger ableitete. Auch in meiner Auffassung sind sie homolog, jedoch der Conidenträger eine frühgeborene Basidie. Ihre Vielkernigkeit und dementsprechend Vielsporigkeit steht nicht vereinzelt da. Denn wiederholt sind in den typischen Zweikernfruchtkörpern Zellen (oder Zellkomplexe) mit zahlreichen Kernen konstatiert worden, so konnte z. B. KNIEP in den Volvakugeln der Coprini mehrere Kernpaare nachweisen usw. Ja selbst die Basidien bei manchen höchsten Basidiomyceten sind oft mehrkernig und können auf diese Weise mehr als 4 Sporen gleichzeitig oder 2 Sporengenerationen zu je 4 Sporen hintereinander erzeugen usw.

Bevor wir weitergehen, muß ich erklären, wieso bei den anderen Pilzen die Conidie, bei *Polyporus annosus* der Conidenträger der Basidie homolog sein kann. Erinnern wir uns daran (s. oben), daß eine junge Basidie keine Sterigmen und Sporen trägt, daß später die Sterigmen hervorsprossen, dann an ihrem Ende die Sporen gebildet werden (und endlich die Kerne einwandern), so ist klar, daß es ganz verschieden gestaltete frühgeborene Basidien, in denen keine Kernverschmelzung stattgefunden hat, geben muß: 1. solche von einfach ovaler Form; sie heißen Cystiden oder, wenn sie abfallen, Conidien; 2. solche, bei denen es zur Bildung von Sterigmen gekommen ist; es sind dies z. B. die „besenartig mit Stacheln besetzten“ Cystiden von *Mycena galericulata*; 3. solche, bei denen das Sterigma zu einem Köpfchen anschwillt z. B. die Cystiden von

*Galera pygmaeo-affinis*; 4. solche, bei denen in die Sporen auch Kerne einwandern. Diese müssen daher einer Basidie sehr ähnlich sehen und sich hauptsächlich durch die schwankende Zahl der Sporen unterscheiden, welche ihren Grund in der sekundären Viel-Paarkernigkeit hat. Eine solche frühgeborene Basidie hat dann nicht die Form einer Conidie sondern eines Conidienträgers. Es widerspricht dies also nicht meiner Behauptung, sondern paßt sich sehr gut ein als eine der vielen möglichen Homologa der Basidie. In einem solchen Fall hat sich eben aus einer Basidienanlage ein Gebilde entwickelt, das mit der Basidie die äußere Form sehr ähnlich hat, während die normalen Kernvorgänge ausblieben. Ähnlich liegt der Fall mit den Basidien auf dem Einkernmycel oder in gänzlich einkernigen Fruchtkörpern oder mit den aecidiosporenartigen Teleutosporen von *Endophyllum*, welche deutlich Hypo- und Epibasidie entwickeln, aber entweder einkernig sind oder zwar zwei Kerne enthalten, welche aber nicht verschmelzen. Wir können schon hier erkennen, daß sich in unserer Betrachtungsweise diese bisher schwierig zu erklärenden Verhältnisse bei den *Endophyllum*-Arten als eine gewöhnliche Erscheinung darstellen: Da die Aecidiosporen frühgeborene Basidien sind, müssen solche Fälle möglich sein, die sich als 5. anschließen, daß also nicht wie in 4. die Zahl der Sterigmen (und Sporen) noch schwankt, sondern, daß die frühgeborene Basidie die Form der Vollbasidie erreicht, ohne daß die Kerne in das zu dieser Stufe gehörige Stadium gelangt sind. Es bestätigt sich dadurch, daß die Entstehung der Vollbasidie nicht streng gekoppelt ist mit bestimmten Kernvorgängen, wenn es auch ursprünglich so gewesen sein muß. Durch die späteren Darlegungen wird dies noch deutlicher werden.

5. Bei *Sebacina incrustans* entstehen die Conidienträger in der Hymenialregion vor den Basidien. „Dann zeigen sich, sagt BREFELD (1888), die Basidien, welche gleichsam die zuerst entstehenden Conidienträger als zweite und höhere Fruchtform ablösen. Es hält nicht schwer in den geeigneten Entwicklungsstadien beide Fruchtformen zugleich zu beobachten und auf dieselben inneren subhymenialen Hyphen ursprünglich zurückzuführen. In dem Maße als die Conidienträger mehr und mehr zurückgehen und verwelken, geht die Neuanlage der Basidien im Hymenium fort.“ Das Entspringen der Conidienträger aus denselben subhymenialen Hyphen, das frühere Auftreten und allmähliche Ersetztwerden durch Basidien zeugt deutlichst für ihren Basidialcharakter. „Sie unterscheiden sich, sagt BREFELD, nur darin von den Basidien, daß sie



zu langen Trägern über das Hymenium hinauswachsen und sich an den Spitzen zu 3—6 kurzen Ästchen verzweigen, welche an ihren Enden an kurzen Sterigmen ein Sporenköpfchen aus lang-eiförmigen Conidien bilden“ (s. Fig. Ma—d). Dieser ganz merkwürdige Conidienträger mit seinen quirlig gestellten Ästchen erklärt sich ganz einfach aus der Basidie Fig. Me: Wie hier durch zwei vertikale Wände die Basidie in 4-quirlig gestellte

Fig. M. *Sebacina incrustans* nach BREFELD (1888). a u. b) Junge Conidienträger.

c) Der Conidienträger bildet am Ende Ästchen, die Conidien erzeugen. d) Häufigste Form des Conidienträgers mit 4 Ästchen. Der quirlige Bau des Conidienträgers (= frühgeborenen Basidie) entspricht dem quirligen Bau der Tremellaceenbasidie (durch 2 vertikale Querwände zerfällt die Basidie in 4 quirlig gestellte Hypobasidien, welche 4 Epibasidien treiben): e.

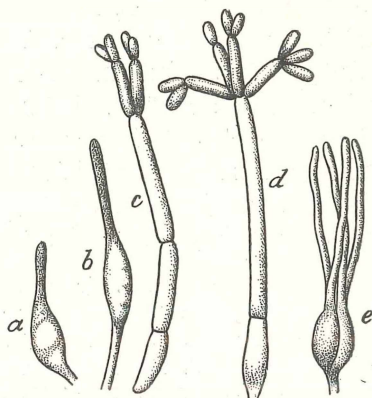


Fig. M.

Teile zerfällt, welcher jeder eine lange Epibasidie bildet, so ist auch der Conidienträger quirlig gebaut. Die Quirligkeit der Basidie drückt sich in dieser frühgeborenen Form nicht nur in der quirligen Stellung der Ästchen sondern auch der Conidien aus. Daß der Conidienträger sonst in Form und Querwandbildung abweicht, ist ganz begreiflich, wenn wir uns an die früheren Fälle erinnern. Dasselbe gilt von der schwankenden, doch meist 4 betragenden Zahl der Ästchen. Ähnliche quirlig gebaute Conidienträger finden wir auch bei anderen Tremellaceae (s. Fig. N von *Craterocola cerasi*).

Fig. N. Conidienträger von *Craterocola cerasi* nach BREFELD (1888), ebenfalls und wiederholt quirlig verzweigt.



Fig. N.

Dieser auffällig gleiche Bauplan des Conidienträgers und der Basidie bei den Tremellaceae, der bisher übersehen war, ist einer der schlagendsten Beweise für meine Behauptung. Ebenso leicht ist uns jetzt verständlich, daß hier wie bei *Polyporus annosus* der ganze Conidienträger (nicht eine Conidie) der Basidie homolog ist, da er doch knapp vor der Vollbasidie entsteht und von ihr allmählich verdrängt wird, daher eine wenig frühgeborene Basidie darstellt.

6. A. MÖLLER (1895) fand in Brasilien eine mit unserer *Tremella mesenterica* sehr übereinstimmende *Tremella*. Unter den Basidien fanden sich sehr häufig solche mit nur einer, meist schrägen (vgl. *Sirobasidium*) Scheidewand und zwei Sterigmen. „Ich hatte,“ schreibt MÖLLER, „eines nachmittags Schnitte durch das Hymenium dieser *Tremella* in Wasser gelegt; es waren daran Basidien in den verschiedenen Stadien der Entwicklung (noch ungeteilt, mit Scheidewand, ohne Sterigmen, mit eben austreibenden Sterigmen usw.) vergleichsweise deutlich zu beobachten. Als ich am anderen Morgen diese Schnitte wiederum betrachtete, fand ich, daß in mehreren Fällen die Conidienbildung, welche an den in Wasser aufgefangenen Sporen in der für *Tr. mesenterica* bekannten Weise vor sich geht, zurückgegriffen hatte auf eben austreibende Sterigmen junger Basidien.“ Dieser in Fig. O a u. b wiedergegebene Fall spricht unwiderleglich für uns. Da diese jungen Basidien

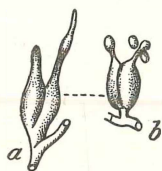


Fig. O. Zwei Basidien einer mit *Tremella mesenterica* nahe verwandten Form; Zurückgreifen der Conidienbildung auf die Sterigmen der Basidien, welche häufig nur eine Scheidewand besitzen. Figuren und Erklärung nach MÖLLER 1895. In unserer Auffassung ist b eine nicht vollständig reife Basidie, die infolge der angegebenen Bedingungen in das Stadium einer frühgeborenen Basidie gelangte und Conidien abschnürte.

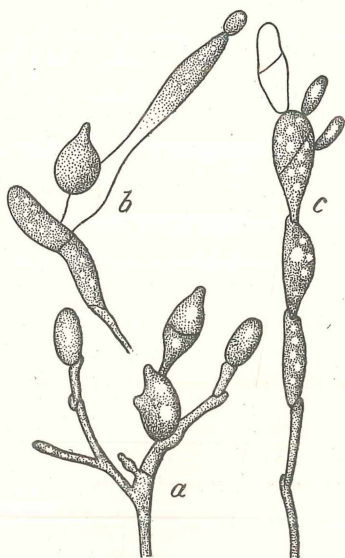
durch das Aufbewahren in Frühbasidienbedingungen gelangt sind, schnüren ihre Epibasidien (sonst Sterigmen genannt), die doch den Quirlästchen homolog sind, Conidien ab. MÖLLER hingegen erklärte sich dies so: „In dem Austreiben eines Keimschlauches (aus der Basidio-spore), welcher nach kurzer Erstreckung mit der Bildung einer Sekundärspore abschließt, können wir gewissermaßen eine Verlängerung des (Basidio-) Sporenzustandes erblicken. Eine solche Verlängerung wird notwendig, wenn die Spore sich nicht in einer Lage befindet, die für Conidienbildung günstig und geeignet ist. Umgekehrt ist es in dem eben beschriebenen Falle. Hier ist durch die besonderen Umstände schon die Basidie in eine der Conidienbildung günstige äußere Bedingung versetzt und sofort sehen wir, daß der (Basidio-) Sporenzustand kaum durch das nur erst kurze Sterigma angedeutet, in seinem weiteren Verlaufe aber ganz übersprungen wird. Es kommt gar nicht zur Bildung der Spore, sondern die Conidienbildung tritt bereits an dem Sterigma selbst auf.“ Diese Erklärung, wonach die Conidienbildung, die von einer Spore ausgeht, letztere überspringen soll und von dem Sterigma aus geschehen soll, ist doch sehr gezwungen. In unserer Auffassung ist es nichts



anderes wie Beweis 4 und 5, mit dem Unterschied, daß hier eine knapp vor der Vollendung stehende Basidie in Verhältnisse gelangte, die für frühgeborene Basidien passen und daher Conidien an der Epibasidie bildete wie die Ästchen in Fall 5. Mehr umändern konnte sich die Basidie nicht mehr.

Dieser und der folgende Fall erklären eine höchst interessante Erscheinung, die mir Herr Dr. FISCHER (Wien, Pflanzenschutzstation) mitteilte: Er hatte Material, das von *Puccinia graminis* befallen war, untersucht und in den Teleutosporenlagern fast nur Teleutosporen und wenig Uredosporen gefunden. Nachdem das Material einige Tage im Arbeitsraum gelegen hatte, untersuchte er die Lager wieder und entdeckte zu seiner Überraschung, daß die Anzahl der Uredosporen bedeutend größer geworden war. Durch das Liegen kam jedenfalls die Wirtspflanze in einen Zustand, der die Bildung von Uredosporen (= frühgeborenen Basidien) veranlaßte.

Fig. Pa, b, c. *Sirobasidium Brefeldianum* nach A. MÖLLER (1895). a) Die ersten Basidien treten an untergetauchten Fäden auf, wobei zwischen den Basidien Fadenstücke erhalten bleiben, so daß die Basidie „eine außerordentliche Ähnlichkeit mit einer Chlamydospore gewinnt“. b) Eine untergetauchte Basidie, deren eine Teilzelle in regelrechter Weise eine Spore erzeugte und mithin Basidienhälfte blieb, während die andere Hälfte zu einem eine Conidie erzeugenden Träger auswuchs. c) Regelmäßige Basidienbildung. Anschwellen jeder Zelle eines Fadens zur Basidie in basipetaler Entwicklungsfolge, wie es bei Aecidio-, Uredo- und Teleutosporen vorkommen kann. Würde jede Zelle des Fadens einen Zweig abgeben, der ein Basidienbüschel bildet, wäre die gewöhnliche Art der Basidienbildung vorhanden. Hier folgen also die einzelnen Basidien so hintereinander wie sonst die Basidienbüschel.



7. In künstlichen Kulturen von *Sirobasidium Brefeldianum* beobachtete MÖLLER, daß die ersten Basidien an untergetauchten Fäden auftreten, und zwar blieb zwischen 2 Basidien ein Fadenstück dauernd erhalten, wodurch „die untere Basidie eine große Ähnlichkeit mit einer Chlamydospore gewinnt“. Fig. Pa. „Nicht eben selten beobachtete MÖLLER an untergetauchten Basidien, daß, während die eine Teilzelle der Basidie in regelrechter

Weise eine Spore erzeugte, die andere zum Faden auswuchs, der an seiner Spitze einer Conidie den Ursprung gab.“ Fig. Pb. Er erklärt sich dies so, daß eine Basidienzelle ähnlich wie im vorigen Fall bei *Tremella* vielleicht in einer als Rückschlag aufzufassenden Weise die Sporenbildung versäumte und einen conidientragenden Faden hervorbrachte.

Wie für BREFELD und MÖLLER dieser Fall als der beste Beweis gelten mußte für die Ableitung der Basidie aus dem Conidienträger, was aber unmöglich ist, so ist es für uns der beste Beweis, daß der Conidienträger homolog der Basidie ist. Denn an ein und derselben Basidie ist die eine Hälfte normale Basidie, die andere Conidienträger.

*Sirobasidium* ist für unsere Auffassung noch aus einem anderen Grunde wichtig. An den in die Luft wachsenden Fäden schwellen die Zellen in basipetaler Reihenfolge zu den Basidien an (Fig. Pc). Wir sehen also hier die Basidien in solchen Kugeln gebildet werden, wie die Zellen der Velumfäden vieler Pilze und die Aecidiosporen und Uredosporen der Uredineen — beide in unserer Auffassung frühgeborene Basidien — und selbst die Teleosporen. Dieses reihige Anschwellen der Zellen ist zunächst außerordentlich weit von der sonst sympodialen Entstehung der Basidien entfernt. Trotzdem ist es nicht unvereinbar. Schwillt jede Zelle zu einer Basidie an, so müssen diese eine Kugelnkette bilden. Wenn jedoch nur die Endzelle des Tramafadens zur Basidie anschwillt, so kann nur aus dem Fußstück derselben ein Seitenast zu einer neuen Anschwellung oder zur Verlängerung des Tramafadens austreiben usw.

Hiermit will ich die beliebig verlängerbare Kette der Beweise schließen, nachdem ich ja die verschiedensten Abteilungen der Basidiomyceten herangezogen habe. Erwähnt sei nur noch, daß MATRUCHOT 1897, wie ich aus KNIPE (1911) entnehme, in Reinkulturen von *Pleurotus ostreatus* alle Übergänge zwischen normal gestalteten Basidien (die aber nur im Fruchtkörper vorkommen), Cystiden mit 1—3 Sterigmen und Conidiophoren beobachtet hat und alle drei Gebilde als homolog ansieht. MATRUCHOT ist also zu derselben Überzeugung gekommen wie BREFELD, und jeder, der unvoreingenommen richtige Darstellungen sah, konnte sich des Gedankens nicht erwehren. Doch mußten bisher diese deutlichen morphologischen Ähnlichkeiten infolge der großen Differenz der cytologischen Verhältnisse zurücktreten. Durch meine Erklärung löst sich alles auf: Die Conidienträger sind nicht phylogenetische Ahnen der Basidie. Die Basidie war zuerst. Aus ihr haben sich diese Frühgeburten entwickelt.

### Keine Neuerwerbung bei den Uredineen.

Wir haben also bewiesen, daß es frühgeborene Basidien gibt, d. h. also basidiale Gebilde, die, vor den Basidien hervortretend, es nicht zur Erscheinung der Vollbasidie gebracht haben. Diese wurden nach ihrer Funktion und Form als Cystiden, Conidien, Conidienträger, Kugelzellen des Velums, Uredosporen und Aecidiosporen bezeichnet. Zweifel könnten nur bezüglich der Kugelzellen und der Aecidiosporen geäußert werden. Doch sehen wir gerade bei den Uredineen die besten Beweise erbracht. Nicht nur das vereinzelte Vorkommen von Aecidiosporen in Teleutosporenlagern (s. oben), sondern auch die Verhältnisse bei *Endophyllum* lassen erkennen, daß es zwischen Aecidiosporen und Teleutosporen Übergänge gibt, indem *Endophyllum* „in der Beschaffenheit und Bildungsweise der Sporen und der Pseudoperidien vollkommen den Aecidien von *Uromyces* und *Puccinia* gleicht, nur ihre Keimung durch ein typisches Promycel unterscheidet die Sporen von diesen und läßt ihre Teleutosporennatur erkennen“ (DIETEL, in ENGLER u. PRANTL). Sogar die für die Aecidiosporen charakteristischen Zwischenzellen sind vorhanden. Dieser Sachverhalt übte bisher einen großen Einfluß auf die Stellung von *Endophyllum* aus, das einmal als ursprünglich, einmal als sehr abgeleitet angesehen wurde. So hält GROVE *Endophyllum* für die Stammform, welche nur eine Sporenform besessen hat, die zugleich Aecidio- und Teleutospore war. Von dieser leitet er durch Trennung der beiden die *Opsis*-Gruppe und daraus die *Eu*-Formen ab. F. MOREAU hält *Endophyllum* mit Recht für abgeleitet nach den cytologischen Ergebnissen ihrer Untersuchung von *E. Euphorbiae* var. *uninucleatum*, wo trotz normaler Basidienbildung die ganze Entwicklung haploid verläuft. Basidien mit nur einem Kern wurden durch KNIEP bei *Schizophyllum*, *Coprinus* und *Armillaria mellea*, von MAIRE (1902) bei *Hygrocybe conica* nachgewiesen. Schon daraus ist zu erkennen, daß die von MOREAU bei ihrem *Endophyllum* gefundenen homologen Verhältnisse nicht, wie ED. FISCHER in Anlehnung an GROVE's Ansicht meint, einen ursprünglichen Typus vorstellen. Auch die zwei von MAIRE (1902) mitgeteilten cytologischen Entwicklungsgänge bei *Endophyllum* beweisen dasselbe. Bei der einen der von ihm untersuchten Arten geht bei der Keimung das eine der Elemente des Paarkerns zugrunde, so daß sich die Teleutospore einkernig entwickelt und ein Promycel (Epibasidie) mit einkernigen Sporidien abgibt; bei den anderen Arten teilt sich der Paarkern ohne vorhergehende Kernverschmelzung in der Epibasidie conjugiert, die so

entstandenen 4 Kerne trennen sich durch Wände und gehen in die Sporidien. Wir sehen also, daß es sich hier um dasselbe handelt, was wir oben besprochen haben, daß die Bildung der Basidien nicht an die 2x-Phase oder an die Entstehung von Fruchtkörpern oder an die Kernverschmelzung geknüpft ist. (Vgl. BRUNSWIK 1924 und KNIEP 1911.) Um so begreiflicher ist dies für die frühgeborenen Basidien.

Am deutlichsten wird die Wesensgleichheit der Aecidio- und Teleutosporen werden, wenn ich diesbezüglich verwertbare Darlegungen erfahrener Fachmänner (KLEBAHN, 1904) anführe: „Zwischen der Aecidio- und der Uredogeneration besteht zwar in den meisten Fällen eine erhebliche Differenz. Dennoch gibt es Beispiele, wo sie einander ähnlicher sind. Den *Caeoma*-Aecidien und den Aecidien einiger *Puccinia*-Arten fehlt die Peridie; bei *Chrysomyxa* und *Coleosporium* werden die Uredosporen ähnlich den Aecidiosporen in Ketten gebildet; die Membran der Uredosporen von *Coleosporium* hat eine ähnliche Stäbchenstruktur wie die der Aecidiosporen; die Unterschiede zwischen den Aecidiosporen von *Coleosporium Senecionis*, *Chrysomyxa Ledi*, *Chr. Rhododendri* kehren bei den Uredosporen wieder. Bei *Puccinia Vilfae* stimmen Uredo und Aecidiosporen in bestimmten Merkmalen überein. Dazu kommt die in einigen Fällen vorhandene Ähnlichkeit der Funktion, insoferne Aecidiosporen die Rolle der Uredosporen übernehmen, namentlich bei solchen Pilzen, wo außer Teleutosporen nur Aecidien vorkommen. Dadurch gewinnt die Ansicht an Wahrscheinlichkeit, daß die Uredosporen in manchen Fällen, namentlich bei *Coleosporium* und *Chrysomyxa* lediglich eine Wiederholung der Aecidiengeneration sind, wie DIETEL meint, und daß sie also später als die Aecidiosporen entstanden sind. In anderen Fällen mögen allerdings, wie Magnus meint, die Uredosporen aus den Teleutosporen hervorgegangen sein.“

In unserer Auffassung klären sich alle diese Erscheinungen einfach auf: Die Uredosporen müssen als zeitlich zwischen den vorher „frühgeborenen Basidien“ (Aecidiosporen) und den Basidien bzw. Hypobasidien (Teleutosporen) eine Mittelform einnehmen. Andererseits sind sicher die Uredosporen (aber auch die Aecidiosporen) aus den Teleutosporen hervorgegangen, da zuerst die Basidie vorhanden gewesen sein muß, bevor es durch äußere Faktoren bedingte Varianten von ihr geben kann. Unser „frühgeboren“ besagt ja: früher als zur richtigen Zeit geboren und daher nicht völlig entwickelt.

Wie nun bei den höheren Basidiomyceten innerhalb nah ver-

wandter Arten die verschiedenen Formen der frühgeborenen Basidien vorhanden sein können oder nicht, ohne daß wir deshalb (bei Fehlen der Cystiden z. B.) an eine höhere oder tiefere Stellung glauben, so ist es auch mit den frühgeborenen Basidien (Aecidiosporen und Uredosporen) der Uredineen. Uns unbekannte äußere Faktoren lassen frühgeborene Basidien innerhalb ganz nah verwandter Arten entstehen oder nicht. Dies stimmt auch mit der Erfahrung überein. SYDOW (1921), einer der besten Kenner der Uredineen läßt das ARTHUR'sche Prinzip (Fehlen oder Vorhandensein der Nebenfruchtformen) als letztes zur Geltung kommen.

Was die Velumkugelketten anlangt, so sehen wir als Beweise für die Homologie mit Hymenialelementen darin, daß sie 1. in den Hymenialbulbillen, 2. in den Aecidiosporen, 3. in den „dünnwandigen, knotigen oder perlschnurartig ausgebildeten Pseudophysen“ (HÖHNEL und LITSCHAUER, 1907) bei *Aleurodiscus*-Arten Homologa besitzen.

Auch das Abfallen der drei Sporenformen der Uredineen trotz ihrer Homologie mit der Basidie ist nichts Neues, da auch bei den Auriculariaceen die Conidien und bei *Jola* speziell die alten Basidien abfallen.

Die räumliche Trennung der verschiedenen „Sporen“-Formen ist ebenfalls schon unter den Tremellaceen bei *Craterocolla cerasi* durchgeführt. „Sie hat als Nebenfruchtform (BREFELD 1888) eigenartige, die Gattung charakterisierende Conidien, welche in Fruchtkörpern auftreten, die mit einem eigenen Hyphenbehälter umgeben sind, der mit der Conidienreife sich kraterförmig an der Spitze öffnet. Die Conidienträger sind, einem Hymenium ähnlich, auf der Innenfläche der Fruchtkörper angeordnet, nicht aber in Gallerte eingebettet. Die Conidien bildenden Becher gehen den zitterig-gelatinösen Basidienfrüchten voraus und werden von den mächtig aufquellenden Fruchtkörpern emporgehoben, auf deren Flächen sie rotberandete kraterartige Löcher bilden.“

In der Reihe der Tremellineae ist mit *Sirobasidium* die Möglichkeit der reihigen Basidienentstehung verwirklicht, wie wir sie bei den mehrzelligen Teleuto- und Uredosporen und den Ketten der Aecidiosporen so häufig finden.

Auch für die parasitische Lebensweise sind die Auricularineen als Stammgruppe der Uredineen recht geeignet. Andererseits ist die palisadenartige Anordnung der Teleuto- und Uredosporen und der Kugelketten der Aecidiosporen als Reste einer hymenialen Anordnung zu deuten. Ein Erbstück aus der Zeit des Besitzes eines

geschlossenen Hymeniums ist sicher die Art der Keimung der Sterigmen vieler Uredineen. Diese wachsen steil in die Höhe, was doch nur dann erfolgen muß, wenn wie z. B. bei *Coleosporium* die Teleutosporen (hier Basidien ohne Hypobasidie) in einer geschlossenen Hymenialschicht stehen, daher die Sterigmen, wenn die Sporidien nicht zwischen den Basidien zu stehen kommen sollen, steil hinaufwachsen müssen. Bei locker stehenden Basidien oder gar bei solchen, die erst nach dem Abfallen keimen, muß dieses Verhalten der Sterigmen als ein zwecklos erfolgender erblich fixierter Vorgang angesehen werden.

Für die Richtigkeit der Ableitung der Uredineen von tiefstehenden Hymenomyceten (etwa von Corticieen über die Auricularineen) spricht auch der Umstand, daß nach BULLERS (1915) an 50 Hymenomycetenarten angestellten Beobachtungen die Sporenabstoßung nach Ausscheidung eines Flüssigkeitstropfens erfolgt und ganz dasselbe bei Uredineen nach DIETEL (1912) und BULLER (1915) der Fall ist.

Auch von Hymenophoren kommen Reste bei Uredineen vor, so die Säulchen bei *Hemileia*, die Stiele der Teleutosporen-Köpfchen bei *Ravenelia* und besonders die cylindrischen oder haarförmigen Säulchen, an denen die Teleutosporen bei *Cronartium* gebildet werden. Letztere Hymenophore zeigen ihrer Entstehung und ihrem Aufbau nach die größte Ähnlichkeit mit den von A. MÖLLER (1895) bei *Pilacrella delectans* in Objektträgerkulturen gezogenen coremienartigen Fruchtkörpern (s. l. c. T. V., fig. 31). Ähnliche Bildungen hatte BREFELD (1889) bei *Polyporus annosus* ebenfalls in Objektträgerkulturen erhalten (s. l. c. Taf. XI, fig. 25). Es sind also tatsächlich diese Gebilde als reduzierte Hymenophore anzusehen.

Mithin können wir nicht daran zweifeln, daß sich die Uredineen von den Auricularineen ableiten, wie NEUHOFF (1924) darlegte. Durch die parasitische Lebensweise sind Modifikationen von schon bei den Auricularineen vorhandenen Erscheinungen, aber gar keine Neuerwerbungen aufgetreten. Als auffälligsten Beweis dafür stelle ich in Taf. 14 Fig. 1, 2 u. 3 einen *Coprinus*-Fruchtkörper (Fig. 1) den Entwicklungsstadien einer Uredinee (Fig. 2 u. 3) gegenüber. Diese Zusammenstellung wird deutlich vor Augen führen, daß wir es in beiden Fällen mit hochstehenden Pilzen, daß wir es mit Hymeniumpilzen zu tun haben.

### Über die Entstehung des Geschlechts.

Aus den bisherigen Darlegungen ist klar, daß in unserer Auffassung zuerst die Basidie war und daß die anderen Gebilde



bloß Varianten derselben sind. Daher stimmen wir mit BREFELD's Worten, die besser für uns als für seine Auffassung sprechen, überein: Die Klasse der Basidiomyceten hat in der Basidie den morphologisch durchschlagenden und systematisch entscheidenden Charakter; sie fängt dort an, wo die Basidie auftritt, die Fruchtkörperbildung spielt in der Basidienfruktifikation keine Rolle, sie beginnt innerhalb der Formen der Klasse.

Da sich in der Basidie zwei geschlechtsverschiedene Kerne vereinigen, so stellt sie ursprünglich sicher ein Oogonium dar, also ein weibliches Geschlechtsorgan. Zur Entstehung eines Oogoniums ist jedoch nur ein Kern oder die x-Phase notwendig. Mithin stellt es gar nichts Verwunderliches dar, wenn es auch in der x-Phase zur Bildung von Basidien kommt. Bildet eine solche Basidie, ohne daß ihr Kern mit einem anderen verschmolzen ist, Sporen, so ist dies Parthenogenese. Da in den allermeisten Fällen vor der Basidie ein Kernübertritt stattfindet, und die beiden Kerne dann in der Basidie verschmelzen, so muß der eine Kern ein männlicher sein. Wenn also jedes x-Mycel mit und ohne Kernübertritt zum Schluß weiblich wird, in seiner Jugend jedoch durch Kernabgabe männlich erscheint, so ist die Annahme gerechtfertigt, daß jedes x-Mycel zuerst männlich ist und allmählich in den weiblichen Zustand übergeht. Es stellen sich dann die Spermatien (= Einkernconidien, Stäbchenoidien) als männliche Geschlechtszellen<sup>1)</sup> dar, die wie oben bemerkt, in manchen Fällen ihre Funktion durch Eintritt in eine Zelle des x-Mycels ausüben, in den meisten Fällen jedoch funktionslos geworden sein dürften, da ja beim Übergang von männlich in weiblich jeweilig ein Faden eines Mycelgeflechts weiter vorgeschritten in der Weiblichkeit sein wird und dementsprechend das jüngere Stück des anderen Fadens das Männchen abgeben wird.

Bei diesen Betrachtungen fiel mir ein Gedanke über die Entstehung des Geschlechtes ein, für dessen Richtigkeit, wie mir scheint, sehr viel spricht. Anfänglich dürfte es überhaupt nur gleich gestaltete Geschlechtszellen gegeben haben, die infolge desselben chemotaktischen Reizes zueinander strebten und sich vereinigten. Wenn heute dies nur mehr das Spermatozoid vollführt, so liegt dies nur in der Unbeweglichkeit der typischen Eizelle. Wie bei den einfachsten einzelligen Lebewesen die gleichbeschaffenen Individuen

<sup>1)</sup> Daraus würde sich auch die große Ähnlichkeit mancher Einkernconidien mit männlichen Geschlechtszellen, weswegen sie ja als Spermatien bezeichnet werden, erklären.

sich vereinigen, so müssen auch noch bei den niedersten Vielzellern ursprünglich gleichbeschaffene, frei werdende Zellen gedacht werden, die aufeinander zuschwammen, um sich zu vereinigen. Nun denken wir uns, daß sich ein solcher Organismus, mit beweglichen Geschlechtszellen und selbst beweglich, festgesetzt hat, so wird er je nach der Unterlage sedentär oder parasitisch geworden sein. Daß dies nur bei sehr günstiger Ernährung eingetreten sein kann, ist klar, da doch sonst der bewegliche Organismus seine Lage verändert hätte. Wenn sich autotrophe Lebewesen auf einer Unterlage niederlassen, so werden durch Osmose Stoffe aus dieser in sie einwandern, ob es den Lebewesen paßt oder nicht. Letzterenfalls werden sie sich sofort weiterbegeben oder zugrundegehen, im ersteren Falle werden sie, falls sie auf anorganischer Substanz sitzen, sedentär, falls auf lebender Substanz parasitisch werden. [Von Parasiten sind dann leicht die meisten Saprophyten abzuleiten. Parasiten sind nach meiner (1924, 3) Meinung auch Holz- und Rindenbewohner und auch dann noch, wenn sich diese Teile vom Baum getrennt haben. Denn dadurch verändert sich die chemische Beschaffenheit von Holz und Rinde nicht, sie wird ja erst durch parasitische Lebewesen umgesetzt und in einfachere Stoffe zerlegt. Mit dieser Zerlegung können sehr gut ursprüngliche Parasiten zu „Saprophyten“ geworden sein.] Auf jeden Fall ist einleuchtend, daß günstige Lebensbedingungen zu sitzender Lebensweise geführt haben können. Mit dieser reichlichen Ernährung mußten die einzelnen Teile des Lebewesens und auch ihre Geschlechtszellen, größer, fetter und mithin weniger beweglich geworden sein. Daher konnten diese nicht mehr aufeinander zustreben; andererseits übten sie infolge der größeren Masse einen stärkeren chemotaktischen Reiz aus, so daß die beweglichen Geschlechtszellen des beweglichen Jugendzustandes angezogen wurden: diese erscheinen uns jetzt als männlich, während die großen, unbeweglichen uns als weiblich erscheinen. Es ist mithin das männliche Geschlecht das dem ursprünglichen, neutralen ähnlichere, das weibliche hat sich aus dem neutralen durch reichliche Ernährung gebildet. Da die Nachkommen solcher erst während ihrer Lebenszeit sitzend gewordenen Lebewesen in der Jugend wieder freischwimmend, also beweglich, schlanker, kleiner sein werden, um sich dann erst wieder festzusetzen und sich dieser Entwicklungsgang allmählich erblich fixiert haben wird, so ist leicht einzusehen, daß nicht nur bei sedentären und parasitischen Lebewesen, sondern auch bei vielen anderen Lebewesen, deren Reifestadium „gesetzter“ ist, das

männliche Stadium vor dem weiblichen kommt. Mithin ist begreiflich, warum in jedem Geschlecht auch Anlagen des anderen stecken, warum das Männchen vollständig wertlose weibliche Eigenschaften haben kann (Brustwarzen), warum in jedem Kern von beiderlei Geschlechtszellen alle Eigenschaften des Organismus verankert sind, warum sich zwar das Weibchen, nicht aber das Männchen (als nichtreifer Jugendzustand) parthenogenetisch fortpflanzen kann, warum durch erbliche Fixierung auch bei vollständig sitzender Lebensweise im Jugendzustand Männlichkeit auftritt oder Zwitterigkeit mit fortschreitender Verkümmern der Männlichkeit. Wenn die freilebende Generation von *Rhabdonema nigrovenosum* getrenntgeschlechtlich, die in der Lunge der Frösche schmarotzende dagegen zwitterig ist, so zeigt uns dies deutlich, wie sehr die Ernährungsweise die Geschlechtsverhältnisse beeinflußt. Bei Tieren und Pflanzen finden wir außerordentlich häufig Zwitterigkeit mit sedentärer bzw. parasitischer Lebensweise verbunden. Für die Getrenntgeschlechtlichkeit dürfte die verschieden große Entwicklungsgeschwindigkeit als Erklärung dienen, indem bei den einen Geschöpfen das weibliche Stadium nicht erreicht wird, sie erscheinen uns als männlich, bei den anderen das Jugendstadium so verkürzt ist, daß sie uns von allem Anfang als weiblich vor Augen treten. Für die Zwitterigkeit dürfte die erbliche Fixierung beider Geschlechtsformen im Zusammenhang mit Übereinanderschiebung der beiden Stadien zur Erklärung dienen.

Durch solche Betrachtungen war ich über die Würmer in die Erscheinung der Intersexualität gelangt und fand, nachdem ich das später zur Besprechung gelangende Schema entworfen hatte, in GOLDSCHMIDT (1920) im Kapitel der konsekutiven Monoecie ein Beispiel von besonderem Werte für mich: „Bei gewissen prosobranchiaten Schnecken finden sich fast oder völlig sedentäre Formen der Gattung *Crepidula*, die auf Austernschalen sich festsetzen und zuerst funktionell und strukturell Männchen sind, dann die Organe rückbilden, eine Art hermaphroditischen Stadiums durchmachen, worauf ein rein weibliches Stadium folgt. Besonders deutlich ist dies dort, wo die Larven sich in Kettenform aneinander legen. Bei einer dieser Arten nun, *Crepidula plana*, sind die jungen Tiere sexuell Neutra. Werden sie, ebenso auch wie Männchen, für sich gehalten, so entwickeln sie sich bald zu Weibchen. Werden sie aber mit größeren Tieren sowohl Weibchen als Männchen zusammengebracht, so gehen sie alsbald in die männliche Phase über. Alle Experimente zeigen, daß die Anwesenheit größerer Tiere nötig ist, um die Entwicklung der männlichen Phase herbeizuführen. Larven, die sich ohne die Nähe

der größeren Individuen entwickeln, durchlaufen wahrscheinlich nie die männliche Phase. Selbst in der Übergangszeit kann durch den Reiz der großen Nachbarn die männliche Phase wiederholt werden. Während der männlichen Phase ist das Körperwachstum verzögert. Es ist jedoch ein sehr rasches bei den Neutra und den Tieren, welche die männliche Phase hinter sich haben. Ein Befund, der die Art des Reizes, den die großen Tiere ausüben, erklären könnte, wurde nicht erbracht.“

GOLDSCHMIDT weist auf die Wichtigkeit der Feststellung einer verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit der Neutren und weiblichen Phase einerseits und der männlichen Phase andererseits hin, welche die für die Diskussion der Intersexualität so bedeutsame Differenzierungsgeschwindigkeit darstellt. Der rätselhafte Einfluß der großen Tiere bestehe zunächst in einer Verlangsamung der Differenzierung. Die Tatsache erlaube uns, den Anschluß an die Erscheinungen der Intersexualität herzustellen. „Wir sehen folgendes (GOLDSCHMIDT l. c.): 1. Bei den anderen *Crepidula*-Arten entwickelt sich (ebenso wie bei gewissen Krebsen) jedes Individuum zunächst zu einem Männchen. 2. In beiden Fällen sind diese Männchen freischwimmend resp. beweglich, während die spätere weibliche Phase sedentär ist, nämlich parasitisch oder kommensal. 3. Bei *C. plana* tritt die männliche Phase nur ein, wenn die Entwicklung durch die Anwesenheit größerer Tiere gehemmt wird. Es muß also wohl in allen Fällen genetisch Gleiches vorliegen und die Besonderheit der *C. plana* besteht nur darin, daß der die weibliche Phase bedingende besondere physiologische Zustand, den der Parasitismus oder Kommensalismus hervorruft, ohne den paralysierenden Einfluß der großen Nachbarn mit großer Geschwindigkeit erreicht wird. Erinnern wir uns nun einmal der Erklärung der normalen und intersexuellen Männchen von *Lymantria*. Dort hatten wir normale Männchen, wenn die langsamer verlaufende Produktion der weiblichen Hormone (verglichen mit den Hormonen der männlichen Differenzierung) erst nach dem Abschluß der Entwicklung ein wirksames Quantum erreicht haben würde; fiel dieser Zeitpunkt noch in die Entwicklungszeit, so erhielten wir Intersexe. Denken wir uns nun einmal, daß ein solcher männlicher Schmetterling imstande wäre, ein parasitisches Leben zu beginnen und weiter zu wachsen. Dann müßte er sich unbedingt in ein Weibchen verwandeln. Wir behaupten daher, daß diese konsekutiven Hermaphroditengenetische Männchen sind, deren Existenz durch Parasitismus oder Kommensalismus sozusagen über

ihre eigentliche Lebenszeit hinaus verlängert wird, so daß sie ihre weibliche Phase noch erleben. Jedes Insekt würde sich ebenso verhalten, wenn es physiologisch in die Lage kommen könnte und jedes Amphibium, Vogel, Säugetier ebenso, wenn nicht hier die innere Sekretion der Gonade dauernd die andersgeschlechtliche Phase unterdrückte ... Bei *Crepidula plana* ist die Differenzierungsgeschwindigkeit von Anfang an so groß, daß die männliche Phase nur klar zur Ausbildung kommt, wenn diese Geschwindigkeit durch den unbekannten Einfluß der Anwesenheit großer Tiere herabgesetzt wird.“

GOLDSCHMIDT hält es nicht für unwahrscheinlich, daß auch der von CUÉNOT bei *Asterina gibbosa* entdeckte nach geographischen Bezirken verschiedene Hermaphroditismus hierher gehört.

GOLDSCHMIDT hält wie G. SMITH diese konsekutiven Hermaphroditen für genetische Männchen. Doch sagt er: „Es könnte aber auch so sein, daß die Hermaphroditen genetisch gar kein Geschlecht hätten, d. h. daß alle Gameten funktionsfähig und gleich sind und jede Befruchtung deshalb dieselbe Kombination in bezug auf die Quanten der beiden Geschlechtsenzyme bedingt. Dann hätten wir hier ein drittes Geschlecht.“

Bei unserer Auffassung, daß sich aus dem neutralen Geschlecht durch reichliche Ernährung und geringere Beweglichkeit das weibliche entwickelt hat, wobei das bewegliche Jugendstadium zum männlichen wurde und mit der Zeit noch weiter „vermännlichen“ konnte, ist nicht nur klar, daß in jedem Geschlecht auch das andere darin steckt, sondern daß sich die Männlichkeit, einmal erblich fixiert, auch in die weibliche Phase mehr oder weniger ausdehnen kann. Auch der Fall von *Crepidula plana* klärt sich auf. Wenn ursprünglich solche bewegliche männliche Individuen zusammen mit älteren, ob nun Männchen oder Weibchen gelebt haben, so waren für sie die Ernährungsbedingungen viel ungünstiger, da ihnen die großen Individuen das Futter weggefressen haben; sie blieben also in ihrer Entwicklung gehemmt, d. h. sie verblieben im männlichen Jugendzustand. Dieses Verhältnis hat sich endlich als erblicher Reiz fixiert. Da sich nun Faktoren, welche den Übergang vom beweglichen zum sesshaften Zustand bedingen, erblich festgelegt haben, so muß dies auch in gleicher Weise für die beiden entstandenen Geschlechter dieser Zustände der Fall gewesen sein, d. h. also wie es in jedem Lebewesen einen Faktor für die Entwicklung des Jugendzustandes und einen für die des reifen geben muß, so müssen auch in jedem Lebewesen die Erbfaktoren zur Entwicklung jeden

Geschlechtes vorhanden sein. GOLDSCHMIDT (1920) zieht aus den Erscheinungen der Intersexualität folgende Schlußfolgerungen: „Ein jedes sich entwickelnde Individuum eines zweigeschlechtlichen Organismus enthält die Stoffe, deren Wirkung das eine wie das andere Geschlecht hervorrufen kann. Ein besonderer Mechanismus, der in den Mendel-Experimenten erschlossen wird und in den Geschlechtschromosomen sichtbar gegeben ist, bewirkt es, daß diese Stoffe in relativ verschiedener Quantität auf je die Hälfte der Individuen verteilt werden. Diese Stoffe wirken nach Art der Enzyme proportional ihrer Konzentration. Die quantitative Differenz in den beiden Gruppen von Individuen läßt automatisch die männlichen oder weiblichen Enzyme zuerst die entscheidende Reaktion vollenden. Diese Reaktion ist die Erzeugung der spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung.“

Da viele Erscheinungen zeigen, daß „die Entscheidung über das Geschlecht im wesentlichen davon abhängt, ob die befruchtete Eizelle ein oder zwei X-Chromosomen enthält und daß dieses rein quantitative Verhältnis entscheidend ist, nicht die Qualität des in den Chromosomen Enthaltenen“, wird meine Anschauung, daß es sich ursprünglich nur um ein Geschlecht gehandelt hat, bekräftigt. Da für das Geschlecht entscheidend die Differenz der Valenzen zweier Quantitäten ist, nicht aber die absoluten Quanten, so können verschiedene Rassen verschieden sein in bezug auf die absoluten Quanten bei gleicher Valenzdifferenz. Dies geht nicht nur aus den Untersuchungen über die zygotische Intersexualität bei *Lymantria dispar* hervor, das könnte doch auch die Erklärung für das Verhalten der geographischen Rassen sein, welche von BRUNSWIK (1924) im Anschluß an KNIEP als durch multiple Allelomorphe der Sterilitätsfaktoren bedingt aufgefaßt werden. Man könnte doch annehmen, daß bei einer Rasse die absoluten Weiblichkeitsquanten höher sind, diese daher mit den Mycelien aus allen Sporen einer anderen copulieren muß.

### Kernübertritt und Basidie.

Wir wollen nun einmal schematisch (Fig. Q) zur Darstellung bringen, an welch verschiedenen Punkten der Entwicklung es zum Paarkernstadium kommt. Hierbei sei hervorgehoben, daß es sich bei dieser Reihung absolut nicht um eine phylogenetische Anordnung handelt und daß viele bekannte Fälle als nicht für unsere Frage wichtig natürlich unberücksichtigt blieben. Die Kugeln mit einem großen Punkte stellen junge Vollbasidien, die mit 2 Kernen früh-

geborene Basidien (Conidien) dar. Der Übergang des Mycel von männlich in weiblich wird durch Verbreiterung des Mycelfadens zum Ausdruck gebracht, doch ändert sich nichts, wenn jemand diese Anschauung ablehnt und den einen Faden für weiblich, den anderen für männlich hält.

Wir beginnen mit den Brandpilzen, die sicherlich infolge Parasitismus stark abgeleitete Basidiomyceten darstellen.

Bei *Ustilago Triticici* (Fig. Qa) können nach PARAVICINI (1917) mitunter schon 2 Zellen des Promycel (Epibasidie) miteinander copulieren (wenn auch sonst das Promycel und seine Seitenäste zu langen miteinander copulierenden Mycelfäden auswachsen), so daß die erste eigentliche Mycelzelle schon zweikernig ist. Wenn nun in den tatsächlich (bei *Ustilago nuda*) auftretenden kugelig abgerundeten Mycelzellen keine Kernverschmelzung eintreten würde, hätten wir Zweikernconidien. Es soll im Schema a nur angedeutet werden, daß die Möglichkeit von „frühgeborenen Basidien“ besteht. Da schließlich die beiden Kerne in den Kugelzellen verschmelzen, erweisen sich diese als Hypobasidien.

b) Bei *Tilletia Triticici* tritt oft die nächst denkbare Stufe ein, indem die an der Hypobasidie (Spore) gebildeten Sporen (Conidien) miteinander copulieren, solange sie noch auf der Basidie sitzen. Auch hier ist natürlich gleich die erste Mycelzelle zweikernig. Hier treten deutlich Zweikernconidien, die sog. Sichelconidien, auf, die ihrer Form nach sehr gut frühgeborene Basidien darstellen.

Natürlich ist hier auch der Fall vertreten, daß die Sporen erst nach ihrem Abfallen von der Basidie miteinander copulieren (c). Die nächst weitere Stufe ist die, wo aus den abgefallenen Sporen Mycelfäden keimen, die miteinander copulieren.

In d sehen wir eine Stufe, auf der die X-Phase wohl ausgeprägt ist. Die beiden (zuerst männlichen Mycelfäden) copulieren miteinander durch Kernübertritt, das Zweikernmycel kann sehr frühgeborene Basidien (Conidien, Kugelzellen des Velums, Aecidiosporen), spätere frühgeborene Basidien (Conidien, Cystiden, Uredosporen) und endlich Vollbasidien (Teleutosporen) erzeugen. Dieser Fall gilt so gut für viele Uredineen wie Holobasidiomyceten (Hymenomyceten).

Ein besonderer Fall ist e, wo gleich die erste Zelle des Zweikernstadiums, also die Zelle, in welche der Kerneintritt stattfindet, zu einer frühgeborenen Basidie (Aecidiospore)<sup>1)</sup> wird,

---

<sup>1)</sup> Eigentlich Aecidiosporenmutterzelle, die durch Querteilung in die Aecidiospore und die Interkalarzelle zerfällt.

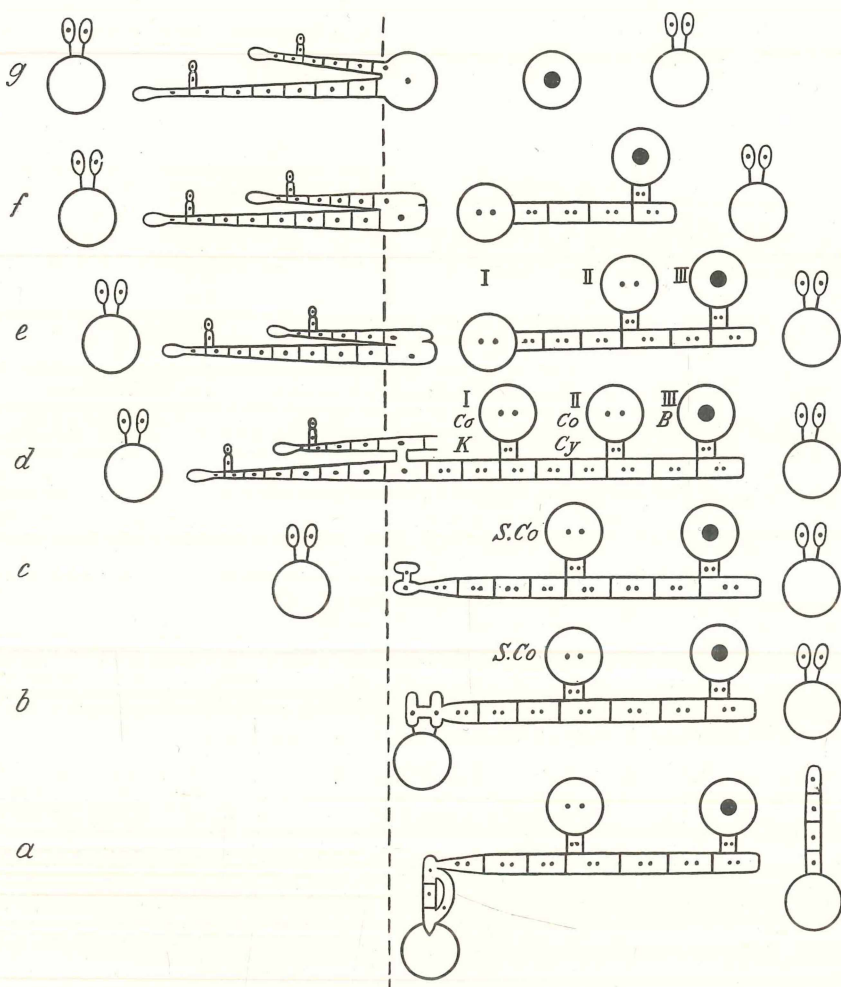


Fig. Q. Schematische Zusammenstellung verschiedener Fälle der Entstehung des Paarkernstadiums. Basidiosporen länglich oval mit einem Kern (Punkt), Einkernmycel mit Einkernconidien bzw. Spermatien (rund und klein) mit einem Punkt, Paarkernmycel mit zwei Punkten. Kreis mit zwei nebeneinander liegenden Punkten (Paarkern): frühgeborene Basidie. Kreis mit einem großen Punkt (Verschmelzungskern): Vollbasidie. a) *Ustilago Tritici*. Hier copulieren manchmal schon zwei Zellen des Promycels (Epibasidie). Das Paarkernmycel erzeugt (vielleicht frühgeborene Basidien und) Basidien. b) *Tilletia Tritici*. Es copulieren oft die Sporen, solange sie noch auf der Basidie sitzen, oder c) nachdem sie abgefallen sind. In beiden Fällen erzeugt das Paarkernmycel frühgeborene Basidien (Sichelconidien) und endlich Basidien. d) Zwei Sporen bilden je ein Einkernmycel; dieses ist zuerst männlich und bildet Spermatien (Oidien); später copulieren sie, da der eine Faden bereits weiblicher ist als der andere; das Paarkernstadium erzeugt erst eine Sorte frühgeborener Basidien (Conidien, Velumkugeln, Aecidiosporen), später eine zweite Sorte (Conidien, Cystiden, Uredosporen), und endlich Vollbasidien (Teleutosporen). Es stellt einen bei Hymenomyceten und Uredineen sehr häufigen Fall dar. Für letztere müßte zwischen I und II eine Unterbrechung gedacht werden. e) Dasselbe wie in d, nur daß die erste entstandene Paarkernzelle gleich eine frühgeborene Basidie (Aecidiospore) ist, welche ein Paarkernmycel mit frühgeborenen Basidien und Vollbasidien erzeugt. Der Fall von *Phragmidium speciosum*. f) Nächst denkbarer Fall: die erste entstandene Paarkernzelle ist eine frühgeborene Basidie, die ein Paarkernmycel mit Vollbasidien erzeugt. g) Nächst denkbarer Fall: die erste entstandene Paarkernzelle ist schon eine Vollbasidie.



welche ein Zweikernmycel hervorbringt mit Frühgeburten und Vollbasidien. Er ist durch *Phragmidium speciosum* vertreten.

Als nächstmögliche Stufe ist die zu denken (f), wo die durch Kernübertritt entstandene Zelle ebenfalls gleich frühgeborne Basidie ist; das aus ihr hervorgehende Zweikernmycel erzeugt aber nur Basidien.

Endlich muß der Fall (g) angenommen werden, daß gleich die erste Zelle nicht eine Frühbasidie, sondern eine Vollbasidie wird.

Was sehen wir also: Die Basidie ist das Oogonium, in welche der Kernübertritt und in welcher die Kernverschmelzung stattfindet.

Verfolgen wir jetzt die Fälle in umgekehrter Reihenfolge, so wie es in der Entwicklung tatsächlich der Fall gewesen sein muß:

1. 2 Mycelfäden copulieren miteinander. Die Copulationszelle ist die Basidie, es erfolgte Kernübertritt und Kernverschmelzung in dieser Zelle, hierauf Reduktionsteilung und Sporenbildung (g).

2. 2 Mycelfäden copulieren miteinander. Die Copulationszelle ist nur eine frühgeborne Basidie. Sie erzeugt ein 2x-Mycel (bzw. Fruchtkörper) mit Vollbasidien (f).

3. 2 Mycelfäden copulieren miteinander. Die Copulationszelle ist nur eine frühgeborne Basidie. Sie erzeugt ein 2x-Mycel (bzw. Fruchtkörper) mit frühgeborenen Basidien und Vollbasidien (*Phragmidium speciosum*) e.

4. 2 Mycelfäden copulieren miteinander. Die erste Zweikernzelle zeigt nicht einmal den Charakter der frühgeborenen Basidien; diese und die Vollbasidien werden erst in späteren Stadien erzeugt. (Uredineen und Hymenomyceten) d.

5. Die Einkernmycelien werden immer kürzer, bis schon die abgefallenen Sporen ohne ein Einkernmycel zu bilden miteinander copulieren (c) oder sogar schon, solange sie noch auf der Basidie sitzen (b) oder endlich, schon die Zellen der Basidie copulieren miteinander (a); (a—c bei Brandpilzen). Wir sehen aus dem Schema, daß der Fall e (*Phragmidium speciosum*) tatsächlich vor dem allhäufigsten Fall (d) eine wichtige Erscheinung voraus hat: Es geht der Kernübertritt unter auffälligen Begleiterscheinungen vor sich, indem die erste Zelle des 2x-Mycels eine frühgeborne Basidie ist, während sonst diese Erscheinung ohne jede äußerliche Ausstattung zu erfolgen scheint. Doch in Wirklichkeit ist dies auch im Falle d zumeist mit einer unglaublich merkwürdigen Erscheinung begleitet. Ab dem Zweikernmycel sind zumeist alle Zellen bis zur Basidie mit Schnallen versehen. KNIEP hat darauf hingewiesen, daß die

Schnallen der Basidiomyceten den Hakenbildungen der Ascomyceten homolog sind, wenn auch letztere nur bei der Entwicklung der Asci auftreten, die Schnallen hingegen allgemein verbreitet sind. Wenn nun Ascus und Basidie homolog sind, ist es dann noch zu verwundern, wenn dort die Hakenbildung im Zweikernstadium und hier die Schnallenbildung ebenfalls im Zweikernstadium auftritt? Zeigt die der Hakenbildung homologe Schnallenbildung der Basidiomyceten nicht am deutlichsten, daß ab der ersten Paarkernzelle eine Basidientendenz vorhanden ist, die sich eben in der Ausbildung von frühgeborenen Basidien kundgibt?

Daß die Schnallenbildung zur Erhaltung und Erzeugung von Kernpaaren mit geschlechtsverschiedenen Kernen notwendig ist, kann uns für jene Fälle einleuchten, wo die Zweikernzellen so schmal sind, daß die beiden Kerne nicht nebeneinander sondern hintereinander zu liegen kommen. Im ersten Fall brauchen sich die beiden Kerne nur conjugiert teilen und die zwischen den Tochterkernpaaren auftretende Wand muß zwei Kernpaare mit den beiden geschlechtsverschiedenen Kernen voneinander trennen, im letzteren Falle ist keine Wandbildung denkbar, die wiederum zwei gleiche Kernpaare voneinander trennen würde. Wenn das auch keine Erklärung der Schnallenbildung ist, so wird uns diese doch verständlich. Auch kann man begreifen, daß bei breiteren Tramastrahlen infolge der richtigen Stellung (nebeneinander) der beiden Kernpaare, die Schnallenbildung unterbleiben kann, wie ja allenthalben die verschiedensten Wandbildungen vorhanden sein oder fehlen können. Nun hat Kniep gefunden, daß tatsächlich 2 Entstehungsweisen der Basidienbildung zu unterscheiden sind, die mit Schnallenbildung, die der Entstehung mit Hakenbildung homolog ist und die ohne solche, welche der Ascusentstehung vom *Galactinia*-Typus entspricht. Brunswik fand innerhalb derselben Gattung *Coprinus*, die sonst Schnallen führt, bei 3 Arten Zweikernfruchtkörper bei gänzlichem Fehlen von Schnallen. Es wäre nun nicht so undenkbar, daß das Fehlen eines sonst so charakteristischen Merkmals auf solche räumliche Verschiedenheit (wie Zellenweite) zurückzuführen wäre. Wie sehr trotz sonst charakteristischen Verhaltens Wandbildungen innerhalb enger Verwandtschaftsverhältnisse schwanken können, sehen wir z. B. bei der Tremellabasidie. Ja innerhalb derselben Species sahen wir bei *Pilacre* die Wände im Basidienträger, das Fehlen derselben im homologen Conidienträger. Endlich gibt es doch Gastromyceten, deren Holobasidie von „septierten“ Paraphysen begleitet wird. Dies

sei nur zum Beweis dafür angeführt, daß trotz des Schwankens im Besitz von Schnallen bei nahestehenden Formen, die Schnallen doch ein Erbstück sind, welches viele Basidiomyceten mit den Ascomyceten gemeinsam haben.

Überblicken wir das im letzten Abschnitt Gehörte, so müssen wir sagen: daß auch die Velumkugelzellen frühgeborene Basidien darstellen, geht außer ihrer palisadenartigen Anordnung an Stellen, wo sonst ein steriles Hymenium sitzt, auch daraus hervor, daß ab der ersten Zweikernzelle in jeder weiteren Zelle eine Basidientendenz steckt. Während die Entwicklung der Vollbasidie gewisser äußerer Faktoren bedarf, ist der Eintritt der Kernverschmelzung vielleicht davon abhängig, daß der weiblichere Kern in sein vollweibliches Stadium gelangt. Diese beiden ursprünglich zusammenfallenden Zeitpunkte, sind wahrscheinlich durch die parasitische Lebensweise mit ihrem großen Einfluß auf morphologische Gestaltung und Geschlechtsverhältnisse bei den meisten Pilzen auseinander geraten, so daß es eben frühgeborene Basidien, Einkernbasidien usw. gibt.

Endlich müssen wir uns sagen: Gerade die Uredineen mit ihren vielen Übergängen von Teleutosporen zu Uredo- und Aecidiosporen hätten uns daraufführen müssen, daß es frühgeborene Basidien gibt, daß die Diploidconidie ein Homologon der Basidie ist. Doch ist um so wertvoller, daß uns erst das genauere Studium der Hymenial- und Basidialverhältnisse der Auriculariaceen darauf geführt hat, da hierdurch um so deutlicher wird, daß die Uredineen ein Seitenzweig der Auricularineae sind. Daß die frühgeborenen Basidien auch bei den Hymenomyceten auftreten und dort zu einer Fülle der verschiedensten Gestalten mit mannigfachen Funktionen führen, ist ein Zeichen dafür, daß es sich um eine mit dem Entstehen des Paarkernmycels verbundene Erscheinung allerweitester Verbreitung handelt. Es ergeben sich daraus wichtige Grundsätze nicht nur für die Beurteilung der verschiedensten Elemente fertiler und steriler Hymenien sondern auch im Verein mit cytologischen Untersuchungen für die Bewertung der Zweikernconidien bzw. der Conidienträger bei den Fungi imperfecti.

### **Zusammenfassung des Neuen.**

1. Die Gesetzmäßigkeit des Hymeniums der Coprini beruht auf der sympodialen Verzweigung der Basidienbüschel in Verbindung mit charakteristischer Formveränderung der einzelnen Zweigsysteme, indem die Zweige I. Ordnung zu Cystiden bzw. frühreifen Basidien,

die II. Ordnung zu Basidien bzw. spätreifen Basidien, die III. Ordnung zu Paraphysen werden. Natürlich erklärt sich ebenso das Hymenium mit mehr als zwei Generationen von Basidien.

2. Es gibt frühgeborene Basidien, d. h. Gebilde, die vorzeitig an Basidienstelle entstehen und dementsprechend mehr oder weniger in ihrer Form an die verschiedenen Entwicklungsstadien der Basidie erinnern. Sie sind zweikernig. Hierher gehören die Aecidiosporen und Uredosporen der Uredineen, die Sichelconidien der Tilletieen, die Velumkugeln, Cystiden, Pseudophysen der Hymenomyceten, die Conidien bzw. Conidienträger am Paarkernstadium. (Die Paraphysen stellen junge Basidien dar.)

3. Die Diploidconidie ist homolog einer jungen Basidie (Hypobasidie). Der Conidienträger ist meist homolog einer Vollbasidie (Basidie mit Sterigmen und Sporen). *Pilacrella delectans*, *Pilacre Petersii* sind Beispiele für den ersten Fall, die Conidienträger von *Polyporus annosus*, *Sebacina incrustans* für den zweiten.

4. Entsprechend dem quirligen Bau der Basidie der Tremellaceen ist auch die frühgeborene Basidie (Conidienträger) sehr oft quirlig gebaut.

5. Die reihenweise Anordnung der Basidien bei den Sirobasidiaceen kommt dadurch zustande, daß jede Zelle des paarkernigen Tramafadens zur Basidie wird, während sonst die Tramazellen Äste bilden, die in sympodiale Basidienbüschel übergehen. Wenn also die Endzelle eines Tramafadens zur Basidie anschwillt, kann entweder die nächst untere Zelle auch zur Basidie werden (Sirobasidium) oder diese Zelle wächst zu einem Faden aus, der terminal mit einer Basidie endet, deren nächst untere Zelle wächst aus und wird zu einer Basidie usw. (sympodiales Basidienbüschel).

6. Bei den Uredineen ist keine Neuerwerbung zu verzeichnen: Die verschiedenen zweikernigen Sporenformen treten anderwärts als frühgeborene Basidien auf. Das Abfallen der Basidien kommt bei *Jola javensis*, die räumliche Trennung der verschiedenen Sporen in Lagern bei *Craterocolla cerasi*, die reihige Basidienanordnung bei den Sirobasidiaceen, der Parasitismus bei den Auriculariaceen vor und ebenda sind ähnliche Hymenophore nachgewiesen wie die von *Cronartium*.

7. Die ersten Organismen hatten nur ein Geschlecht, indem sie selbst und ihre Fortpflanzungszellen beweglich waren. Durch sedentäre bzw. parasitische Lebensweise wurden die in der Jugend beweglichen Organismen und ihre Fortpflanzungszellen besser ernährt, größer, unbeweglicher: sie erscheinen uns als Eizellen, die des

jugendlichen Stadiums als männliche Geschlechtszellen. Die Faktoren für die Entwicklung eines beweglichen Jugend- und gesetzteren Reifestadiums haben sich als Geschlechtstfaktoren vererbt. (Es muß nicht in allen Fällen die sedentäre Lebensweise die Weiblichkeit erzeugt haben, es genügt auch die infolge des Wachstums entstandene Größenzunahme, um gegen ein kleineres Jugendstadium in bezug auf Nahrungsaufnahme infolge Erfahrung und Stärke ruhiger und gesetzter zu werden. Bei sedentärer Lebensweise erfolgt dies zwangsläufig).

8. Die Mycele vieler Basidiomyceten scheinen zuerst männlich zu sein, um dann weiblich zu werden und mit einem Oogonium = Basidie abzuschließen. Die Geschlechtszellen des männlichen Stadiums sind die Spermatien (Oidien), die zumeist funktionslos geworden sein dürften.

9. Weil infolge der Geschlechtsdifferenz zwischen Mycelien Kernübertritte erfolgen, bevor ein Kern sein weibliches Reifestadium erreicht hat, kommt das Paarkernstadium zustande. Dieses ist infolge des doch geschlechtlichen Aktes des Kernzusammentrittes mit Basidientendenz erfüllt, die sich in der der Hakenbildung der ascogenen Hyphen homologen Schnallenbildung und in der Bildung von frühgeborenen Basidien kundgibt.

10. Gemäß Punkt 7 und der Erscheinungen bei *Crepidula plana* kann man sich die Verhältnisse so vorstellen: Der bereits stärker weibliche Faden hält durch reichlichere Ernährung den in der Nähe liegenden mehr oder weniger männlichen Faden im männlichen Zustand nieder, bis die Geschlechtsdifferenz so stark wird, daß die von dem weiblichen Kern ausgehende Reizwirkung den männlichen zum Übertritt veranlaßt; die Kernverschmelzung findet erst in dem Moment statt, wo der weibliche Kern seine Vollreife erlangt hat.

11. Auf jeden Fall war bei den Basidiomyceten die Basidie zuerst da; erst nachträglich traten durch die geschilderten Verhältnisse (frühzeitiger Kernübertritt und parasitische bzw. sedentäre Lebensweise mit reichlicher Ernährung) die Vorbedingungen zur Bildung der frühgeborenen Basidien auf. Alle auf diese als Vorläufer der Basidien aufgebauten phylogenetischen Betrachtungen sind mithin hinfällig.

---

### Literaturverzeichnis.

- BREFELD: Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. 3. Heft. 1877.  
 —: Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. 7. Heft. 1888.  
 —: Dasselbe. 8. Heft. 1889.
- BRUNSWIK: Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Bot. Abhandl. 1924.
- BUCHOLTZ: Hypogaeen aus Rußland. *Hedwigia* XL, 1901.
- BULLER: Die Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus sterquilinus*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56 1915.
- CAVARA: Contributo alla conoscenza delle Podaxineae. *Malpighia* XI, 1897.
- CONARD: The structure and development of *Secotium agaricoides*. *Mycologia* VII, 1915.
- DIETEL: Über die Abschleuderung der Sporidien bei den Uredineen. *Mycol. Zentralbl.* Bd. 1 1912.
- GÄUMANN: Über die Entwicklungsgeschichte von *Jola javensis* PAT. *Ann. myc.* Bd. 20 1922.
- GOLDSCHMIDT: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. 1920.
- HÖHNEL u. LITSCHAUER: Beitrag zur Kenntnis der Corticieen. II. Mitteil. 1907.
- KLEBAHN: Die wirtswechselnden Rostpilze. 1904.
- KNIEP: Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea* FL. DAN. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 3 1911.
- : Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I, II. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 5 1913.
- LEHFELDT: Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. *Hedwigia* Bd. 64 1923.
- LOHWAG: Der Übergang von *Clathrus* zu *Phallus*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 49 1924.
- : Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Secotium agaricoides*. *Österr. bot. Zeitschr.* Jahrg. 1924.
- : Zur Stellung und Systematik der Gastromyceten. *Verh. d. zool.-bot. Ges. in Wien* Bd. 74 1924.
- : Die Homologien im Fruchtkörperbau der höheren Pilze. *Biologia generalis*. 1925.
- : Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gastromyceten. *Beih. z. bot. Zentralbl.* 1925.
- LOTSY: Vorträge über Stammesgeschichte. 1907.
- MAIRE: Rech. cytolog. et taxonom. sur les Basidiomycètes. 1902.
- MATRUCHOT: Rech. biol. sur les Champignons. *Rév. gén. bot.* 1897.
- MÖLLER, A.: Protobasidiomyceten, Heft 8 von SCHIMPER: Bot. Mitteil. a. d. Tropen 1895.
- NEUHOF: Cytologie und systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen. *Bot. Arch.* Bd. 8 1924.
- PARAVICINI: Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. *Ann. myc.* Vol. 15 1917.
- SYDOW: Die Verwertung der Verwandtschaftsverhältnisse und des gegenwärtigen Entwicklungsganges zur Umgrenzung der Gattungen bei den Uredineen. *Ann. myc.* Vol. 19 1921.
- WALKER: Development of *Pluteus admirabilis* and *Tubaria furfuracea*. *Bot. Gaz.* Vol. 68, 2, 1919.
- WETTSTEIN, R.: Zur Morphologie und Biologie der Cystiden. *Sitz-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien* 1887.
- ZÄTTLER: Vererbungsstudien an Hutpilzen. *Zeitschr. f. Bot.*, 16. Jahrg., 1924.

## Tafelerklärung.

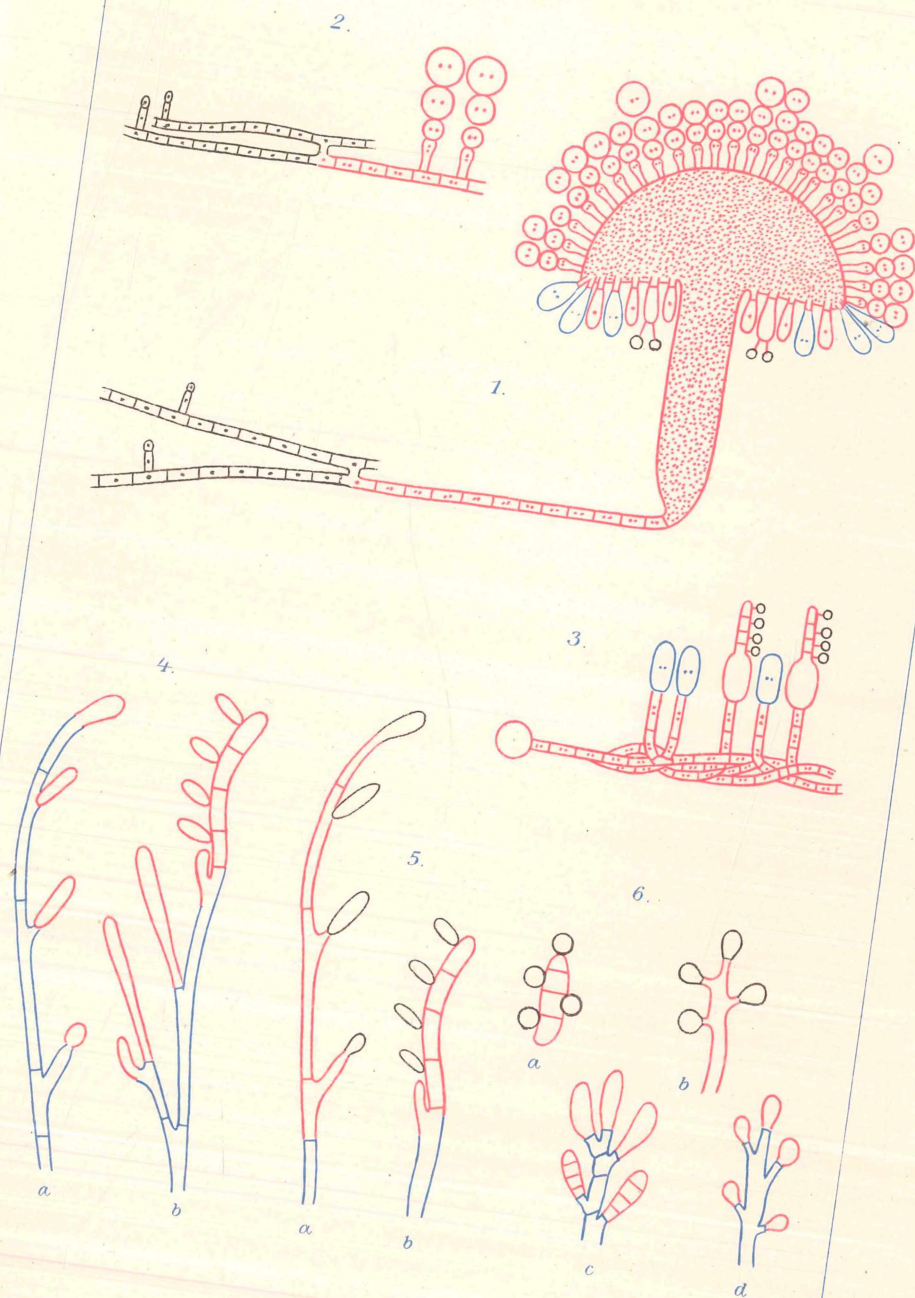
### Tafel 14.

Fig. 1, 2 u. 3. Homologisierung des Entwicklungsganges eines *Coprinus* (Fig. 1) mit dem einer Uredinee. Fig. 2: Vom Einkernmycel bis zur Entstehung der Aecidiosporen. Fig. 3: Von der Aecidiospore bis zur Entstehung der Sporidien. Einkernmycel mit Trägern von Stäbchenoidien bzw. Spermatien (schwarz). Paarkernmycel und Trama (rot), Velumkugeln bzw. Aecidiosporen = frühgeborene Basidien (rot), Cystiden bzw. Uredosporen = später auftretende und mithin den Basidien ähnlichere frühgeborene Basidien (blau). Basidien bzw. Teleutosporen (rot ohne Kerne). Sporen bzw. Sporidien (schwarz). Die Paraphysen des *Coprinus* haben kein Homologon bei den Uredineen, was an dem Vergleich nichts ändert, da, wie wir wissen, die Paraphysen spätgeborene Basidien sind und bei anderen Hymenomyceten aus ihnen die späteren Basidiengenerationen hervorgehen, während *Coprinus* nur kurze Zeit Basidien bildet. Die Uredineen gehören jener biologischen Gruppe an, die lange Zeit hindurch Basidien (Teleutosporen) erzeugen.

Fig. 4. Die beiden Tramafäden von Fig. E a u. b nach meiner Auffassung: Tramafaden = Tramafaden (blau), Conidie = Basidie (rot).

Fig. 5. Dieselben Tramafäden nach A. MÖLLER's Auffassung, wenn er (im Gegensatz zu seiner Beurteilung der Fig. E a u. b) schreibt: *Pilacrella* lehrt, wie die Entstehung der Auriculariabasidie aus dem conidientragenden Faden zu denken ist. Also: Conidien tragender Tramafadenteil = Basidie (rot), Conidie = Basidiospore (schwarz).

Fig. 6. Homologisierung bei *Pilacre*, und zwar a u. b nach BREFELD's Auffassung: Basidie = Conidienträger (rot), Basidiospore = Conidie (schwarz); c u. d nach meiner Auffassung: Basidienbüschelträger (Tramafaden) = Conidienträger (Tramafaden) blau; Basidie = Conidie. Also: Basidienstand = Conidienstand, beide sympodialen Aufbaues.



Lohwag gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.