Nachdruck verboten
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten.

II. Kerndegeneration bei einigen *Clavaria*-Arten.

Von
Robert Bauch.

(Hierzu 1 Textfigur und Tafel 3 u. 4.)

Die Gattung *Clavaria* wird in der letzten monographischen Bearbeitung, die die Clavariaceen durch Coker (1923) erfahren haben, in eine größere Anzahl von Untergruppen aufgeteilt. Von diesen Gruppen erscheint die *Cinerea*-Gruppe durch ihre konstante Zweisporigkeit besonders bemerkenswert. Der Umgrenzung, die Coker dieser Gruppe gibt, entspricht die von Schroeter (1889) von der Gattung *Clavaria* abgetrennte Gattung *Clavulina*, deren Hauptmerkmal die Zweisporigkeit gegenüber der Viersporigkeit von *Clavaria* sein sollte. Es hat sich aber gezeigt, daß die Sporenzahl der Clavariaceen kein sicheres differentialdiagnostisches Merkmal für eine derartige Trennung abgibt, da auch im Umkreis der Gattung *Clavaria* im Schroeter'schen Sinne Abweichungen von der Vierzahl der Basidiosporen vorkommen. Auch hier sind rein zweisporige Arten bekannt, daneben auch noch solche, die in den Artdiagnosen als „zweisporig bis viersporig" vermerkt werden. Leider läßt sich aus den Angaben der Systematiker nur in den seltensten Fällen ersehen, ob zweisporige und viersporige Basidien gemischt in einem Fruchtkörper zu finden sind oder ob sie auf verschiedene Pilzindividuen verteilt sind — ein Punkt, der für die Zusammenstellung eines Entwicklungsganges der betreffenden Arten immerhin einigen Anhalt geben könnte. Die unten folgende Liste gibt einen Überblick über das Auftreten abnormer Sporenzahlen innerhalb der Clavariaceen. Sie schließt sich an die Gruppeneinteilung Coker's

an und berücksichtigt auch einige andere Daten der systematischen Literatur, die für entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen von Bedeutung sind.

Clavaria fuscata OUD. (Syn. *C. foetida* ATKINSON). Zweisporig (BURT p. 52; COKER p. 23).

C. acuta SOW. Normal viersporig, auch zweisporig vorkommend? (COKER p. 27).

C. helveola PERS. Zwei- bis viersporig (COKER p. 37).

C. vermiculata MICHELI. Viersporig ohne Schnallen (COKER p. 45).

C. appalachiensis COKER. Viersporige und selten zweisporige Basidien (COKER p. 53).

C. fusiformis SOW. Meist viersporig; gewöhnlich auch einige zweisporige Basidien im viersporigen Hymenium (COKER p. 54).

C. aurantio-cinnabarina SCHW. Viersporig, selten zweisporig; wenig Schnallen (COKER p. 60).

C. similis (BOUD. et PAT.) (syn. *C. inaequalis* MÜLLER). Normal viersporig; bei Rostock auch in rein zweisporigen Exemplaren vorkommend (BAUCH 1926 p. 341).

C. amethystinoides PK. Zweisporig; wenig Schnallen (COKER p. 65).

C. ornatipes PK. Zweisporig ohne Schnallen (COKER p. 67).

C. cristata (HOLMSK.) PERS. Stets zweisporig (SCHROETER p. 442; BURT p. 31; COKER p. 68).

C. rugosa BULL. Stets zweisporig (SCHROETER p. 442; BURT p. 32; COKER p. 68).

C. cinerea BULL. Stets zweisporig (SCHROETER p. 443; BURT p. 40; COKER p. 68). COKER fast diese drei Arten als *C. cristata* zusammen.

C. pistillaris L. Zwei- bis viersporig (BURT p. 58).

C. ligula SCHAEFF. Viersporig ohne Schnallen (COKER p. 86).

C. amethystina (BATTARA) BULL. Zwei- bis viersporig (BURT p. 41).

C. rufipes ATK. Zwei- bis viersporig (COKER p. 106).

C. pulchella BOUD. Zwei- bis viersporig (COKER p. 110).

C. botrytis PERS. Viersporig ohne Schnallen (COKER p. 111).

C. subbotrytis COKER. Viersporig ohne Schnallen (COKER p. 116).

C. sanguinea PERS. Viersporig ohne Schnallen (COKER p. 118).

C. formosa PERS. Zwei- bis viersporig, wenig Schnallen (COKER p. 127).

C. fennica KARSTEN. Viersporig ohne Schnallen? (COKER p. 135).

C. bataillei MAIRE. Zwei- bis viersporig (MAIRE 1913 p. 351).

C. aurea SCHAEFF. var. *australis* COKER. Viersporig ohne Schnallen (COKER p. 145).

C. cyanocephala B. et C. Zweisporig (COKER p. 191).

C. grandis PECK. Zweisporig (BURT p. 17; COKER p. 193).

Cytologische Untersuchungen an Angehörigen der Clavariaceen-Familie liegen vor von MAIRE (1902) und JUEL (1916). Besonders JUEL untersuchte eine größere Anzahl von Arten der Gattung, darunter auch solche mit konstant zweisporigen Basidien, lenkte aber sein Hauptaugenmerk auf ganz andere Probleme wie die Richtung der Kernteilungsspindel in der Basidie. Der uns hier interessierende Gedankengang, von Abweichungen der Sporenzahlen der Basidien aus auf irgendwie abnorme Abläufe der Reduktionsteilung zu fahnden — wie er in der ersten Mitteilung ausführlich dargelegt wurde (BAUCH 1926) — lag ihm fern. So sind wir außer über einige Hauptpunkte der Entwicklung über die Details des Kernverhaltens in den Basidien zweisporiger Clavariaceen gar nicht orientiert. Von MAIRE's und JUEL's Befunden sei hier nur erwähnt, daß beide normale Kernverschmelzung in der Basidie und Teilung des diploiden Basidienkernes in meist acht Tochterkerne beobachten konnten. Von diesen treten zwei Kerne in die beiden Sporen über, das Schicksal der in der Basidie zurückbleibenden ist aber vollkommen ungeklärt. MAIRE nahm an, daß diese für eine zweite und eventuell für eine dritte Sporengeneration Verwendung finden, während sich JUEL gar nicht zu dieser Frage äußert.

In dieser Mitteilung soll in weiterer Verfolgung der Cytologie zweisporiger Pilze (siehe diesbezüglich die erste Mitteilung) über die Kernverhältnisse von drei Angehörigen der *Cinerea*-Gruppe COKER's, der Gattung *Clavulina* SCHROETER's, berichtet werden. Das Material wurde in Rostock und seiner Umgebung gesammelt und mit BOUIN-ALLAN'schem Gemisch oder der schwächeren FLEMMING'schen Lösung fixiert. Letzte erwies sich durch die außerordentlich intensive Schwärzung, die die Pilzelemente durch sie erfahren, als nicht besonders geeignet. Die Färbung geschah wieder mit dem MANN'schen Gemisch.

Clavaria cristata (HOLMSK.) PERS. (Taf. 1).

Die einfachsten und durchsichtigsten cytologischen Verhältnisse weist dieser häufige Pilz auf. Er wurde in der Rostocker Umgebung in den Barnstorfer Tannen gesammelt und war an diesem Fundort wie auch in anderen Gegenden (Freising bei München) stets rein zweisporig. Die Hyphen des Fruchtkörpers, des Subhymeniums und die Basidien selbst tragen stets Schnallen an den Querwänden. Die Paarkerne waren in den gefärbten Präparaten unschwer nachzuweisen.

Diesen Befunden entsprechend verläuft die erste Entwicklung auch ganz normal. Die junge Basidie enthält die gewohnten Paarkerne (Fig. 1), die miteinander verschmelzen (Fig. 2) und den diploiden Basidienkern ergeben (Fig. 3). Die anschwellenden Basidienkerne lassen ein schönes, lockeres Spirem erkennen, die Prophasen der Reduktionsteilung sind klar ausgebildet. Die Fig. 4 u. 5 zeigen Synapsisstadien, die Fig. 6 eine Diakinese. Die Teilungsbilder waren in meinem Material recht selten und nie genügend klar für Chromosomenzählungen. Bestätigen kann ich aber, daß die Spindel der ersten Teilung sich in die Längsrichtung der Basidienachse einstellt, wie es JUEL bereits angegeben hat. Die Reduktionsteilung führt in der üblichen Weise zu vier reduzierten Kernen (Fig. 7 u. 8), die recht groß sind und deutlich chromatische Strukturen erkennen lassen. In diesem Stadium beginnt teilweise auch schon die Ausbildung der Sterigmen (Fig. 8). Jeder Tetradenkern macht aber jetzt noch eine dritte Teilung durch, so daß die reife Basidie schließlich acht Kerne enthält (Fig. 9). Diese Kerne sind gegenüber dem Vierkernstadium der Fig. 8 so auffallend klein, daß man außer der durch die Teilung gegebenen Verkleinerung auch noch eine Stoffabgabe an das Plasma annehmen muß. Zwei von diesen Kernen treten in die beiden Sporen über (Fig. 9 u. 11) und in der Basidie bleiben regelmäßig sechs Kerne zurück (Fig. 11, 12, 13, 14). Die Sporen selbst sind einkernig (Fig. 24). Ob die Sporen immer Schwesterkerne, d. h. Abkömmlinge eines Tetradenkernes erhalten oder ob Abkömmlinge verschiedener Tetradenkerne in sie eintreten, läßt sich nur in wenigen günstigen Fällen entscheiden, da gerade in diesem Stadium die Kerne sehr schnell etwa in die Mitte der Basidie wandern und nur selten noch in ihrer paarweisen Zuordnung verharren. Fig. 9 läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß die beiden oberen Schwesterkerne in die Sporen überwandern. Das würde natürlich zu einer genetisch gleichförmigen Nachkommenschaft derartiger Basidien führen. Fig. 12 zeigt ein späteres Stadium bereits nach der Sporenabschleuderung, in dem ziemlich komplizierte Wanderungen der Kerne vor sich gegangen sein müssen. Der zu dem unteren einzeln liegenden Kern zugehörende Schwesterkern könnte entweder seitlich an den zentralen beiden Kernen vorbei in die Spitze der Basidie gewandert und dort liegen geblieben sein oder es könnte eine Verschiebung eines zentralen Kernes in die obere Dreiergruppe und eine Wanderung eines basalen Kernes in die zentrale Gruppe eingetreten sein. Diese würde also nicht mehr als Schwesterkerne zu betrachten sein. Eine Entscheidung über diese

beiden Möglichkeiten läßt sich natürlich nicht treffen. Recht sicher kann man aber sagen, daß das basale Kernpaar nur in den wenigsten Fällen für die Sporen verwendet wird. Man trifft es häufig nach der Sporenbildung noch in etwas abgesonderter Lage an (Fig. 13).

Der dritte Teilungsschritt wird nicht immer ganz regelmäßig durchgeführt. Im allgemeinen verläuft er zwar bei allen vier Tetradenkernen synchron, doch gelegentlich wird diese Gleichzeitigkeit der Teilung durchbrochen und es resultieren dann Basidien mit weniger als acht Kernen. Häufig weist dann das größere Volumen mancher Kerne auf diesen Ausfall der dritten Teilung hin. So hat in Fig. 10 der obere von den sieben Kernen zweifelsohne den letzten Teilungsschritt nicht vollführt. Bei *C. cristata* kommen diese Fälle wirklich nur recht selten vor, während sie bei der später zu schildernden *C. cinerea* die Regel sind. Diese Größenunterschiede zwischen geteilten und ungeteilten Kernen sind aber nicht immer zu finden; man findet dann z. B. vor der Sporenabschleuderung nur sechs Kerne in der Basidie (Fig. 22) und in der entleerten Basidie nur vier degenerierende Kerne (Fig. 23).

Nach der Sporenabschleuderung ist in der Basidie noch reichlich Plasma vorhanden und die übrig gebliebenen sechs Kerne lagern sich etwa in der Mitte der Basidie zusammen. Mit der Sporenabschleuderung sinkt der Turgor in der Basidie und die vorher straff gespannte Basidienmembran schrumpft wellig zusammen (Fig. 14—16). Allmählich rückt auch das Plasma von der Wand ab und kontrahiert sich um die Kerngruppe (Fig. 15—16). Hierbei setzen bereits deutliche Degenerationserscheinungen der Kerne ein, ihre chromatische Substanz verliert sich, sie werden immer intensiver und gleichmäßiger färbbar bis sie schließlich nur noch als diffus gefärbte Sechsergruppen in der Basidie erkennbar sind (Fig. 16—19). Während dieses Vorganges verlieren die Basidien ihre ganze charakteristische Form, schrumpfen zusammen und werden teilweise auch durch nachwachsende frische Pilzelemente zusammengedrückt. Sie sind dann, zumal sie jetzt in das Gewebe des Fruchtkörpers verlagert sind, nicht eigentlich von irgendwelchen Hyphenelementen unterscheidbar, sondern fallen nur noch durch die Sechsergruppen der degenerierenden Kerne in die Augen. Diese bieten in einem bestimmten Stadium der Degeneration einen ganz merkwürdigen Anblick. Das Plasma hat sich vollkommen um die Sechsergruppe zusammengezogen und man hat auf den ersten Blick den Eindruck, als ob hier sechs chromosomenartige Gebilde von einer Kernmembran umschlossen werden. Etwas ähnliches scheint Maire (1902 p. 86),

vielleicht auch JUEL (1916 p. 26) bei der viersporigen *C. aurea* ebenfalls gesehen zu haben, ohne allerdings die entsprechende Deutung dafür zu finden. Im weiteren Verlauf der Degeneration verschmelzen die Kerne zu einer einzigen scharf färbbaren Masse (Fig. 20 u. 21). Schließlich verliert sich auch die Färbbarkeit, die Membranen klappen vollkommen zusammen und die Reste der Basidie sind in dem dichten Gewirr der nachwachsenden Pilzelemente überhaupt nicht mehr herauszukennen.

Die genaue Verfolgung dieser Kerndegeneration ist aber durch die besondere Wachstumsweise des Hymeniums recht erschwert und vor allem auf den ersten Blick hin kaum zu deuten. Im jugendlichen Fruchtkörper und an den jungen Spitzen der älteren Pilze besteht das Hymenium aus Basidien, die in größeren Strecken immer im ungefähr gleichen Entwicklungszustand sich befinden. Man kann etwa streckenweise nur ganz junge Basidien noch vor oder während der Kernverschmelzung oder ältere im Spirem oder reifere bei der Ausbildung der Sterigmen oder solche mit bereits abgeschleuderten Sporen finden. Ist nun eine Portion von Basidien etwa ins Teilungsstadium eingetreten, so wachsen vom Subhymenium aus bereits junge Basidien heran, die sich zwischen die älteren hindurchdrängen. So ist jeder Teil des Hymeniums von verschieden alten Basidien zusammengesetzt. Wenn die erste Lage der Basidien zur Sporenabschleuderung reif ist, ist die zweite Lage meist schon im Spiremstadium und, während bei der ersten Lage die Degeneration der Kerne einsetzt, wird sie von der zweiten Lage vollkommen überwachsen und gerät dadurch in das Subhymenium. Ist nun die Basidienproduktion eines Fruchtkörpers ganz besonders reich gewesen, so lassen sich die alten kollabierten Basidien als eine recht dicke Schicht noch bis weit hinein in den eigentlichen Fruchtkörper durch die charakteristischen Sechsergruppen ihrer langsam degenerierenden Kerne verfolgen. Die Fig. 1 gibt in etwas schematisierter Weise diese Art der Erneuerung des Hymeniums wieder. MAIRE hatte bei *C. rugosa* im Subhymenium sechs- bis achtkernige Zellen gesehen, die durch conjugierte Teilungen unter Wegfall der Zellwandbildung entstanden sein sollen. Da er direkt sagt, daß diese Zellen kaum noch färbbares Plasma enthalten, ist wohl kaum zu bezweifeln, daß ihm die gleichen Gebilde vorgelegen haben.

Clavaria rugosa BULL.

Von dieser Art konnte ein älterer Fruchtkörper untersucht werden, der fast in allen Einzelheiten ähnliche Bilder zeigte wie

die *C. cristata.* Es erübrigt sich somit eine eingehende Beschreibung. Nur insofern scheint von der ersten Art eine Abweichung zu bestehen, als man in den degenerierenden Kerngruppen im Subhymenium bedeutend häufiger Viergruppen findet, die daraufhin deuten würden, daß die dritte Teilung in der Basidie schon häufiger bei einzelnen Kernen ausfällt.

Clavaria cinerea Bull. (Taf. 2).

Dieser Pilz entwickelt sich Jahr für Jahr an einer bestimmten Stelle der Wallanlagen Rostocks (dicht beim Kriegerdenkmal) in schönen Exemplaren. Das seinerzeit gesammelte Material war leider nur mit Flemming fixiert worden und durch die Osmiumsäure stark geschwärzt. Die dadurch notwendig gewordene intensive Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd war natürlich für die nachfolgende Färbung recht ungünstig und im allgemeinen wurden auch nicht so schöne Bilder erhalten, wie sie die Mann'sche Färbung sonst bei Pilzen gab. Immerhin waren die Präparate hinreichend klar, um die Entwicklungsgeschichte der Basidien zusammenzustellen und der Vergleich mit der *C. cristata* ermöglichte eine recht sichere Deutung der an und für sich recht bunten Befunde.

Auch *C. cinerea* besitzt im ganzen Hymenium und an allen Hyphenquerwänden Schnallen und die erste Entwicklung der Basidien bietet gar nichts Auffallendes. Als Beleg dafür sei nur auf die Fig. 1—5 der Taf. 2 hingewiesen. Die Sterigmenbildung setzt etwa gleichzeitig mit dem Abschluß der eigentlichen Reduktionsteilung ein, durch die wieder die vier Tetradenkerne gebildet werden (Fig. 4 u. 5). Schon in diesem frühen Stadium nimmt die Wanderung zum mindesten einzelner Kerne nach der Basidienspitze ihren Anfang (Fig. 5). Die dritte Teilung der Tetradenkerne beginnt sehr bald nach dem Ablauf der Reduktionsteilung. Sie ist aber im Gegensatz zu den Befunden bei *C. cristata* dadurch ausgezeichnet, daß sie nur in der geringsten Anzahl der Basidien bei allen Kernen gleichzeitig verläuft. Meist eilen ein oder zwei Kerne den anderen voraus und es kommt dadurch zu einer ganz variablen Zahl von Kernen in der reifen Basidie. Eine gewisse Schwierigkeit, die vorliegenden Bilder zu deuten, liegt darin, daß die Unterscheidung zwischen reifen Basidien, die noch nicht zur Sporenabschleuderung gekommen sind, und solchen, die ihre Sporen bereits abgeschleudert haben, nicht immer ganz sicher ist. Die Basidienmembran zieht sich hier nämlich nicht wie bei der *C. cristata* sofort nach der Sporenabschleuderung zusammen, sondern bleibt

noch lange gedehnt. Einzig die Ansammlung des restlichen Plasmas an der Basidienspitze und das dadurch bedingte Auftreten einer basalen „Vakuole“ gibt einen Anhalt für die Vollendung der Sporenabschleuderung. Fig. 6 zeigt eine Basidie mit fünf Kernen, von denen zwei deutlich Schwesterkerne sind, die durch eine dritte Teilung des oberen Tetradenkernes entstanden sind. Durch ihre geringere Größe heben sie sich von den noch ungeteilten Tetradenkernen ab. Während die dritte Teilung vor sich geht, sammeln sich sämtliche Kerne bereits an der Basidienspitze an. In Fig. 7 sind vier Kerne zu sehen, die durch die dritte Teilung von zwei Tetradenkerne entstanden sind, und zwei noch ungeteilte Tetradenkerne. In Fig. 8 ist die dritte Teilung nur bei einem Tetradenkern noch nicht eingetreten. Reife Basidien noch vor der Sporenabschleuderung, bei denen alle vier Tetradenkerne die dritte Teilung erledigt haben, habe ich leider nie gefunden. Doch scheint das häufige Vorkommen von entleerten Basidien mit sechs übrig gebliebenen Kernen daraufhin zu deuten, daß bei einer Anzahl von Basidien diese Teilung regelrecht durchgeführt wird (Fig. 9—11). Während sich die Basidien der Fig. 10 u. 11 durch die apikale Ansammlung des Plasma sicher als entleert kennzeichen, ist die Basidie der Fig. 9 noch deutlich allseitig mit Plasma gefüllt. Trotzdem möchte ich auch für sie annehmen, daß sie ihre Sporen bereits abgeschleudert hat. Die differente Färbung von je drei Kernen scheint mir daraufhin zu weisen. Die Basidie hätte also ursprünglich je vier Kerne von einem helleren und einem dunkleren Blaufarbton besessen, von denen jeweils einer in die Sporen übergetreten ist. Allerdings könnte es auch der Fall sein, daß hier wie in anderen Fällen die ursprüngliche Größendifferenz zwischen geteilten und ungeteilten Kernen bereits verloren gegangen ist und daß also je ein hellerer und dunklerer Kern einen noch ungeteilten Tetradenkern darstellt.

In die beiden Sporen treten aus der reifen Basidie je ein Kern über. Die restlichen Kerne bleiben in der Basidie zurück und unterliegen einer anfangs langsamen, späterhin aber außerordentlich schnell verlaufenden Degeneration. Die verschiedenen Möglichkeiten der Kernverteilung seien einmal zusammengestellt und die realisierten Fälle durch die Figuren der Taf. 2 belegt.

1. Die dritte Teilung könnte vollkommen ausfallen, die reife Basidie enthielte nur die vier Tetradenkerne, von denen nach der Sporenbildung zwei in der Basidie zurückbleiben würden. Dieser Fall wurde überhaupt nicht gefunden.

2. Die dritte Teilung setzt nur bei einem Kern ein. Die reife Basidie enthält drei Tetradenkerne und zwei Kerne aus dritter Teilung (Fig. 6). Nach der Sporenabschleuderung würden in ihr drei Kerne zu finden sein. Dieser Fall sei durch die Fig. 12 u. 13 belegt. In Fig. 12 sind in die Sporen zwei Tetradenkerne hinausgetreten und ein dritter Tetradenkern und die beiden Schwesterkerne aus der dritten Teilung des vierten Tetradenkernes sind in der Basidie zurückgeblieben. In Fig. 13 hat die eine Spore einen Tetradenkern und die andere einen geteilten Kern erhalten und in der Basidie bleiben zwei Tetradenkerne und ein geteilter Kern zurück.
3. Zwei der Tetradenkerne erledigen die dritte Teilung. In der reifen Basidie müßte man sechs Kerne erwarten (Fig. 7). Nach der Sporenabschleuderung müßten in ihr vier Kerne übrig bleiben. Die Fig. 14 u. 15 demonstrieren diesen recht häufigen Fall. Man wäre vielleicht in beiden Fällen auf Grund der gleichen Größe der zurückbleibenden Kerne anzunehmen geneigt, daß die beiden Tetradenkerne in die Sporen übergetreten sind. Das wäre natürlich möglich. Auch die geringe Größe des Sporenkernes in Fig. 15 würde nicht dagegen sprechen, da ja die Kerne bei der Durchwanderung durch die Sterigmen stets erheblich in ihrem Volumen reduziert werden. Doch könnte die Volumendifferenz zwischen geteilten und ungeteilten Kernen auch bereits in der Basidie verloren gegangen sein. In dieser Weise möchte ich auch die sechs etwa gleich großen Kerne der Fig. 16, einer reifen Basidie noch vor der Sporenabschleuderung, deuten, wobei der basale Kern und ein Kern der zentralen Dreiergruppe die ungeteilten Tetradenkerne darstellen würden.
4. Eine dritte Teilung findet bei drei Tetradenkernen statt. In der reifen Basidie würde man sieben Kerne finden (Fig. 8) in der Basidie nach der Sporenabschleuderung fünf Kerne. Die Fig. 17 zeigt diese erwartete Kernzahl in einer entleerten Basidie noch mit einem deutlich erkennbaren Tetradenkern. In Fig. 18 dagegen ist dieser Größenunterschied nicht mehr erkennbar. In älteren Basidien, in denen die Degeneration bereits weiter fortgeschritten ist und die schon anfangen zu schrumpfen, bleiben die fünf Kerne immer noch erkennbar (Fig. 19).

5. Alle vier Tetradenkerne treten in die dritte Teilung ein. Man erhält acht Kerne vor und sechs Kerne nach der Sporenbildung. Hierauf wurde schon weiter oben eingegangen und es sei nur nochmals auf die Fig. 9—11 verwiesen.

Daß irgendeiner dieser Fälle vom Pilze ganz besonders bevorzugt wäre, läßt sich nicht eigentlich sagen. In einigen Präparaten wurden die Kernzahlen abgesporter Basidien ausgezählt. Die Zahlen verteilen sich folgendermaßen:

vierkernige Basidien: 24
fünfkernige Basidien: 18
sechskernige Basidien: 13
dreikernige Basidien: 10

Es sind also gewisse Unterschiede in der Häufigkeit der Kernzahlen vorhanden, sie sind aber nicht so weitgehend, um besondere Schlüsse daraus ziehen zu können.

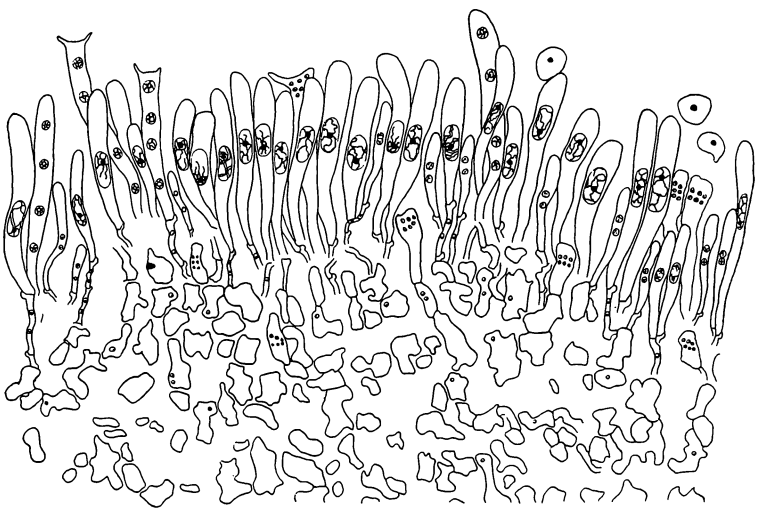
Die Degeneration der in der Basidie zurückbleibenden Kerne nimmt bei der *C. cinerea* viel geringere Zeit in Anspruch als bei der *C. cristata*. Sie findet bereits statt, solange die Basidien noch in der ersten Lage des Hymeniums stehen (Fig. 20 u. 21) und ist schon bis zum vollkommenen Verschwinden der Kerne durchgeführt, wenn die zweite Lage neuer junger Basidien die alten abgesporten Basidien überwachsen hat. Demgemäß ist bei der *C. cinerea* auch nichts von der so charakteristischen subhymenialen Schicht mit Sechsergruppen der degenerierenden Kerne zu finden. Die alten Basidien werden einfach durch das junge Gewebe zusammengedrückt und sind im Subhymenium überhaupt nicht mehr erkennbar.

Kerndegenerationen können aber auch schon vor der Sporenabschleuderung einsetzen. So ist Fig. 22 wohl kaum anders zu deuten, als daß hier zwei der Tetradenkerne schon vor der Bildung der Sterigmen bereits absterben. In wenigen Fällen scheinen auch ganze Basidien frühzeitig der Degeneration anheimzufallen (Fig. 23).

Schlußbetrachtungen.

Der Entwicklungsgang der meisten Arten der Gattung *Clavaria* scheint vollkommen dem Entwicklungsschema eines typischen Hymenomyceten zu entsprechen. Fast durchweg tragen sie viersporige Basidien und Schnallen an den Hyphenquerwänden und bei einigen Arten hat die cytologische Untersuchung auch den üblichen Verlauf festgestellt. Es sind dies die Arten: *C. flava* FR., *C. muscoides* FR., *C. subtilis* FR., *C. epichnoa* FR., *C. abietina* FR., *C. crispula* FR., *C. fragilis* FR., *C. ligula* FR. (JUEL 1916). Für das Vorkommen von

Abweichungen von diesem Schema bieten zwei leicht faßbare Merkmale einen Anhalt, die Variationen der Sporenzahl und das Fehlen der Schnallen bei einigen viersporigen und einer zweisporigen Art. Soweit in der Literatur Vermerke über das Fehlen der Schnallen vorliegen, sind sie in der vorher gegebenen Zusammenstellung mit aufgeführt. Cytologisch ist zwar nur eine Form davon untersucht, die *C. ligula*, aber es ist wohl mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die anderen Arten normal und paarkernig sind und nur den Schnallenmechanismus ausfallen lassen, wie es ja auch von



Textfigur 1.

anderen Hymenomycetengruppen her bekannt ist. Interessant wäre natürlich die zweisporige Form, die nach der Angabe von Coker keine Schnallen ausbilden soll, die *C. ornatipes* Pk., für die aber die Untersuchung noch aussteht. Bedeutungsvoller sind aber die Variationen der Sporenzahlen. Einige wenige Arten sind bekannt, die mehr als vier Sporen auf jeder Basidie ausbilden wie *C. falcata* Fr. (Juel 1916). Hierbei muß natürlich nach der eigentlichen Reduktionsteilung noch eine dritte Teilung einsetzen, die die Kerne für die Sporen liefert. Auffallend ist es, daß auch für eine viersporige Form, die *C. pistillaris* Fr., noch eine dritte Teilung nachgewiesen worden ist (Juel), die hier natürlich vollkommen überflüssig ist. Noch rätselvoller sind in dieser Beziehung die hier untersuchten zweisporigen Arten, die stets vor der Sporenbildung noch eine dritte Teilung einschieben. Die reifen Basidien von *C. cristata* und *C. rugosa*

enthalten stets acht Kerne, während bei *C. cinerea* zum mindesten ein Tetradenkern, meist aber mehrere Tetradenkerne in eine dritte Teilung eintreten. Von diesen Kernen werden nur zwei für die Sporen verwertet, die übrigen unterliegen einer mehr oder minder schnellen Degeneration. Es erscheint im Augenblick vollkommen unmöglich, diese Vorgänge in irgendeiner Weise von teleologischen Gesichtspunkten aus zu verstehen. Ganz im Gegenteil wäre man sehr dazu geneigt, hier von einem offenbaren Fall von Zwecklosigkeit oder vielleicht noch schärfer gesagt von Sinnlosigkeit zu sprechen. Denn daß diese dritte Teilung noch irgendwie für die genetische Zusammensetzung der Kerne bedeutungsvoll sein sollte, ist schwerlich anzunehmen. Sie wird ebenso wie die dritte Teilung im Ascus eine normale Mitose sein, die den Chromosomenbestand und damit den Gengehalt ohne eine Änderung weitergibt. Man kann sie nur als eine phylogenetische Reminiszenz an ein früheres achtsporiges Basidienstadium auffassen, dessen letzter Rest noch in der dritten Teilung gerade bei diesen zweisporigen Arten erhalten geblieben ist. Damit käme man zu einer Bekräftigung der JUEL-schen Ansicht von einem achtsporigen Urtypus der Clavariaceen. Die Reduktion der Sporenzahl von acht auf vier und von vier auf zwei mag vielleicht mit sekundären Momenten zusammenhängen wie der Notwendigkeit, den Sporen für die erste Zeit der Keimung ein reichliches Plasmamaterial zur Verfügung stellen zu müssen.

Eine Degeneration überschüssig gebildeter Kerne bei den Basidiomyceten ist bisher nur von *Stilbum vulgare* durch JUEL (1898) festgestellt, wenn sie auch in verschiedenen Fällen vermutet wurde. Sie entspricht bei den untersuchten Formen vollkommen der von zweisporigen *Erysipheen*, wie der *Phyllactinia corylea* (HARPER 1905). Da bei den Ascomyceten auch noch ein ganz anderer Typ der Degeneration bei Formen mit nur zwei Sporen vorkommt (*Verpa bohemica*), wäre zu erwarten, daß sich dieser Typ auch gelegentlich bei den Basidiomyceten anfinden wird. Nach KOMARNITZKY (1914) macht der sekundäre Ascuskern drei Teilungen durch, wobei nach den beiden ersten Teilungen je ein Tochterkern in das Epiplasma austritt und dort degeneriert. Erst die dritte Teilung liefert die eigentlichen Sporenkerne. Ein derartiger Modus würde natürlich auch seine genetischen Besonderheiten bieten insofern, als die beiden Sporen eines Ascus stets genetisch gleichwertige Kerne erhielten, während in dem vorliegenden Falle wohl sicher auch genetisch differente Kerne in die Sporen einwandern.

MAIRE (1902) hatte bei verschiedenen Fällen von Zweisporigkeit

angenommen, daß die in der Basidie zurückbleibenden Kerne noch für eine zweite Sporengeneration Verwendung finden könnten. Das ist nach den vorliegenden Untersuchungen sicher nicht der Fall und es scheint fraglich, da noch in keinem Falle sicher sukzessive Sporenabschleuderung festgestellt wurde, ob dieser Entstehungsmodus der Zweisporigkeit überhaupt realisiert ist.

Zusammenfassung.

Der Entwicklungsgang von drei Arten der Gattung *Clavaria*, die stets zweisporige Basidien ausbilden, wurde cytologisch untersucht. Die Fruchtkörper aller drei Formen befinden sich im Paarkernstadium und zeigen an allen Hyphenquerwänden wohlausgebildete Schnallen. In der Basidie tritt die Kernverschmelzung und die Reduktionsteilung in der üblichen Weise ein. Bei den beiden Arten *C. cristata* und *C. rugosa* setzt nach dem zweiten Teilungsschritt der Reduktion noch eine dritte Teilung ein, so daß in der reifen Basidie acht Kerne vorhanden sind. Von diesen wandern zwei Kerne in die beiden Sporen hinaus, die übrigbleibenden sechs Kerne degenerieren langsam. Bei *C. cinerea* wird die dritte Teilung nicht bei allen Tetradenkernen gleichmäßig durchgeführt. Meist teilen sich nur zwei oder drei Kerne. Die reife Basidie enthält so eine wechselnde Anzahl von Kernen, wenigstens fünf und höchstens acht Kerne. Auch hier werden zwei Kerne an die beiden Sporen abgegeben, der Rest unterliegt einer recht schnell verlaufenden Degeneration. Durch eine fortlaufend einsetzende Erneuerung des Hymeniums durch junge Basidien werden bei den erstgenannten Arten die abgesporten Basidien sehr schnell in die Tiefe des Hymeniums verlagert, wo sie dann nur noch durch die charakteristischen Sechsergruppen der degenerierenden Kerne erkennbar sind.

Rostock, Botanisches Institut, September 1926.

Literaturverzeichnis.

Bauch, R. (1926): Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. I. Haploide Parthenogenesis bei Camarophyllus virgineus. Zeitschr. f. Bot. Bd. 18 p. 337—387.

Burt, E. A. (1922): The North American Species of Clavaria. Annals of the Missouri Botanical Garden. p. 9. 1—78.

Coker, W. Ch. (1923): The Clavarias of the United States and Canada. Chapel Hill.

Harper, R. A. (1905): Sexual Reproduktion and the Organization of the Nucleus in certain Mildews. Carnegie Institution of Washington. Publication Nr. 37.
Juel, H. O. (1916): Cytologische Pilzstudien. I. Die Basidien der Gattungen Cantharellus, Craterellus und Clavaria. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis. Ser. IV. Vol. 4. Nr. 6.
Komarnitzky, N. (1914): Über die Sporenbildung bei Verpa bohemica (Krombh.) Schröt. Annales Mycologici. p. 12.
Maire, R. (1902): Recherches cytologiques et taxonomiques sur les champignons. These. Lons-le-Saunier.
— (1913): Etudes mycologiques. Annales Mycologici.
Schroeter, J. (1889): Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. 3.

Tafelerklärung.

Die Figuren wurden mit dem Zeichenapparat bei Benutzung der Fluoritimmersion $^1/_{12}$ a und Kompensationsokular 6 von Leitz entworfen. Vergr. ca. 1 : 1250.

Tafel 3. *Clavaria cristata.*

Fig. 1. Junge Basidie mit den primären Basidienkernen.
Fig. 2. Kernverschmelzung.
Fig. 3. Sekundärer Basidienkern im Spirem.
Fig. 4—5. Synapsis.
Fig. 6. Diakinese.
Fig. 7—8. Tetradenkerne nach vollendeter Reduktionsteilung.
Fig. 9. Achtkernige Basidie; ein Kern ist bereits in die Spore übergetreten.
Fig. 10. Siebenkernige Basidie; der apikal liegende Kern ist nicht in die dritte Teilung eingetreten.
Fig. 11. Basidie während der Sporenbildung; in der Basidie bleiben sechs Kerne zurück.
Fig. 12. Abgesporte Basidie; die Wanderung der Kerne zur Basidienspitze ist nicht gleichmäßig erfolgt.
Fig. 13. Abgesporte Basidie; das basale Kernpaar hat die Wanderung nicht mitgemacht.
Fig. 14. Abgesporte Basidie mit der typischen Anordnung der Kerne.
Fig. 15. Degenerierende Basidie; das Plasma zieht sich um die Kerne zusammen.
Fig. 16—17. Degenerierende Basidien; Verlust der typischen Basidienform.
Fig. 18—19. Degeneration der Kerne.
Fig. 20—21. Letztes Degenerationsstadium.
Fig. 22. Reife Basidie mit nur sechs Kernen.
Fig. 23. Degenerierende Basidie mit nur vier Kernen.
Fig. 24. Spore.

Tafel 4. *Clavaria cinerea.*

Fig. 1. Junge Basidie.
Fig. 2. Verschmelzung der primären Basidienkerne.
Fig. 3. Erster Teilungsschritt.

Fig. 4. Tetradenkerne.
Fig. 5. Tetradenkerne.
Fig. 6. Dritter Teilungsschritt bei einem Tetradenkern.
Fig. 7. Dritte Teilung bei zwei Tetradenkernen.
Fig. 8. Dritte Teilung bei drei Tetradenkernen.
Fig. 9—11. Abgesporte Basidien mit sechs Kernen.
Fig. 12—13. Abgesporte Basidien mit drei Kernen von verschiedener Größe.
Fig. 14—15. Abgesporte Basidien mit vier Kernen.
Fig. 16. Reife Basidie noch vor der Sporenabschleuderung mit sechs Kernen.
Fig. 17—18. Abgesporte Basidien mit fünf Kernen.
Fig. 19. Degenerierende Basidie mit fünf Kernen.
Fig. 20—21. Vollständige Degeneration der Kerne.
Fig. 22. Degeneration von zwei Tetradenkernen.
Fig. 23 Degeneration einer Basidie noch vor der Sporenbildung.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: 58_1927

Autor(en)/Author(s): Bauch Robert

Artikel/Article: Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. II. Kerndegeneration bei einigen Clavaria-Arten 285-299