

## Sammelreferate.

### I. P. Claussen: Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten.

Mit 7 Abbildungen.

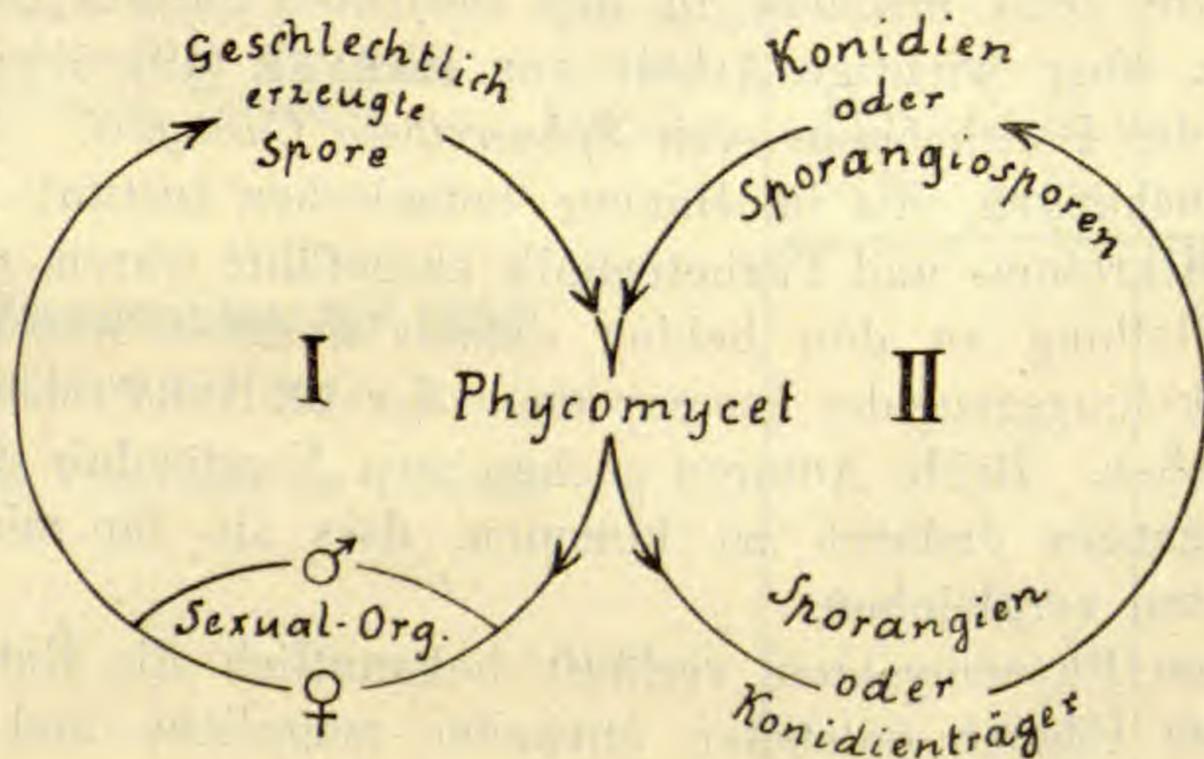
Im Jahre 1895 erschien in den Berichten unserer Gesellschaft eine kleine, aber wichtige Arbeit von HARPER (49) über die Entwicklung des Peritheciums von *Sphaerotheca Castagnei*. Auf Grund von Untersuchungen, die im Bonner botanischen Institut mit Hilfe moderner Mikrotom- und Färbetechnik ausgeführt waren, nimmt der Verfasser Stellung zu den beiden damals üblichen Ansichten über den Entwicklungsgang der Ascomyceten, der DE BARY'schen und der BREFELD'schen. Beide Autoren suchen zum Verständnis dieses Entwicklungsganges dadurch zu kommen, dass sie ihn mit dem der Phycomyceten vergleichen.

Bei den Phycomyceten verläuft bekanntlich die Entwicklung so: An der Pflanze entstehen entweder männliche und weibliche Sexualorgane; sie erzeugen durch Copulation eine Spore; aus der Spore wird, direkt oder auf einem Umwege, die Pflanze; oder es bilden sich an der Pflanze Sporangien oder Konidienträger mit Sporangiosporen oder Konidien, die auskeimen und wieder die Pflanze liefern. Schematisch lässt sich der Entwicklungsgang so darstellen, wie die Figur auf S. 12 zeigt.

Auf die übrigen Arten der Fortpflanzung brauchen wir hier nicht einzugehen. Der Entwicklungsgang der Phycomyceten setzt sich also aus zwei Kreisläufen zusammen, einem geschlechtlichen und einem ungeschlechtlichen. Bezeichnen wir sie mit I und II, so läuft die Ansicht DE BARY's darauf hinaus, dass derjenige Teil des Entwicklungsganges der Ascomyceten, in den die Asci eingeschaltet sind, mit I, die BREFELD's, dass er mit II übereinstimme. DE BARY<sup>1)</sup> sagt selbst: „Vergleicht man den Gesamtentwicklungsgang der in bezug auf ihn vollständig bekannten Ascomyceten mit dem anderer

1) DE BARY, A.: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze usw. Leipzig 1884. S. 251.

Pilzgruppen, so tritt ein Parallelismus deutlich hervor zwischen dem *Eremascus* und den mit Archicarpn und Antheridienzweig versehenen Ascomyceten auf der einen, und den Mucorineen, Peronosporeen, Saprolegnieen auf der anderen Seite. Aus den Carposporen (Ascosporen, Oosporen) wird ein Thallus, der seine Entwicklung mit Bildung von Archicarp, Antheridienzweig und von diesen wiederum gebildeten Carposporen abschliesst. Hierauf beschränkt sich der ganze Entwicklungsgang in manchen Fällen, z. B. *Eremascus*, *Pyronema*, *Ascobolus* spec. einerseits, *Pythium vexans*, *Artotrogus* andererseits; in den meisten Fällen ist in denselben eingeschaltet die Bildung noch anderer Sporen, der Conidien.<sup>1)</sup> Die Conidien<sup>1)</sup> sind teils alle von gleicher Beschaffenheit, z. B. *Erysiphe*, *Peronospora*, teils kommen bei einer Species mehrerlei vor. Der Parallelismus geht bis zu naher



Gestaltähnlichkeit der gleichnamigen Organe bei bestimmten Gruppen. *Eremascus* könnte, nach der Beschreibung EIDAM's, fast zu den Mucorineen, speziell den Piptocephalideen gestellt werden; andererseits fehlt ihm nichts von den wesentlichen Entwicklungseigenschaften eines Ascomyceten. Nach der Gestaltung seiner Archicarpn gleicht er *Penicillium*, *Gymnoascus*, *Eurotium* u. a. vollständig. Grosse Übereinstimmung ist weiterhin zwischen Thallus, Conidienbildung, Archicarp und Antheridienzweig der Erysipheen, zumal *Podosphaera* einerseits und manchen Peronosporeen andererseits. Diese Gruppen vermitteln daher einen näheren Anschluss der in Rede stehenden Ascomyceten an die Peronosporeen, eine bis zur Berührung gehende Konvergenz beider Gruppen, welche als phylogenetische Verwandtschaft aufgefasst werden kann.“ Die „Vergleichungen ergeben, dass Archicarpn, Antheridienzweige und die übrigen gleichnamigen Teile

1) DE BARY schreibt Gonidien.

aller hier verglichenen Pilze homolog sind. Die Homologien gehen bis zum Archicarp“. „Erst<sup>1)</sup> mit dem Nachweise der Homologie zwischen den Archicarprien von beiderlei Gruppen (Phycomyceten und Ascomyceten. Anm. d. Ref.) ist auch die Homologie aller jener Sporen festgestellt, welche im Vorstehenden Conidien genannt werden.“ DE BARY hält sie für homolog mit denen der Peronosporeen.

Die Anschauungen DE BARY's sind seinerzeit herrschend gewesen. Sie gingen in das weitverbreitete Lehrbuch von SACHS über und werden auch von GOEBEL in seiner Bearbeitung des systematischen Teils von SACHS' Lehrbuch vertreten.

Zuerst schloss sich auch BREFELD diesen Ansichten an, hat sie aber später aufs Heftigste (zuletzt 9) bekämpft. Er sagt auf Grund seiner Kulturversuche und Beobachtungen (8. IX. S. 55): „Von den sämtlichen vielgestaltigen Fruchtformen der Ascomyceten kann also nun mit vollster Sicherheit ausgesagt werden, dass sie sowohl ungeschlechtlichen Ursprunges wie an sich ungeschlechtlicher Natur sind.“ „Der Ascus (8. IX. S. 72) stellt die höhere, typisch gewordene Form des Sporangiums dar, die Form, welche in Grösse und Gestalt und in der Zahl der Sporen bestimmt geworden ist und aufgehört hat, wie ein Sporangium nach äusseren Umständen beliebig in der Formausbildung zu schwanken.“ „Die Ascomyceten (8. IX. S. 86) gehen auf die Sporangientragenden niederen Pilze natürlich zurück, sie fruktifizieren ebenso in Sporangien wie diese, nur sind ihre Sporangien nicht mehr schwankend in Gestalt und Sporenzahl, sondern typisch und bestimmt geworden in der Formausbildung und in der Zahl der Sporen — mit einem Worte, ihre Sporangien sind zu „Ascen“ geworden. Und an der Stelle, wo diese Formvollendung sich vollzogen hat, an eben dieser Stelle liegt die Grenzscheide zwischen den höheren Ascomyceten und den einfacheren noch in Sporangien fruktifizierenden Pilzen.“

Die Entscheidung zwischen den beiden oben erwähnten Theorien konnte, da es sich darum handelte, die genaueren Einzelheiten der Entwicklung und die Funktion vor allem derjenigen Gebilde, die DE BARY für Sexualorgane hält, festzustellen, am sichersten durch histologische Untersuchung erfolgen.

Diesen Weg hat, wie schon erwähnt, HARPER betreten und nach meiner Meinung mit durchschlagendem Erfolg. Ich halte also die DE BARY'schen Anschauungen vom Entwicklungsgange der Ascomyceten damit für bewiesen und die BREFELD'schen für falsch.

Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen will ich meine Meinung zu begründen versuchen.<sup>2)</sup>

1) DE BARY, a. a. O. S. 252.

2) Ich beschränke mich auf die nach Ausschluss der Hefen und Flechten-ascomyceten noch übrig bleibenden Formen und verweise für die Hefen auf JAHN, E.,

Zuerst bespreche ich die Organe, welche DE BARY für Sexualorgane hält. Unter den entwicklungsgeschichtlich gut bekannten Formen lassen sich mehrere Reihen unterscheiden. Ich beginne mit den am besten bekannten, den

### **Erysibaceae (95).**

Drei Gattungen sind sehr gut untersucht: *Sphaerotheca* durch HARPER (49), DANGEARD (14, 15), BLACKMAN und FRASER (6) und HARMS, *Erysibe* durch HARPER (50) und *Phyllactinia* ebenfalls durch HARPER (54). Die Entwicklung der mutmasslichen Sexualorgane verläuft überall im wesentlichen, wenn ich zunächst den Angaben HARPER's (49, 50, 54) folge, gleich. Von zwei verschiedenen Hyphen erheben sich kleine Äste, die sich aneinanderlegen und nach kurzer Zeit durch je eine Wand von der Traghyphye getrennt werden (Fig. 1, 1). Der eine, dickere (ascg.) wächst etwas heran. Eine Teilung, wie im andern, dünneren findet nicht statt. Wie die drei so entstandenen Zellen zu deuten sind, zeigt das Studium der Entwicklungsgeschichte nun sehr leicht. In der Wand zwischen der oberen Zelle des kleineren Astes (anth.) und der Zelle, die den grösseren Ast bildet (ascg.), entsteht eine Öffnung (o Fig. 3, 1). Der Kern der kleineren Zelle (anth.) wandert durch sie hindurch, legt sich an den des grösseren Astes an und verschmilzt mit ihm (Fig. 3, 1, 2, v). Da die beschriebenen Organe eine gewisse Ähnlichkeit mit Sexualorganen niederer Pilze haben, da sie an derselben Stelle im Entwicklungskreislauf auftreten und da zweifellos eine Kernverschmelzung stattfindet, haben wir die beiden Zellen (anth. und ascg. Fig. 1, 1. 3, 1, 2) als Sexualzellen, die eine, die ihren Kern abgibt (anth.) als männliche, Antheridium, die andere, in der die Verschmelzung stattfindet, als weibliche (Oogonium, Ascogonium, ascg.) aufzufassen.

Gegen HARPER hat DANGEARD auf Grund seiner Befunde geltend gemacht, dass die Durchlöcherung der Membran und die von HARPER beschriebene Kernverschmelzung nicht stattfänden (14, 15). Es stand also Behauptung gegen Behauptung. Die Kritik hat zu ungunsten DANGEARD's entschieden. BLACKMAN und FRASER (6) bestätigen in einer kurzen Mitteilung HARPER's Angaben vollkommen. Ich selbst hatte schon vor mehreren Jahren *Sphaerotheca* nachuntersucht, aber mein Material war etwas zu alt. Vor 2 Jahren konservierte ich weitere mit *Sphaerotheca* infizierte Hopfenblätter und liess sie in unserm Institut von E. HARMS untersuchen. Das Resultat (nicht veröffentlicht) fiel durchaus zu gunsten HARPER's aus. HARMS fand Öffnungen in der Membran und Kernverschmelzungen in allen Stadien.

Die beste Bestätigung HARPER's früherer Angaben sehe ich in seinen neuen glänzenden Untersuchungen über *Phyllactinia corylea* (Pers.) Karst. (54) (Fig. 1, 2, 3, 3, 3). Für die untersuchten Formen der Erysibaceenreihe steht also fest, dass sie sexuell sind.

Einkernige Sexualorgane besitzt, wie ich durch mündliche Mitteilung erfahren habe, nach neueren, im Berliner botanischen Institut

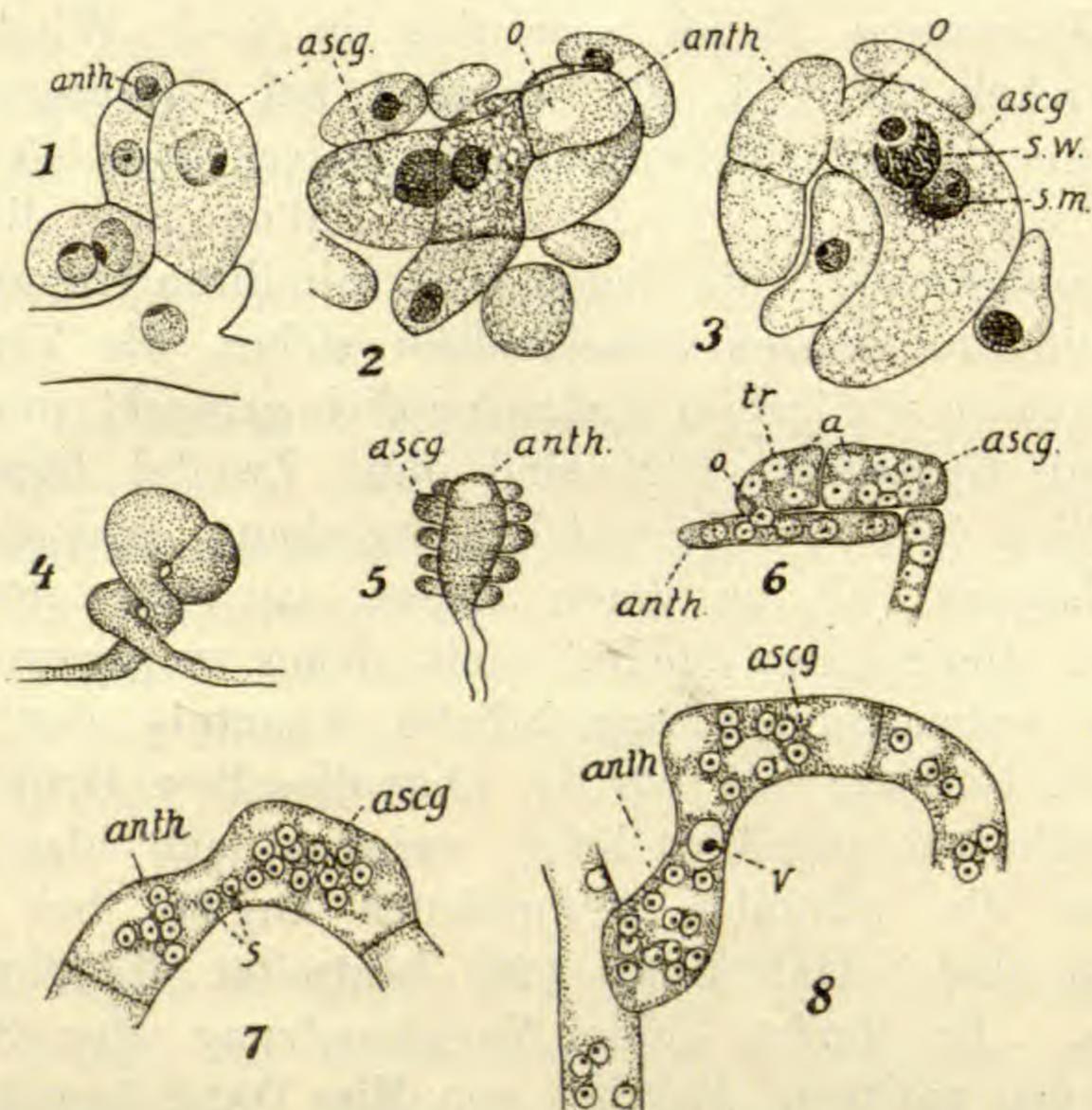


Fig. 1. 1. *Sphaerotheca Castagnei* nach HARPER (49). Antheridium und Ascogon kurz vor der Befruchtung. 1, 2, 3. *Phyllactinia corylea* nach HARPER (54). Sexualorgane zur Zeit der Befruchtung. 1, 4. *Gymnoascus Reessii* nach DALE (12). Sexualorgane in Copulation. 1, 5. *Gymnoascus candidus* nach DALE (12). Antheridium umwickelt vom Ascogon. 1, 6. *Monascus* nach BARKER (1). Sexualorgane. Öffnung zwischen Trichogyne und Antheridium. 1, 7, 8. *Dipodascus albidus* nach JUEL (58). 7. Antheridium und Ascogon in Copulation. 8. Im Kopulationskanal hat eine Kernverschmelzung stattgefunden.

*anth.* Antheridium. *ascg.* Ascogon. *o* Öffnung zwischen Antheridium und Ascogon. *tr* Trichogyne. *a* Ascogon und Trichogyne liefernde Zelle. *s* Sexualkern. *s. m* männlicher Sexualkern. *s. w* weiblicher Sexualkern. *v* durch Verschmelzung entstandener Kern.

durch Fräulein STOPPEL ausgeführten Untersuchungen auch der von EIDAM entdeckte und beschriebene *Eremascus*. Die Sexualzellen verschmelzen an der Spitze. Der Zellverschmelzung folgt die Kernkopulation.

Beziehungen zu den Sexualorganen der *Erysibaceae* zeigen gewisse Organe der

### Plectascineae.

Ob alle Formen, die man heute als *Plectascineae* zusammenfasst, wirklich zusammengehören, ist eine Frage, die erst in Zukunft wird entschieden werden können. So untersucht, dass Schlüsse über die Sexualität gezogen werden können, sind *Gymnoascus Reessii* und *candidus* durch E. DALE (12). Am Mycel entstehen kurze Äste, die sich bei *Gymnoascus Reessii* schraubig in 2—3 Windungen umeinander wickeln (Fig. 1, 4), während bei *Gymnoascus candidus* einer von ihnen gerade bleibt und vom andern in 4—5 Windungen umwachsen wird (Fig. 1, 5). In beiden Fällen sind die Äste einzellig und mehrkernig. Sie legen sich mit ihren freien Enden aneinander, die Protoplasten verschmelzen sicher, die Verschmelzung der Kerne konnte wenigstens wahrscheinlich gemacht werden. Nahe verwandt mit *Gymnoascus* (62) sind ohne Zweifel *Ctenomyces* (82) und *Penicillium* (26, 63). In welcher Beziehung *Aspergillus* (26, 35, 67) und *Onygena* (99) zu ihnen stehen, ist ohne genaue Untersuchung der allerjüngsten Stadien nicht sicher zu sagen.

Unsere entwicklungsgeschichtliche Kenntnis der erwähnten Plectascineen ist zwar sehr dürftig, aber dieselben Gründe, die ich für die Erysibaceae angeführt habe, zwingen auch hier zu der Annahme, dass die schraubig gewundenen Organe bei *Gymnoascus* Sexualzellen sind. DANGEARD (26) bestreitet die Sexualität von *Gymnoascus*. Er findet keine Verschmelzung der Sexualzellen. Gegenüber den positiven Angaben von Miss DALE beweist aber sein Widerspruch nichts.

An diese Formen schliesse ich den in letzter Zeit viel studierten *Monascus* (102), ohne damit sagen zu wollen, dass er etwa verwandtschaftliche Beziehungen zu den Plectascineen zeigt. Über *Monascus* liegen ausgedehnte Untersuchungen von BARKER (1) und KUYPER (64, 65) und kürzere Mitteilungen von DANGEARD (19), IKENO (57) und OLIVE (91) vor. Ich halte mich zunächst an BARKER (1). Die Gebilde, aus denen die Fruchtkörper entstehen, entwickeln sich in folgender Weise. Von einer aus dem Substrat hervorragenden Hyphe wird durch eine Querwand am Ende eine Zelle (Fig. 1, 6 anth.) abgeschnitten. Dicht unter ihr wächst ein Ast hervor, der sie gleichsam zur Seite drängt, indem er sich rechtwinkelig zur Traghyphe stellt. Der Ast (Fig. 1, 6a) wird durch eine Wand (Fig. 1, 6 unterhalb ascg.) abgeschnitten und tritt durch eine Öffnung *o* mit der zuerst erwähnten Zelle (anth.) in Verbindung. Aus ihr wandern einige Kerne durch die Öffnung hindurch und es findet höchstwahrscheinlich Kernverschmelzung in der Zelle *a* statt. Zelle *a* wird darauf nach BARKER'S Angaben zerlegt. Dieses Stadium

ist in Fig. 1, 6 abgebildet. Nur der untere Teil ascg. entwickelt sich weiter.

Treffen BARKER'S Angaben zu, so wäre die zuerst gebildete Zelle (anth.) das Antheridium, die, von welcher die Entwicklung ausgeht, das Ascogon (ascg.). IKENO (57) und OLIVE (91) halten *Monascus* auch für sexuell. IKENO hat genauere Untersuchungen nicht angestellt, dagegen gibt OLIVE an, dass nicht die von BARKER angenommene Zelle als Ascogon funktioniere, sondern die ihr benachbarte Endzelle, die BARKER Trichogyne (Fig. 1, 6 tr.) nennt. Das BARKER'sche Ascogon fasst OLIVE als eine Nährzelle auf. DANGEARD (19) und KUYPER (64, 65) leugnen Zell- und Kernverschmelzung und damit Sexualität überhaupt. Ich glaube, man darf auf den Widerspruch der beiden Autoren nicht viel geben, denn wenn DANGEARD's Technik nicht ausreichte, um bei einer Form wie *Sphaerotheca*, deren Untersuchung ungleich leichter ist als die von *Monascus*, die Sexualität aufzufinden, so ist es nur natürlich, dass sie bei der Untersuchung von *Monascus* völlig versagte. Dass KUYPER's Technik auch den geringsten Anforderungen nicht entspricht, zeigt ein Blick auf die Figuren. Für *Monascus* muss das Urteil also lauten: Sexualität ist nicht sicher erwiesen, aber sie ist wahrscheinlich. Welche Zelle das Ascogon darstellt, bleibt zu untersuchen.

Für alle bisher erwähnten Formen ist charakteristisch, dass die sämtlichen Kerne des Antheridiums und Ascogons mit einander paarweise kopulieren. Nach den Untersuchungen von JUEL (58) verhält sich der von V. LAGERHEIM (66) entdeckte *Dipodascus albidus* anders. Ohne Zweifel ist auch diese Form sexuell, aber von den zahlreichen Kernen der Geschlechtsorgane verschmilzt nur ein Paar (Fig. 1, 7, 8. 3, 4), je einer aus der männlichen (anth.) und weiblichen (ascg.) Zelle.

Die genauer untersuchten sexuellen Formen mit Einzelascogonen sind damit erschöpft.

Von denjenigen Spezies, bei welchen die Bildung der Ascii eines Fruchtkörpers sich nicht auf eine Zelle zurückführen lässt, sind bisher bekannt: *Pyronema* (53) und *Boudiera* (11).

Die von mir studierte *Boudiera* ist von HENNINGS als neue Art beschrieben. Die Bestimmung ist aber neuerdings von CAVARA angefochten worden. Die Art soll zu der von VAN TIEGHEM aufgestellten Gattung *Ascodesmis* gehören. Bis die Frage geklärt — CAVARA ist mit der Bestimmung beschäftigt —, wende ich weiter den Namen *Boudiera* an.

Bei *Boudiera* nimmt der Fruchtkörper seinen Ursprung von einem sehr komplizierten System von Hyphen. Von einer Zelle eines Mycelfadens erhebt sich ziemlich senkrecht zum Substrat ein

Ast, der bald sein Längenwachstum einstellt und sich wiederholt in einer dem Substrat nahezu parallelen Ebene verzweigt (Fig. 2, 1). Die Zahl der Dichotomien beträgt 2—5, doch werden nicht alle Verzweigungen regelmässig durchgeführt (Fig. 2, 1, 2). Es kann

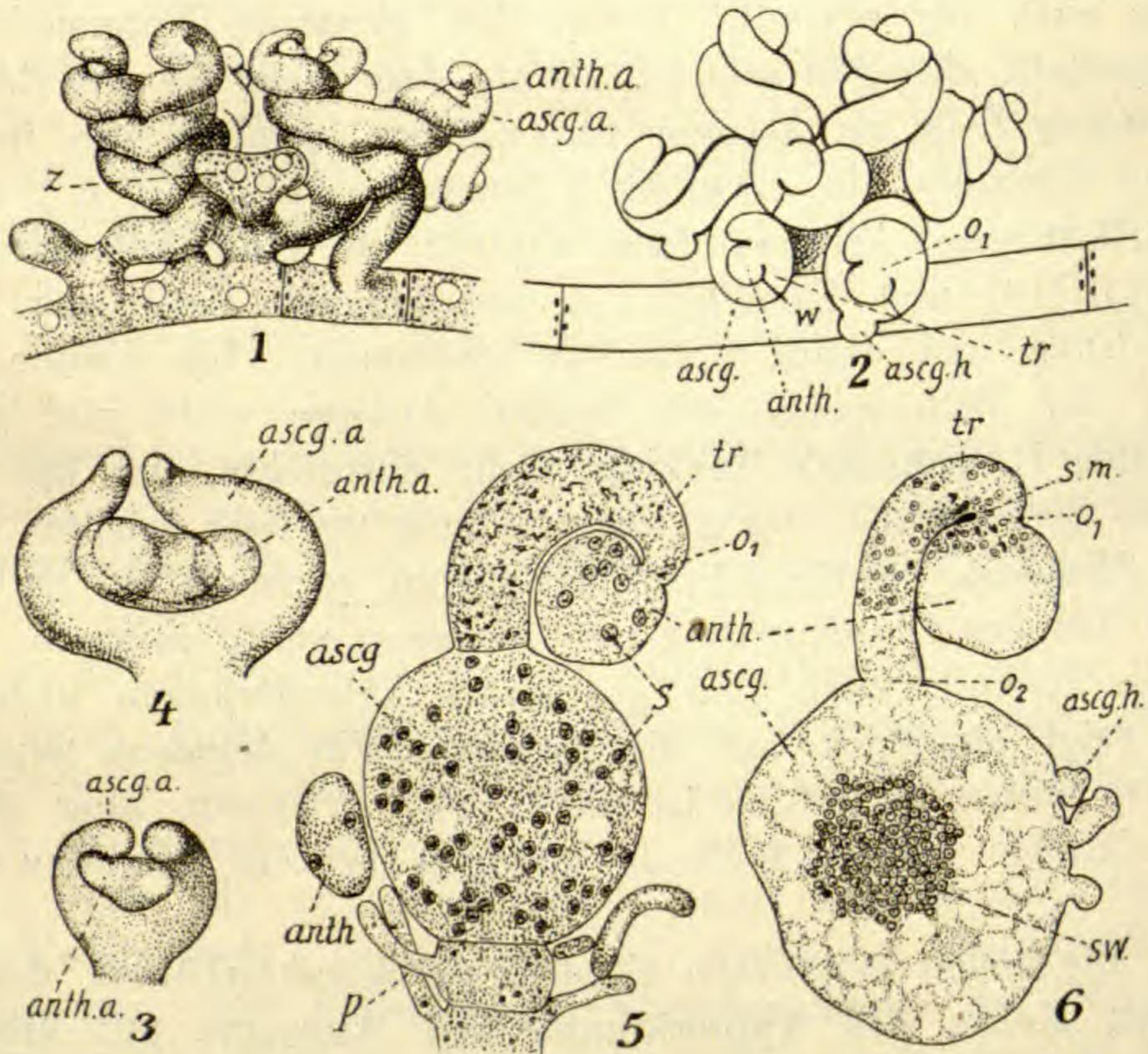


Fig. 2. 2, 1—3. *Boudiera* nach CLAUSSEN (11). 2, 1. Fruchtanlage mit den Anlagen von 8 Sexualorganpaaren. 2, 2. Öffnungen in den Wänden zwischen Trichogyne und Antheridium. 2, 3. Junge Anlage zweier Paare von Sexualorganen. 2, 4—6. *Pyronema confluens*. 2, 4. Original, 2, 5 und 6 nach HARPER (53). 2, 4. Junge Anlage zweier Paare von Sexualorganen (entspricht 2, 3 bei *Boudiera*). 2, 5. Antheridium und Ascogon, Schnittpräparat. Die Wand zwischen Antheridium und Trichogyne ist aufgelöst. Von den Trichogynkernen sind nur noch Reste sichtbar. 2, 6. Die Wand zwischen Trichogyne und Ascogon ist aufgelöst. Männliche Kerne auf der Wanderung zum Ascogon.

*anth.* Antheridium. *ascg.* Ascogon. *tr* Trichogyne. *ascg. h.* ascogene Hyphe. *w* Wand zwischen Trichogyne und Ascogon *o<sub>1</sub>* Öffnung zwischen Antheridium und Trichogyne, *o<sub>2</sub>* Öffnung zwischen Trichogyne und Ascogon. *s* Sexualkerne. *s. m* männliche, *s. w* weibliche Sexualkerne. *z* fehlgeschlagener Ast. *p* hüllibildende Hyphen.

also ein Seitenast erster Ordnung sich öfter oder weniger oft dichotomisch verzweigen als die anderen. Das Gleiche gilt von den Ästen höherer Ordnung. Die Endzweige sind in gesetzmässiger Weise gekrümmt (Fig. 2, 3, 1, *ascg. a.*). In das eben beschriebene Hyphensystem wachsen von benachbarten Zellen desselben oder eines

sehr nahe liegenden Fadens ein oder mehrere Äste hinein, sie verzweigen sich mehrfach dichotomisch, und ihre Enden wickeln sich um die gekrümmten Endzweige des zuerst geschilderten Systems herum (Fig. 2, 3, 1 anth. a.). Die schraubig eingekrümmten Teile beider Systeme werden durch Wände abgeschnitten und die des ersten Systems! (ascg. a. Fig. 2, 1) in eine obere kleinere (*tr* Fig. 2, 2) und eine untere grössere Zelle (ascg. Fig. 2, 2) zerlegt, deren jede mehrkernig ist. Zwischen der kleineren (*tr*) und der ungeteilt gebliebenen (anth.) entsteht eine Verbindung (*o*, Fig. 2, 2). Die Kerne der kleineren Zelle *tr* degenerieren, die von anth. wandern in sie ein und nach dem Schwinden der Wand *w* in die ihr benachbarte untere ascg., wo sie mit den dort vorhandenen Kernen paarweise kopulieren (Fig. 3, 6, 7 *s* und *v*). Die Kernverschmelzung ist zwar schwierig, aber deutlich nachzuweisen. Auch hier haben wir also Sexualität, und die Sexualzellen sind in bekannter Weise als Antheridium, Ascogonium und Trichogyne zu deuten.

Wenn die Ansicht CAVARA's, dass die von mir untersuchte Art mit einer der VAN TIEGHEM'schen *Ascodesmis*-Spezies identisch ist, zu Recht besteht, hat meine oben vorgetragene Meinung Widerspruch erfahren. DANGEARD (21) beschreibt nämlich den Prozess der Bildung der Fruchtkörperanlagen sehr abweichend. Nach ihm soll sich der Antheridien bildende Ast aus dem Ascogone bildenden differenzieren. Seine Worte lauten: „Nos observations montrent que, dès les premières dichotomies du filament générateur, la branche qui fournira les anthéridies se différencie de celle qui donnera naissance aux ascogones“. Dass die Antheridien und Ascogone auf verschiedenen Ästen aufsitzen, gibt er zu. Eine Kopulation zwischen den Sexualzellen soll nicht stattfinden, aber das Plasma im Antheridium und in der Trichogyne schwindet (le cytoplasme se rarifie de bonne heure dans les anthéridies et disparaît également au sommet de l'ascogone). Wo es bleibt, wird nicht gesagt, was mit den Kernen geschieht, ebenfalls nicht. Dagegen wird angegeben, dass die Ascogonkerne grösser geworden sind und einen grossen Nucleolus besitzen (mais ces derniers ont augmenté de volume et ils possèdent un gros nucléole). Wie die grossen Kerne und die grossen Nucleolen zu stande kommen, darüber sagt DANGEARD nichts. Nach der oben vorgetragenen Auffassung sind alle diese Beobachtungen ohne weiteres verständlich.

Neuere sehr eingehende Untersuchungen, die ich im letzten und vorletzten Jahre anstellte, haben mir gezeigt, dass die Entwicklung der ersten Anlagen der Ascusfrucht von *Pyronema* genau so vor sich geht, wie die von *Boudiera*. Über diesen Punkt macht HARPER (53) in seiner vortrefflichen Arbeit keine Angaben. Er untersuchte die allerjüngsten Stadien nicht. Antheridien und Ascogone

— ich will sie gleich so bezeichnen — nehmen ihren Ursprung gleich von Anfang an aus völlig getrennten Hyphen. Von den homologen Teilen bei *Boudiera* unterscheiden sich die Sexualorgane nur in ihrer Form (Fig. 2, 4—6). Die Antheridien sind keulenförmig, die Ascogone fast kugelig (Fig. 2, 5, 6 ascg.) und die Trichogynen (*tr*) sitzen diesen Kugeln in Form etwa eines Schwanenhalses auf. An günstigen Präparaten kann man sich überzeugen, dass die Krümmungen, die bei *Boudiera* sehr deutlich sind, auch hier noch wenigstens andeutungsweise sich erkennen lassen, besonders an jüngeren Objekten. An älteren ist meist nur die Trichogyne schraubig gekrümmt, selten auch das Antheridium. Die Ergebnisse meiner weiteren Untersuchungen decken sich mit denen HARPER's vollkommen. (Vergl. hierzu 96, 84, 9). Die Sexualzellen sind vielkernig (Fig. 2, 5, *s*). Zuerst werden die Kerne der Trichogyne aufgelöst (Fig. 2, 5), dann entsteht eine Verbindung der Protoplasten von Antheridium und Trichogyne ( $o_1$  Fig. 2, 5, 6). Die Antheridiumkerne wandern in die Trichogyne ein (Fig. 2, 6) und, wenn sie der Mehrzahl nach sich in der Trichogyne befinden (Fig. 2, 6), wird die Wand zwischen dieser und dem Ascogon gelöst ( $o_2$ ), die Antheridium- und Ascogonkerne legen sich aneinander und verschmelzen paarweise (Fig. 3, 5). Das wirklich je ein Ascogon- und ein Antheridiumkern kopulieren, lässt sich direkt beweisen. Man kann die Kerne durch Färbung mit Hämatoxylin-Eisenalaun nach HEIDENHAIN und Gegenfärbung mit Orange G. kenntlich machen. An gut gelungenen Präparaten zeigen die weiblichen Kerne den bekannten Hämatoxylinton, die männlichen haben einen Stich ins Bräunliche, der vor der Kopulation noch deutlicher ist. Damit sind, glaube ich, die letzten Zweifel an der Sexualität von *Pyronema* beseitigt.

DANGEARD (20, 23) bestreitet sie sehr entschieden. Ich will deshalb mit ein paar Worten auf seine Argumente eingehen. Dass er in seiner ersten Arbeit (20) behauptet, die Membran zwischen Trichogyne und Ascogon verschwände nicht, und die Kerne des Antheridiums degenerierten, hat seinen Grund lediglich in unzureichender Untersuchung. DANGEARD wiederholt zwar in seiner zweiten Mitteilung (23) seine Behauptung, aber die direkte Beobachtung zeigt unwiderleglich das Verschwinden der Membran zwischen Ascogon und Trichogyne. Man kann an günstigen Präparaten die Kerne auf ihrer Wanderung gerade an der Stelle wahrnehmen, an der die Wand liegen müsste.

Aus der Beobachtung DANGEARD's, dass die Zahl der Kerne im Antheridium und Ascogon nicht übereinstimmt, was übrigens auch schon von HARPER angegeben wird, kann ein Argument gegen die Sexualität nicht hergeleitet werden, auch daraus nicht, dass etwa zwei

Ascogone durch Vermittelung ihrer Trichogynen mit einem Antheridium in Verbindung treten, wie man in Kulturen häufig sieht. Was mit den Kernen geschieht, die in diesem Fall nicht kopulieren, ist eine offene Frage. Völlig einwandfreie Angaben kann ich darüber nicht machen, ich vermute aber, dass sie unbenutzt im Ascogon liegen bleiben.

Die Behauptung DANGEARD's, HARPER schreibe den Antheridien- und Ascogonkernen dieselbe Grösse zu, braucht nicht widerlegt zu werden, denn HARPER sagt ausdrücklich: „The nuclei of the antheri-

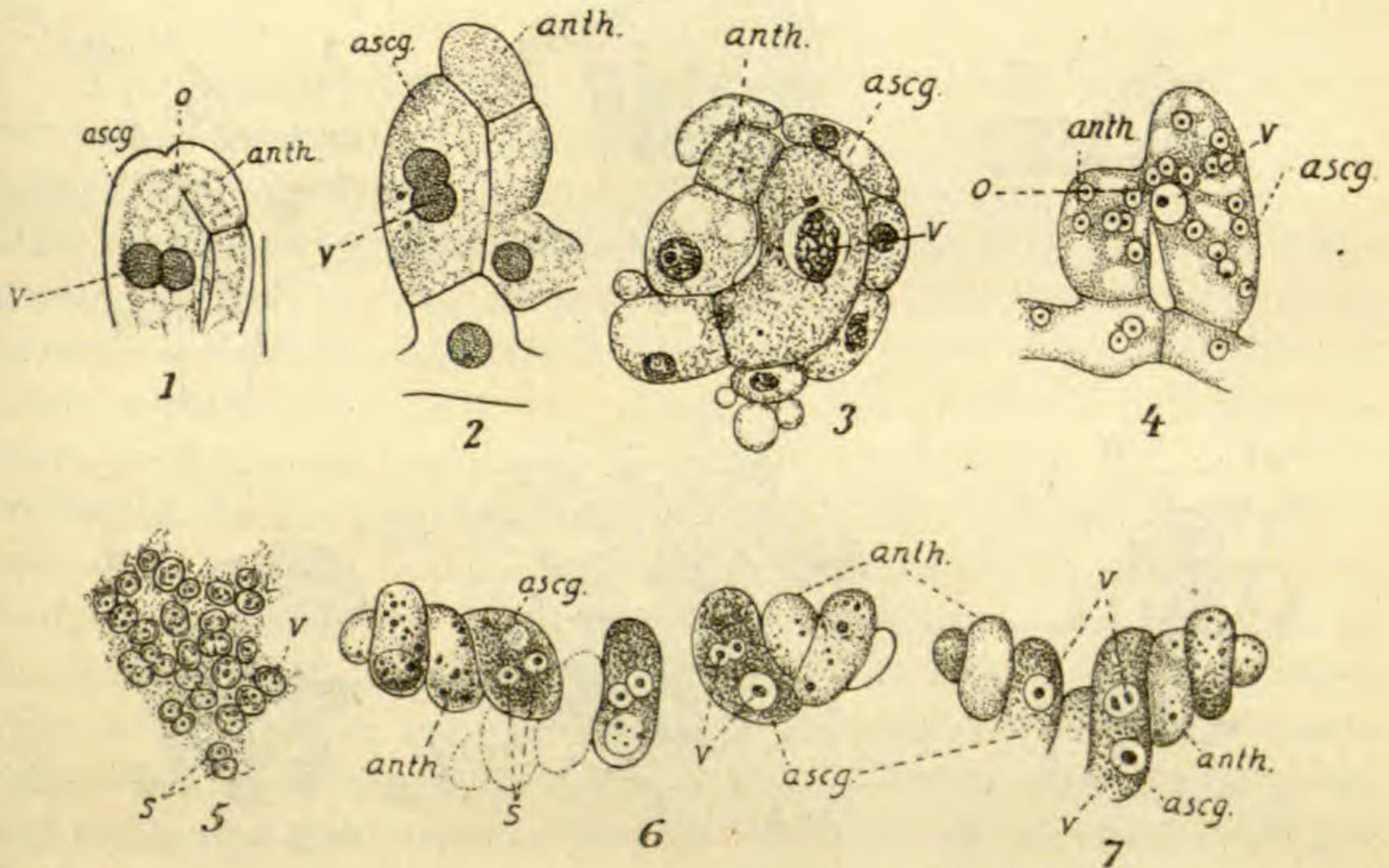


Fig. 3. 3, 1, 2. *Sphaerotheca Castagnei* nach HARPER (49). 3, 1. Öffnung zwischen Antheridium und Ascogon. Sexualkerne nebeneinander. 3, 2. Wand zwischen Antheridium und Ascogon wieder gebildet. Sexualkerne in Verschmelzung. 3, 3. *Phyllactinia corylea* nach HARPER (54). Kernverschmelzung vollendet. 3, 4. *Dipodascus albidus* nach JUEL (58). Zwei Sexualkerne sind zu einem verschmolzen. 3, 5. *Pyronema confluens* nach HARPER (53). Kernverschmelzung. 3, 6, 7. *Boudiera* nach CLAUSSEN (11). Kernverschmelzungen in verschiedenen Stadien.

anth. Antheridium. ascg. Ascogon. o Öffnung zwischen Antheridium und Ascogon. s Sexualkerne. v durch Verschmelzung gebildete Kerne.

dium are of about<sup>1)</sup> the same size as those of the oogonium.“ (53, S. 345). Die Struktur beider Kernarten — DANGEARD bestreitet das — ist im wesentlichen dieselbe, und beide sind sie Sexualkerne, wie oben schon nachgewiesen ist.

Ein letzter Einwand DANGEARD's bezieht sich auf das von HARPER angegebene Häufungsstadium der männlichen und weiblichen

1) Von mir gesperrt. Ref.

Kerne im Ascogon. Dieses Stadium existiert nach meinen Beobachtungen. Seine Bedeutung liegt darin, dass während seiner Dauer die Kernverschmelzungen stattfinden. HARPER hatte also keinen Grund, auf die nun folgenden Vorgänge — die Kerne sind entweder einigermaßen gleichmässig verteilt oder sie liegen peripher — besonderen Wert zu legen, da ihnen eine besondere Bedeutung kaum zukommt.

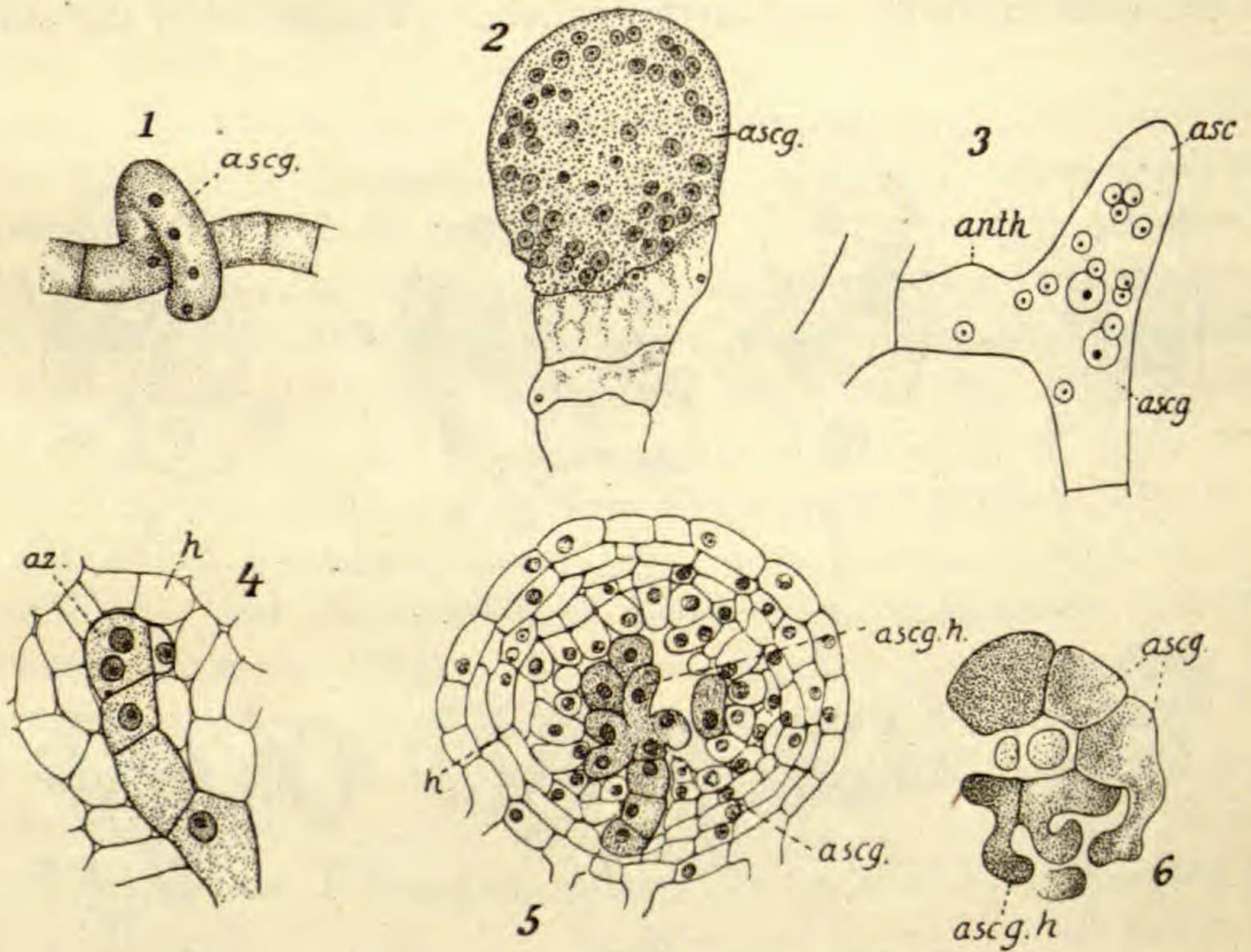


Fig. 4. 4, 1. *Thelebolus stercoreus* nach RAMLOW (93a). Ascogon mit 4 Kernen. 4, 2. *Humaria granulata* nach BLACKMAN und FRASER (6). Schnitt durch ein junges Ascogon mit Kernen. 4, 3. *Dipodascus albidus* nach JUEL (58). Junger Ascus mit 2 vom Fusionskern abstammenden Kernen. 4, 4. *Sphaerotheca Castagnei* nach HARPER (49). Geteiltes Ascogon. Ascusmutterzelle. 4, 5. *Erysibe* nach HARPER (50). Auswachsen von ascogonen Hyphen aus einer Zelle des zerlegten Ascogons. 4, 6. *Gymnoascus Reessii* nach DALE (12). Mehrere Zellen des zerlegten Ascogons bilden ascogene Hyphen. *ascg.* Ascogon. *anth.* Antheridium. *ascg. h.* ascogene Hyphen. *h* Hülle. *az* Ascusmutterzelle.

Fasst man das Vorgetragene kurz zusammen, so steht fest, dass es eine Anzahl von Ascomyceten gibt, bei denen die Fruchtkörperbildung durch einen Sexualakt eingeleitet wird.

Mit ziemlicher Sicherheit dürfen wir zu den sexuellen Ascomyceten auch diejenigen Formen rechnen, welche durch den Besitz von Spermarien und Carpogonen mit Trichogynen ausgezeichnet sind.

Leider ist es bisher niemals gelungen, selbst einem so ausgezeichneten Forscher wie THAXTER (99) nicht, die Verschmelzung des Carpogon- und Spermaticenkernes nachzuweisen. Ausser den Flechtenpilzen, die ich hier übergehe, und den Laboulbeniaceae ist in neuerer Zeit nur *Poronia* (28) untersucht.

Im Zusammenhange möge hier das Wenige angeführt werden, was wir bisher über die Vorgänge bei der Kernverschmelzung wissen. Genauere Angaben liegen vor über *Phyllactinia* (54) (Fig. 1, 2, 3, 3, 3), *Sphaerotheca* (49, 50) (Fig. 3, 1, 2), *Erysibe* (50), *Dipodascus* (58) (Fig. 1, 7, 8, 3, 4), *Pyronema* (53) (Fig. 3, 5) und *Boudiera* (11) (Fig. 3, 6, 7).

Die Ascomycetenkerne besitzen eine deutliche, aber ziemlich schwache Membran (Fig. 1, 3, 6, 7) — bei unvorsichtiger Fixierung reisst die Membran sehr leicht (IKENO 55, 56; DANGEARD 15) —, einen etwa linsenförmigen Zentralkörper (Fig. 3, 3, 6, 4—7, 7) — bei allen grösseren Kernen der Ascomyceten, z. B. den Ascuskernen, ohne besondere Schwierigkeit nachweisbar und höchst wahrscheinlich bei allen vorhanden —, mit dem das Chromatin in Form von Strängen oder in Netzform verbunden ist (54) (Fig. 3, 3 v. 6, 4—7, 7, 1—2). Nucleolen finden sich fast regelmässig in Ein-, sehr selten in Mehrzahl (Fig. 3, 4—6). Die Sexualkerne unterscheiden sich von den übrigen meist durch ihre bedeutendere Grösse (Fig. 1, 2, 3, 2, 5). Der Antheridienkern pflegt zuerst kleiner zu sein als der Ascogonkern (Fig. 1, 1, 2). Kurz vor der Verschmelzung gleichen sich die Grössendifferenzen aus (Fig. 1, 3, 3, 1, 2). Die Verschmelzung beginnt mit der Auflösung der Kernmembran an der Stelle des Kontaktes (Fig. 3, 6 v oben, 7, 2). Aus den zwei Kernhöhlen wird eine. Die beiden Nucleolen verschmelzen zu einem (Fig. 3, 7 v unten) und die Zentralkörper legen sich zum mindesten aneinander, vielleicht verschmelzen sie auch. Eine genaue Feststellung war bisher nicht möglich. Höchst wahrscheinlich werden bei der Zusammenlagerung der Zentralkörper auch die Chromosomen, die mit ihnen verbunden sind, in gesetzmässiger Weise einander genähert oder gar mit einander vereinigt. Ich will hier darauf hinweisen, dass diese Vorgänge sich in das BOVERI'sche Schema für die Kernverschmelzung beim Sexualakt der Tiere nicht wohl einfügen lassen. Sie scheinen, wie mir genauere Untersuchungen bei *Saprolegnia* gezeigt haben, weiter verbreitet zu sein. Auch bei *Saprolegnia* besitzen beide Geschlechtskerne bei der Vereinigung ihren Zentralkörper.

Die Kernverschmelzung ist am genauesten von HARPER (49, 50, 54) bei den Erysibaceae studiert; die Angaben über die anderen oben erwähnten Formen sind weit weniger eingehend. Ich zweifle jedoch nicht an der Allgemeingültigkeit der Ergebnisse HARPER's für alle Sexualkerne der Ascomyceten.

Von Organen, wie wir sie oben kennen gelernt haben, geht bei allen Ascomyceten die Entwicklung der Asci aus. Nur sind sie nicht mehr überall als Sexualorgane tätig. Offenbar ist bei diesen Formen die Sexualität verloren gegangen, sie sind apogam geworden. Zu ihnen gehört der neuerdings von RAMLOW (93a) untersuchte *Thelebolus stercoreus*. Bei *Thelebolus* (Fig. 4, 1) konnte RAMLOW trotz eifrigen Suchens ein Antheridium nicht mehr nachweisen. Das ascuserzeugende Organ, das Ascogon, erweist sich als schraubig gewunden und ist anfangs einzellig und einkernig. Erst nach der Berindung mit Hyphen und mehrmaliger Kernteilung entstehen Querwände. Eine der gebildeten Zellen ist zwei-, die anderen sind einkernig.

Mit *Thelebolus* stimmen höchst wahrscheinlich die von BARKER (2), DANGEARD (24) und TERNETZ (98) untersuchten Gattungen *Rhyparobius*, *Ascophanus*, *Saccobolus* und *Ascobolus* ziemlich nahe überein. Nur wird nicht eine Zelle des Ascogons direkt zum Ascus, sondern aus ihr sprossen ascogene Hyphen hervor. Die Formen verhalten sich also zu *Thelebolus* ähnlich, wie *Erysibe* und *Phyllactinia* zu *Sphaerotheca*. Genaueres kann ich nicht angeben. Die Arbeit von BARKER war mir nicht zugänglich, und aus den übrigen Mitteilungen lässt sich eine klare Vorstellung nicht gewinnen.

Dass die Auffassung der zuletzt erwähnten Gattungen als apogamer wirklich gerechtfertigt ist, wird durch neuere Untersuchungen von BLACKMAN und FRASER (7) über *Humaria* (Fig. 4, 2) weiter gestützt. Bei der untersuchten Species fehlt das Antheridium. Für die bei den normal sexuellen Formen nachgewiesene Verschmelzung von Antheridium- und Ascogonkernen tritt hier die paarweise Verschmelzung der Ascogonkerne unter sich ein. BLACKMAN und FRASER sprechen von einem reduzierten Sexualprozess. Die Bezeichnung tut nichts zur Sache. Jedenfalls ist soviel klar, dass die Kerne sich wie Sexualkerne verhalten. Es liegen also hier Verhältnisse vor, die den von BLACKMAN bei den Uredineen entdeckten ähnlich sind.

Ganz unklar ist die Beschaffenheit der Ascogone bei den Helvellineae (30) (*Mitrula*, *Leotia*, *Morchella* (33, 87, 94), *Gyromitra*, *Helvella*), *Peziza* (88), *Bulgaria* (5), *Tuber* (10, 13, 34, 80), *Amylocarpus* (68, 69), *Anixiopsis* (46), *Eidamella* (83), verschiedenen Pyrenomycetes (90). Eine Anzahl von ihnen wird apogam sein.

Ob man bei *Exoascus* (29), *Taphrina* (55, 56), *Taphridium* (59) und ähnlichen Formen (18) noch einmal Ascogone auffinden wird, ist bisher nicht zu sagen. Wenn auch Anzeichen darauf hindeuten, dass hier die Reduktion noch weiter fortgeschritten ist als bei *Humaria*: bis zum völligen Verschwinden der Sexualorgane, so ist nach den neueren Entdeckungen bei den Uredineen doch Vorsicht am Platze.

Die Bildung der ascuserzeugenden, der sogenannten ascogenen Hyphen geht stets — darin sind alle Beobachter einig — von bestimmt gestalteten Organen aus, die wir eben als weibliche Sexualorgane oder deren Homologe kennen gelernt haben. Die Einzelheiten sind sehr verschieden.

Von ascogenen Hyphen kann man kaum sprechen bei *Dipodascus* (Fig. 4, 3), *Eremascus* und *Sphaerotheca* (Fig. 4, 4). Bei der zuletzt erwähnten Gattung streckt sich das Ascogon (49, 50), wird zuerst in zwei, darauf in mehrere (3—5) einkernige und eine zweikernige Zelle zerlegt. Sie ist die vorletzte der ganzen Reihe (Fig. 4, 4 az). Bei *Erysibe* (50) und *Phyllactinia* (54) findet die gleiche Zerlegung statt, nur wird nicht, wie bei *Sphaerotheca*, eine Zelle direkt zum

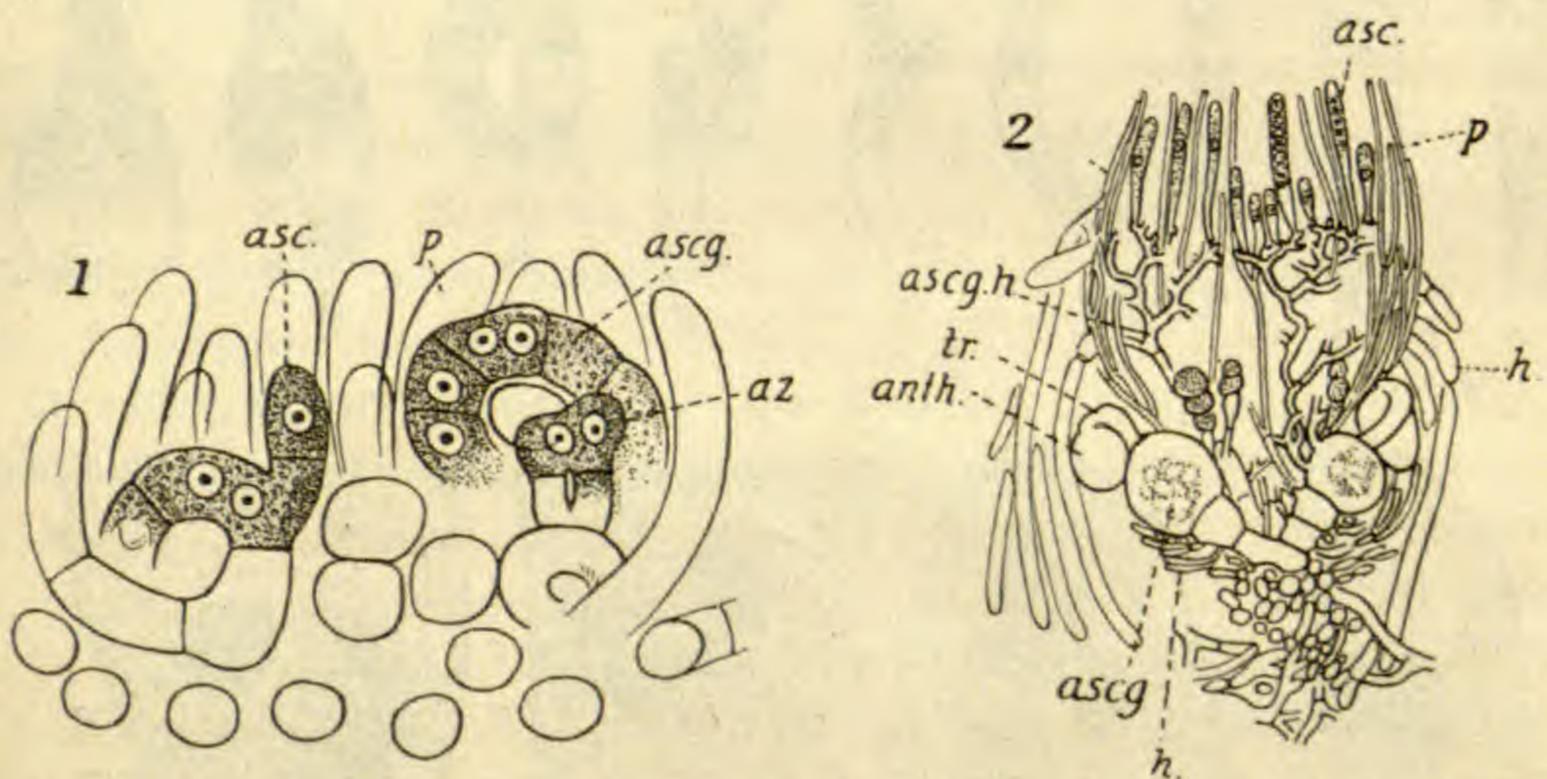


Fig. 5. 5, 1. *Boudiera* nach CLAUSSEN (11). Bildung der ascogenen Hyphen. 5, 2. *Pyronema confluens* nach HARPER (53). Auswachsen der ascogenen Hyphen und Bildung des Hymeniums.  
anth. Antheridium. ascg. Ascogonium. tr Trichogyne. ascg. h. ascogene Hyphen. asc Ascus. p Paraphysen. h Hülle.

Ascus, sondern aus ihr sprossen ascogene Hyphen hervor (Fig. 4, 5 ascg. h.), und diese erst liefern die Sporenschläuche. Wachsen mehrere von den Zellen, in die das Ascogon zerlegt wird, zu ascogenen Hyphen aus, so bekommen wir Verhältnisse, wie sie bei *Gymnoascus* (12) (Fig. 4, 6 ascg. h.), *Penicillium* und Verwandten vorliegen.\* Wie oft sich die ascogenen Hyphen verästeln, ist bisher nicht völlig klar. Die einzelnen Arten dürften sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Relativ einfach sind jedenfalls, soweit aus der Arbeit von MISS DALE Schlüsse zu ziehen sind, die ascogenen Hyphen von *Gymnoascus*.

Bei *Boudiera* (11) wachsen die Ascogone nach vorhergehender Teilung in mehr gesetzmässiger Weise aus (Fig. 5, 1); die Enden der ascogenen Hyphen haben schliesslich fast alle annähernd dieselbe Richtung. Es entsteht ein Hymenium. Bei *Gymnoascus* und Verwandten dagegen verlaufen sie völlig unregelmässig.

Bei *Pyronema* (53) findet eine Zerlegung des Ascogons vor dem Auswachsen der ascogenen Hyphen überhaupt nicht statt. Die Hyphen werden durch Querwände zerlegt und verzweigen sich reichlich (Fig. 5, 2 ascg. h.). Die Seitenäste bilden später die wieder in einer Ebene palissadenartig angeordneten Sporenschläuche (Fig. 5, 2, ascg.). Ähnlich wie die oben erwähnten verhalten sich andere Formen.

*Monascus* ist in die vorhergehende Übersicht nicht aufgenommen und zwar deshalb nicht, weil Zweifel darüber bestehen, ob er ascogene Hyphen besitzt (BARKER 1) oder nicht (IKENO 57, KUYPER 64, 65).

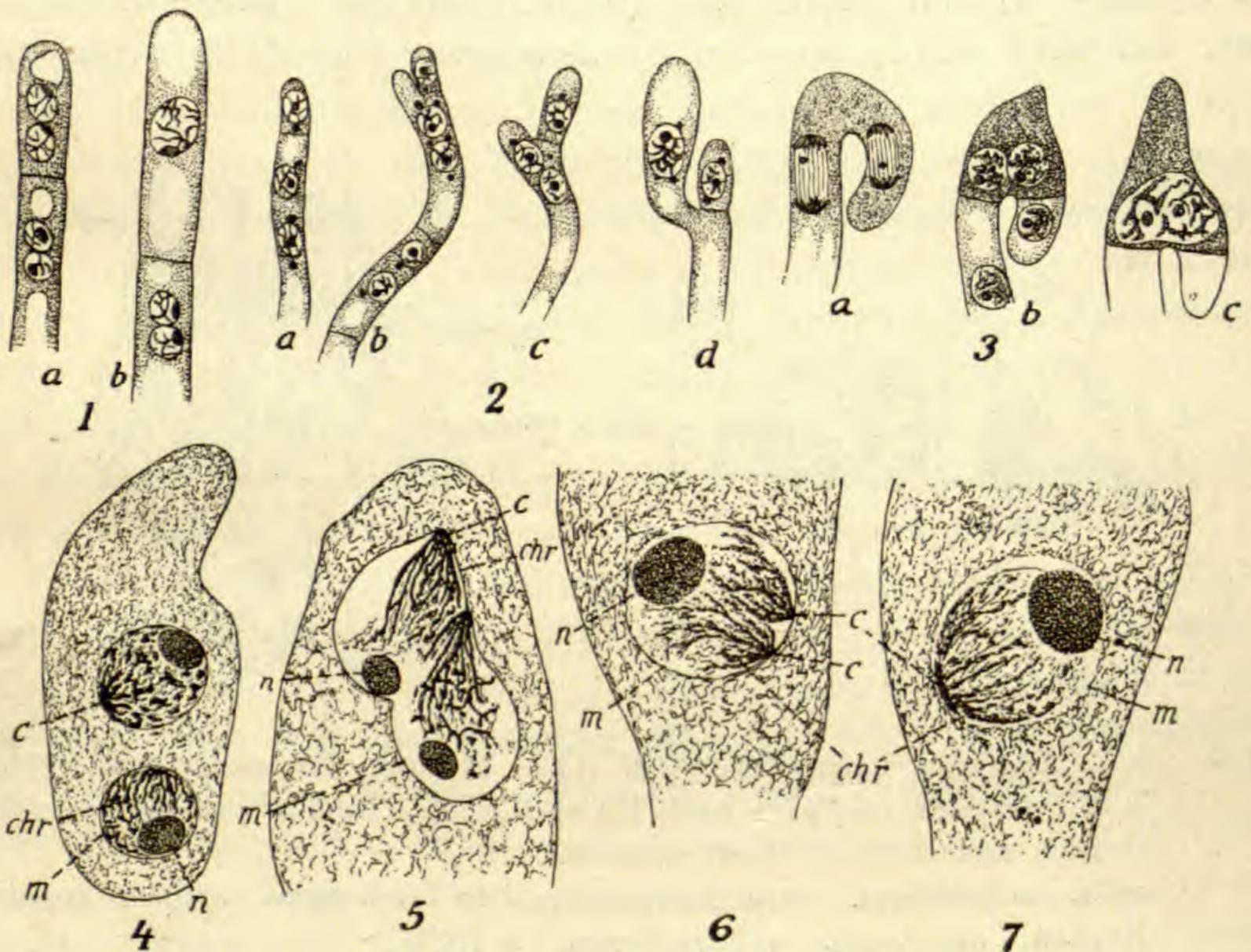


Fig. 6. 6, 1. *Acetabula leucomelas* nach GUILLIERMOND (45). Bildung der Ascusmutterzellen. 6, 2. *Peziza Catinus* nach GUILLIERMOND (45). Bildung der Ascusmutterzellen. 6, 3. *Peziza rutilans* nach GUILLIERMOND (43). Bildung der Ascusmutterzellen. 6, 4—7. *Phyllactinia corylea* nach HARPER (54). Verschiedene Stadien der Kernverschmelzung in der Ascusmutterzelle. *m* Kernmembran, *n* Nucleolus, *chr* Chromatin, *c* Zentralkörper.

Die Entstehung der Asci an den ascogenen Hyphen oder, wenn ascogene Hyphen nicht gebildet werden, am Ascogon, hat man sich zuerst sehr einfach vorgestellt. Man glaubte, ihre einkernigen Endzellen gingen unter Anschwellung direkt in die Asci über. Bereits DE BARY<sup>1)</sup> weist indessen darauf hin, dass bei *Tuber* und *Elaphomyces* ein junger Ascus auf einer Einknickung der sie tragenden

1) DE BARY, A. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze usw. Leipzig 1884, S. 212.

Hyphe sitze, derart, dass er gleichsam von zwei Stielen getragen werde, wie etwa der von *Eremascus*. Schon TULASNE stelle solche Bilder dar und neuerdings habe ihn ERRERA auf die Erscheinung aufmerksam gemacht.

DANGEARD<sup>1)</sup> hat dann später die weitere Verbreitung der Erscheinung und gleichzeitig die Zweikernigkeit der an der Knickungsstelle liegenden Zelle nachgewiesen, ferner gezeigt, dass die beiden Kerne zu einem, dem primären Ascuskern verschmelzen (13—17, 20—22, 24—26). Seine Angaben sind von HARPER (47—50, 53, 54) GUILLIERMOND (38, 39, 43, 45) und andern (7, 11, 30, 31, 77) bestätigt und erweitert, so dass wir heute drei Typen der Ascusanlage genauer kennen:

1. der Ascus geht aus der Endzelle der ascogenen Hyphe hervor. Sie zeichnet sich, wie die ihr benachbarten, durch den Besitz von 2 Kernen aus. Die Kerne der Endzelle, über deren Verwandtschaft nichts Sicheres feststeht, sind anfangs getrennt, verschmelzen später zum Ascuskern (Fig. 6, 1a, b). *Acetabula leucomelas*, *Galactinia succosa*, *Phyllactinia corylea* (45, 77, 54).

2. der Ascus geht aus der vorletzten Zelle hervor, die zweikernig ist, während die Endzelle nur einen Kern enthält.

a) die vorletzte Zelle ist gerade; sie bildet einen Seitenast, in den die beiden Kerne einwandern und in dem sie später verschmelzen. Der Grad der Verwandtschaft der verschmelzenden Kerne ist nicht bekannt. (Fig. 6, 2a—d), *Peziza Catinus* (45).

b) die vorletzte Zelle ist gekrümmt. Ihre beiden Kerne, die von zwei ihrer Verwandtschaft nach nicht näher bekannten, durch simultane Teilung sich herleiten, die also selbst nicht Schwesterkerne sind, verschmelzen zum primären Ascuskern. Fig. 6, 3a—c. *Pyronema confluens* usw.

Zwischen den beiden zuletzt erwähnten Typen besteht kaum ein Unterschied. Sie scheinen durch Übergänge mit einander verbunden zu sein (MAIRE, cfr. GUILLIERMOND 45 S. 347). Überhaupt sind Abweichungen von der Regel nach FAULL (31) nicht selten und nach demselben Autor ist die Entdeckung weiterer Typen der Ascusanlage zu erwarten.

Alle drei oben beschriebenen stimmen darin überein, dass der primäre Ascuskern stets durch Verschmelzung zweier Kerne sich bildet. Es entsteht die schwierige Frage: Wie haben wir diese Kernverschmelzung zu deuten? DANGEARD deutet sie als einen Sexualakt. Diese Deutung scheint mir nicht unbedingt nötig zu sein, denn wenn auch jeder Sexualakt mit einer Kernverschmelzung

1) Le Botaniste. Sér. 4. 21—58.

verbunden ist, so braucht nicht umgekehrt jede Kernverschmelzung ein Sexualakt zu sein. Ich erinnere nur an die Verschmelzung der Polkerne zum sekundären Embryosackkern bei den Phanerogamen, die doch bisher niemand als Sexualakt gedeutet hat. Und nicht bloss unnötig ist DANGÉARD's Auffassung, sondern es spricht sogar Verschiedenes gegen sie. Die Ascomyceten werden phylogenetisch entweder von den Phycomyceten oder von den Florideen hergeleitet. Ob man das eine oder das andere annimmt, ist für die folgenden Betrachtungen gleichgültig. Bei beiden Gruppen kommt im Entwicklungsgange nur ein Sexualakt vor und zwar genau an der Stelle, an der wir ihn auch bei *Sphaerotheca*, *Pyronema* usw. fanden. Für die Annahme zweier aufeinander folgenden Sexualakte in einem Entwicklungskreislauf liegt aber bis jetzt überhaupt kein Analogon vor.

Die Bedeutung der zweifellos festgestellten Kernverschmelzung im jungen Ascus wird also auf anderem Gebiete zu suchen sein. HARPER (54) glaubt, dass sie in Beziehung zur relativ beträchtlichen Grösse des Ascus im Vergleich zur Grösse der übrigen Zellen steht. Die Untersuchungen von GERASSIMOFF, R. HERTWIG und BOVERI (zitiert bei HARPER 54) haben gelehrt, dass ganz allgemein ein bestimmtes Grössenverhältnis zwischen der Kernmasse und der Zellmasse besteht, insofern als grosse Zellen entweder grosse oder zahlreiche, kleine Zellen dagegen kleine oder wenige Kerne enthalten. Wird das Gleichgewicht zwischen Kern- und Zellmasse gestört, so besitzen die Organismen Mittel, es wiederherzustellen (Kern-Plasmarelation).<sup>1)</sup>

Der junge Ascus entwickelt sich zu einer grossen, reich mit Nährstoffen versehenen Zelle. Damit im Zusammenhange steht seine Zweikernigkeit und das Heranwachsen des durch Verschmelzung gebildeten einen Kernes im Ascus. Näher auf diese Frage einzugehen, verbietet der Raum; ich verweise auf HARPER (54 und die dort zitierte Literatur). HARPER führt eine Reihe von Tatsachen an, die für seine Meinung sprechen.

Die Verschmelzung der beiden Kerne in der jungen Ascusanlage (Fig. 6, 4) ist von HARPER (54) genauer studiert. Ich will kurz seine Ergebnisse mitteilen. Zur Zeit der Verschmelzung ist an den Kernen sehr leicht die Membran (*m*), der Nucleolus (*n*) und der Zentralkörper (*c*), an dem die Chromosomen (*chr*) (bei *Phyllactinia* 8) befestigt sind, nachzuweisen. Die Chromosomen bestehen aus zwei einander naheliegenden Fäden. Die Kerne haben keine gesetzmässige Lage zueinander, sondern sie können an beliebigen Stellen miteinander verschmelzen, Fig. 6, 5. Die Membran wird ein Stück

1) HERTWIG, O., Allgemeine Biologie.

weit aufgelöst; die Kernhöhlen fließen zusammen. Die Kerninhaltsbestandteile bleiben anfangs getrennt, später legen sich die Nucleolen (Fig. 6, 6), die Zentralkörper und dann die Chromosomen aneinander (Fig. 6, 7). Wie weit die Verschmelzung in jedem Fall geht, ist schwer zu entscheiden. Die Nucleolen verschmelzen sicher.

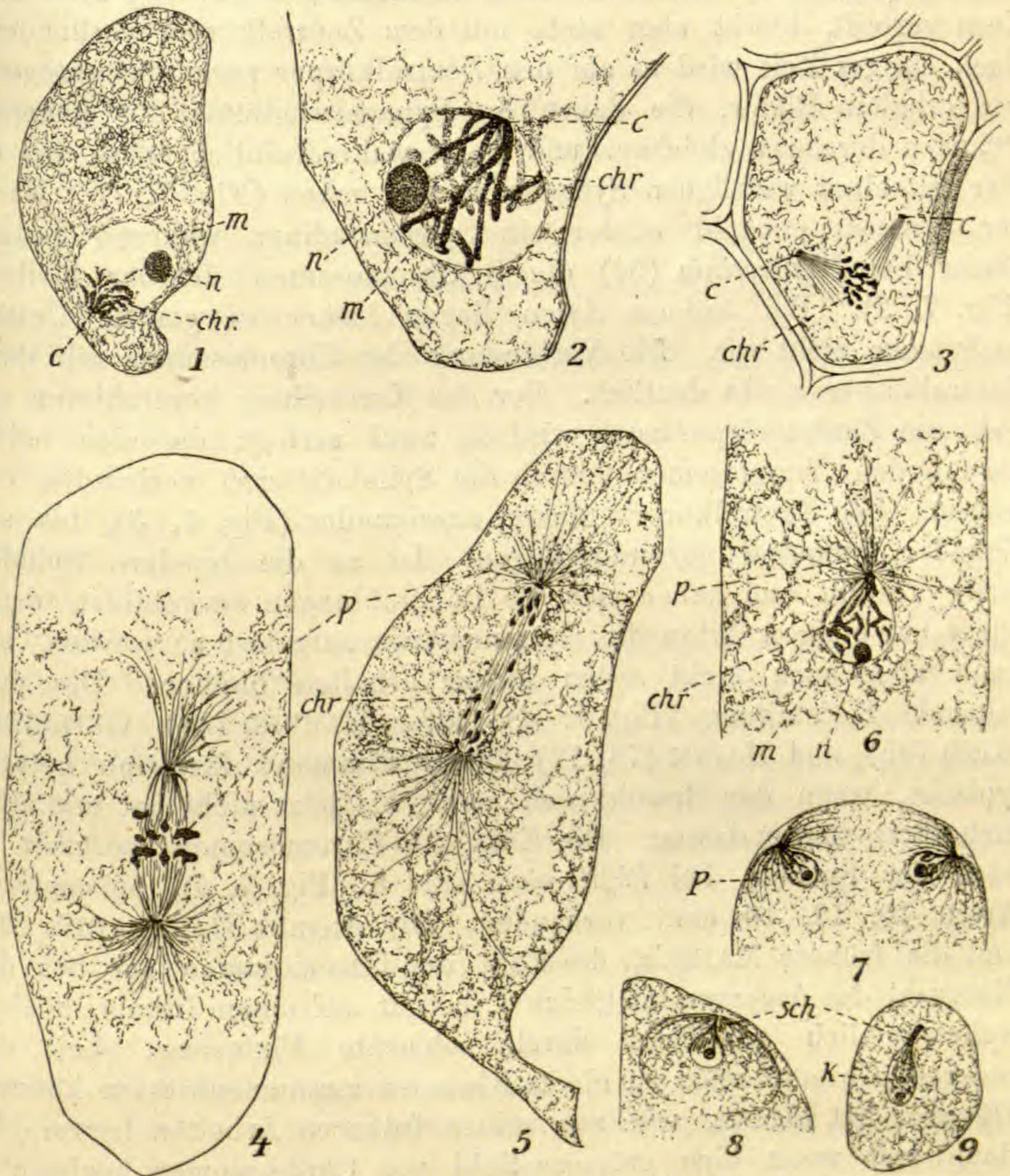


Fig. 7. *Phyllactinia corylea* nach HARPER (54). Kernteilung und Sporenbildung im Ascus.  
 m Kernmembran. n Nucleolus. chr Chromosomen. c Zentralkörper  
 p Polstrahlung. sch Schnabel. k Kern.

Die weitere Entwicklung des Ascus und die Ascosporenbildung verläuft bei allen genauer untersuchten Formen (BERLESE 4; CLAUSSEN 11; FAULL 31, 32; GUILLIERMOND 40, 42, 43, 44, 45; HARPER 47, 48, 50, 51, NICHOLS 89) wesentlich in gleicher Weise.

Nur die Angaben von DANGEARD (22), KUYPER (64, 65) und die früheren von MAIRE (71—76) lauten anders. Meine eigenen Untersuchungen haben mir gezeigt, dass die Ergebnisse von HARPER, GUILLIERMOND u. a. mehr Vertrauen verdienen.

Nach Beendigung der Kernverschmelzung entsteht ein Spiremstadium (Fig. 6, 7). Das Chromatin erscheint gleichmässig über den Kern verteilt, bleibt aber stets mit dem Zentralkörper verbunden. Nach einiger Zeit wird es auf den Zentralkörper zusammengezogen; wir erhalten Bilder, die denen des Synapsisstadiums der höheren Pflanzen durchaus gleichen, und es ist wahrscheinlich, dass wir es hier mit einer wirklichen Synapsis zu tun haben (Fig. 7, 1). Nach der Synapsis entsteht wieder ein Spiremstadium, während dessen Dauer bei *Phyllactinia* (54) die 8 Chromosomen sichtbar bleiben (Fig. 7, 2). Bei anderen Arten liegen bisher so genaue Untersuchungen nicht vor. Die Verbindung der Chromosomen mit dem Zentralkörper bleibt deutlich. Vor der Kernteilung kontrahieren sie sich; die Zentralkörpermasse wird in zwei zerlegt, die sich beide als mit den Chromosomen (durch die Spindelfasern) verbunden erweisen. Die Zentralkörper rücken auseinander (Fig. 7, 3), bis sie einander diametral gegenüberliegen. Ist so die bipolare Spindel fertig gestellt und haben sich die Polstrahlungen ausgebildet, dann pflegt bei einigen Arten die Kernmembran aufgelöst zu werden, sie kann aber auch nicht selten länger erhalten bleiben. Die nun folgende Kernteilung (Fig. 7, 4) halten HARPER (54), GUILLIERMOND (45) und MAIRE (76, 77) übereinstimmend für eine heterotypische, wenn der Beweis sich auch bis jetzt nicht hat mit aller Sicherheit führen lassen. Die Zahl der Chromosomen wechselt je nach der Spezies, bei *Phyllactinia* sind 8 (Fig. 7, 5), bei anderen Arten 10, 12, 16 usw. vorhanden. Die Angabe DANGEARD's (22) und die frühere MAIRE's, die Zahl der Chromosomen sei bei der Mehrzahl der Ascomyceten gleich 4, beruht auf einem Irrtum, höchstwahrscheinlich veranlasst durch schlechte Fixierung, bei der mehrere Chromosomen zu einem Klumpen zusammenfliessen können. Offenbar hat MAIRE, wie aus seinen früheren Arbeiten hervorgeht, dann und wann eine grössere Zahl von Chromosomen beobachtet. Er bezeichnet sie aber nicht als Chromosomen, sondern als Protochromosomen und gibt von ihnen an, sie bildeten durch Verschmelzung die 4 Chromosomen. HARPER und GUILLIERMOND stellen das Vorhandensein der Protochromosomen in Abrede, HARPER sehr entschieden, während GUILLIERMOND (45) für *Galactinia succosa* — aber auch nur für diese Spezies — wenigstens die Möglichkeit ihrer Existenz zugibt. Doch scheinen mir seine Untersuchungen für *Galactinia* nicht vollständig genug zu sein. Neuerdings hat sich MAIRE der Ansicht von HARPER und GUILLIERMOND genähert (77).

Nach Ankunft der Chromosomen (*chr*) an den Spindelpolen verschwindet die Zentralspindel, während die Polstrahlen sich an der Bildung der Membran für die Tochterkerne beteiligen.

Nach Neubildung eines Nucleolus entsteht in jedem Kern ein Spirem (Fig. 7, 6), und er tritt bald — ohne dass eine Synapsis vorhergeht — in (homotypische [GUILLIERMOND 45]) Teilung ein. Die Einzelheiten bei der zweiten Teilung sind im übrigen dieselben wie bei der ersten. Die Zahl der Chromosomen bleibt für jede Spezies die gleiche. Die dritte Teilung stimmt genau mit der zweiten überein. Nach ihrem Ablauf fällt den Polstrahlen die Aufgabe der Sporenausschneidung aus dem Protoplasma des Ascus zu (Fig. 7, 7). Sie biegen sich, nachdem der Kern einen schnabelartigen, vom Zentralkörper gekrönten Fortsatz erhalten hat (*sch.* Fig. 7, 8) rückwärts, um sich schliesslich an der dem Schnabel abgekehrten Seite des Kernes zu vereinigen. Die Ascosporenmembran ist anfangs sehr dünn und mit dem Kern (*K*) verbunden. Später wird sie dicker und vom Kern gelöst, indem der Schnabel von ihr abreißt (Fig. 7, 9, *sch.*). Der Kern rundet sich ab, der Zentralkörper bleibt an ihm leicht nachweisbar. Aus der Entwicklungsgeschichte der Sporen ergibt sich, dass sie von Protoplasma (Periplasma) umschlossen sind.

Gewöhnlich nimmt der Kern in der kugeligen oder ellipsoidischen Ascospore eine zentrale Lage ein. Die Spore führt reichlich Plasma und gewöhnlich Fett, Glycogen und metachromatische Körper, über deren Entwicklung und Verbreitung bei den Ascomyceten Untersuchungen von GUILLIERMOND (36, 37, 42) vorliegen.

Die Entstehung der mehrkernigen Sporen ist bisher entwicklungsgeschichtlich von FAULL (32 S. 97) und MAIRE (77) studiert. Der Kern der ursprünglich einkernigen Ascospore teilt sich mitotisch. Auf die Mitose kann Wandbildung folgen, sie kann aber auch ausbleiben. GUILLIERMOND (42 S. 14) unterscheidet verschiedene Sporentypen, auf welche ich hier verweise.

Aus der Schilderung der Entwicklungsgeschichte der Ascosporen geht klar hervor, dass irgendwelche Beziehungen der Ascosporenbildung zur Sporenbildung in den Sporangien, mit der uns HARPER (52), SWINGLE (97) u. a. bekannt gemacht haben, nicht existieren. Bei den untersuchten Phycomyceten (*Sporodinia*, *Pilobolus*, *Rhizopus*, *Phycomyces*, *Saprolegnia* u. a.) wird das Plasma durch Furchen, die entweder von seiner Oberfläche oder von Vakuolen ausgehen, zerklüftet. Die Bildung eines Epiplasma ist dadurch ausgeschlossen. Aus den mehr oder minder regelmässigen, mehrkernigen Plasmaklumpen gehen z. B. bei *Sporodinia* direkt die Sporen hervor; bei *Pilobolus* werden sie weiter zerlegt und besitzen schliesslich nur mehr einen Kern, der beim Heranwachsen der Spore sich teilt. Auf die

weiteren Vorgänge braucht hier nicht eingegangen zu werden. Die Untersuchungen über die Hemiasci (*Ascoidea*, *Protomyces*) von Fräulein POPTA (93) sind meiner Meinung nach nicht ausreichend, die Kluft zwischen dem Ascus und dem Sporangium zu überbrücken. Weder die Kernteilungsvorgänge, noch die Sporenbildungsprozesse sind ausreichend studiert. JUEL's (58, 59) Untersuchungen haben auch keine Anknüpfungspunkte ergeben. Solange nicht wenigstens einige Übergänge zwischen den grundverschiedenen Teilungsarten im Sporangium und Ascus aufgefunden sind, kann von einer Anerkennung der morphologischen Gleichwertigkeit beider Gebilde nicht die Rede sein. Bisher liegen keinerlei Anzeichen dafür vor, dass sie existieren.

Die Phylogenie des Ascus wird so lange unsicher bleiben, bis wir über die Phylogenie der Ascomyceten hinreichend aufgeklärt sind. Ich will hier erwähnen, dass die Verschiedenheit der Sporenbildungsprozesse im Sporangium und Ascus meiner Meinung nach kein Argument gegen die Verwandtschaft der Phycomyceten und Ascomyceten bildet, da Sporangium und Ascus nicht homolog sind.

Die Asci liegen in den seltensten Fällen frei (z. B. *Dipodascus* (58), *Eremascus*), meist sind sie von mehr oder minder weit differenzierten Hüllen (h. Fig. 4, 5. 5, 1,2) umgeben, über deren Bau und Entwicklung im allgemeinen Übereinstimmung herrscht. Die Hüllhyphen gehen niemals aus den Sexualapparaten oder ihren Homologen, sondern immer aus vegetativen Hyphen, vielfach aus den Traghyphen der Sexualzellen hervor. Die Einzelheiten sind alle von DE BARY in seinem Handbuch bereits beschrieben, können hier also übergangen werden.

Ziehen wir das Gesamtergebnis aus dem Vorgetragenen, so finden wir, dass nur DE BARY's Auffassung den Tatsachen gerecht wird. Bei allen Ascomyceten, soweit sie bis jetzt studiert sind, entstehen am Mycel Sexualorgane oder deren Homologe. Aus den weiblichen Sexualorganen oder ihren Homologen entwickeln sich direkt oder an ascogenen Hyphen zweikernige Asci. Durch eine Kernverschmelzung entsteht ein einkerniger Ascus und bei den meisten Arten werden durch dreimalige Teilung 8 Sporenkerne gebildet.

BREFELD's Theorie (8, 9) ist unhaltbar, weil mit ihr die durch Beobachtung unwiderleglich festgestellten Sexualvorgänge unvereinbar sind. Der Ascus ist als ein aus einer weiblichen Sexualzelle oder ihrem Homologen sich herleitendes Gebilde erwiesen. Übergänge zwischen dem typischen Sporangium und dem typischen Ascus sind nicht bekannt.

Die DANGEARD'sche Auffassung führt zusammen mit den Beobachtungen von HARPER und anderen bei einer Reihe von Ascomyceten zur Annahme zweier Sexualakte in einem und demselben Entwicke-

lungskreislauf, für die kein zwingender Grund vorliegt, da bisher weder im Pflanzen-, noch im Tierreich „doppelte“ Sexualität bekannt ist.

Die Schwierigkeit der zweimaligen Kernverschmelzung für die Theorie von der Konstanz der Chromosomenzahl glaubt HARPER in folgender Weise heben zu können. Durch die erste Verschmelzung erhalten die Kerne die doppelte Chromosomenzahl. Sind also in den Sexualkernen 8 Chromosomen vorhanden, wie wahrscheinlich bei *Phyllactinia*, so beträgt die Zahl 16. 8 Chromosomen sind aber nur nachweisbar, jedes von ihnen wird also bivalent sein. Nach der zweiten Verschmelzung sollte man 32 Chromosomen erwarten, nachweisbar sind nur 8, jedes Chromosom wäre daher quadrivalent. Bei den höheren Pflanzen erweist sich die Chromosomenzahl nach den zwei Teilungen der Sporenmutterzellen wieder als normal. Bei den Ascomyceten müsste man eine Teilung mehr, also im ganzen drei erwarten, die ja auch, und zwar im Ascus, soweit bis jetzt bekannt ist, mindestens immer stattfinden, selbst bei solchen Formen, bei denen weniger als 8 Sporen zur Reife kommen (*Erysibaceae*, *Tuber* u. a.).

Für den, der aus einem Wechsel in der Zahl der Chromosomen auf das Vorhandensein eines Generationswechsels zu schliessen geneigt ist, ergibt sich die Folgerung, dass bei den Ascomyceten zwei Generationen zu unterscheiden sind, ein Gametophyt mit normaler (Spore, Mycel, Sexualorgane) und ein Sporophyt (ascogene Hyphen, Ascii) mit verdoppelter oder vervierfacher Chromosomenzahl. Der einkernige Ascus entspräche der Pollenmutterzelle.

Obwohl ich die Frage nach dem Zusammenhang der Zahl der Chromosomen mit dem Generationswechsel mit HARPER (54) keineswegs für spruchreif halte, wollte ich sie doch hier erwähnen.

Damit glaube ich die wesentlichsten Ergebnisse der Forschung über die Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten unter Ausschluss der Flechtenascomyceten und Hefen seit 1895 vorgeführt zu haben. Vollständig kann freilich meine Arbeit wegen der Kürze des zur Verfügung stehenden Raumes nicht sein. Man sieht, ein Abschluss irgend welcher Art ist bisher nicht erreicht, alles befindet sich in Fluss. Die verschiedensten Forscher führen zum Teil erbitterte und wenig erfreuliche Kämpfe mit einander (9, 84 u. a.). Was uns in Zukunft vor allem not tut, sind möglichst lückenlose Untersuchungen über zahlreiche Formen. Allseitig brauchbare und einwandfreie Resultate kann nur die Verbindung der Methoden der Reinkultur mit den modernen Methoden der Mikrotom- und Färbetechnik liefern. Viele Pilze (mistbewohnende, Schimmelpilze u. a. 5, 28, 35, 46, 62, 63, 67, 79, 80—82, 85, 86, 94, 98, 101) sind diesen Methoden ohne weiteres zugänglich. Für andere gilt es neue zu er-

finden. Einzelne Gebiete sind schon erschlossen (60), hoffen wir, dass ihnen bald mehr folgen. Dann wird der Fortschritt in den nächsten zehn Jahren ohne Zweifel ein noch bedeutenderer werden, als er in den vergangenen zehn gewesen ist, über die ich berichtet habe.

### Literatur.

1. 1903. BARKER, B. T. P. The morphology and development of the Ascocarp in *Monascus*. *Annals of Botany* 1903. 17, 167–237. 2 Taf.
2. 1903. BARKER, B. T. P. The development of the Ascocarp in *Rhyparobius*. Report of the meeting of the British Association of the Adv. of Sc. Southport. Sept. 1903. Proofsheets of Report distributed at the meeting of Sect. K. British Ass. of the Adv. of Science of Cambr. 1904.
3. 1898. BECK, G. VON. Sexuelle Erscheinungen bei höheren Pilzen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft zu Wien*. 48, 4–6.
4. 1900. BERLESE, A. N. Studi citologici sui funghi. *Rivista di Patol. vegetale*. 7, 143–152. 1 Taf.
5. 1901. BIFFEN, R. H. On the biology of *Bulgaria polymorpha* Wett. *Ann. of Bot.* 15, 119–134.
6. 1905. BLACKMAN, V. H. and FRASER, H. C. J. Fertilisation in *Sphaerotheca*. *Ann. of Bot.* 19, 567–569. Fig.
7. 1906. BLACKMAN, V. H. and FRASER, H. C. J. On the sexuality and development of the ascocarp of *Humaria granulata* Quél. 3 Taf. *Proceedings of the Royal Society. Ser. B. Vol. 77. Nr. B. 518, 354–368.*
8. 1891. BREFELD, O. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Heft IX und X. Münster 1891.
9. 1900. BREFELD, O. Über die geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fruchtformen bei den kopulierenden Pilzen. *Jahresber. der Schles. Ges. für vaterl. Kultur. (Sitzung vom 18. XII. 1900).* 78, II. Abt. Zool.-bot. Sekt. 71–84
10. 1897. BUCHHOLTZ, F. Zur Entwicklungsgeschichte der *Tuberaceae*. *Ber. der d. Bot. Ges.* 15, 211–226 1 kol. Taf.
11. 1905. CLAUSSEN, P. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Boudiera. Botanische Zeitung*. 63, 1–27. 3 Taf.
12. 1903. DALE, E. Observations on *Gymnoascaceae*. *Annals of Botany*. 17, 571–596. 2 Taf.
13. 1895. DANGEARD, P. A. La Truffe. Recherches sur son développement, sa structure, sa reproduction sexuelle. *Le Botaniste*. 1894–1895. 4 sér. 63–87. Fig.
14. 1896. DANGEARD, P. A. La reproduction sexuelle dans le *Sphaerotheca Castagnei*. *Le Botaniste*. 5. sér. 27–31.
15. 1897. DANGEARD, P. A. Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Sphaerotheca*). *Le Botaniste*. 5. sér. 245–284. Textf.
16. 1900. DANGEARD, P. A. La reproduction sexuelle des Champignons. Étude critique *Le Botaniste*. 7. sér. 89–130.
17. 1901. DANGEARD, P. A. La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs comparée à celle de l'*Actinosphaerium*. *Le Botaniste*. 7. sér. *Bull. Soc. Mycol. d. France*. 17, 100–104.

18. 1903. DANGEARD, P. A. Sur le nouveau genre *Protascus*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 136, 627, Le Botaniste. 9. sér. 23—25.
19. 1903. DANGEARD, P. A. La sexualité dans le genre *Monascus*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 136, 1281—1283. Le Botaniste. 9. sér. 28—30.
20. 1903. DANGEARD, P. A. Sur le *Pyronema confluens*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 136, 1335—1337. Le Botaniste, 9. sér. 30—32.
21. 1903. DANGEARD, P. A. Sur le genre *Ascodesmis*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 137. Le Botaniste, 9. sér. 33—35.
22. 1903. DANGEARD, P. A. Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs. Le Botaniste, 9. sér. 35—46.
23. 1903. DANGEARD, P. A. A propos d'une lettre du Professeur HARPER relative aux fusions nucléaires du *Pyronema confluens*. Le Botaniste, 9. sér. 46—57.
24. 1904. DANGEARD, P. A. Sur le développement du périthèce des Ascobolées. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences de Paris. 138, 223—225.
25. 1904. DANGEARD, P. A. Sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 138, 642—643. Ausführlich: Le Botaniste, 9. sér. 59—303.
26. 1904. DANGEARD, P. A. Observations sur les Gymnoascées et les Aspergillacées. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences de Paris. 138, 1235—1237.
27. 1904. DAVIS, B. M. The relationships of sexual organs in plants. Botanical Gazette, 38, 241—264.
28. 1900. DAWSON, M. On the biology of *Poronia punctata*. Ann. of Bot. 14, 245—262. 2 Taf.
29. 1897. DERSCHAU, VON. Über *Exoascus deformans*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Parasiten. Landwirtschaftliche Jahrbücher 26, 897—901.
30. 1898. DITTRICH, G. Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. COHN's Beiträge zur Biologie der Pfl. 8, 17—52. 2 Taf.
31. 1905. FAULL, J. H. Development of ascus and spore-formation in Ascomycetes. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Boston. 32, 77—113. 5 Taf.
32. 1906. FAULL, J. H. A preliminary note on ascus and spore-formation in the *Laboulbeniaceae*. Science N. S. 23, 152.
33. 1905. FRON, G. Sur les conditions de développement du mycélium de la morille. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. 140, 1187—1189.
34. 1898. GRAMONT DE LEPARRE, A. DE. Sur la germination et la fécondation hivernale de la Truffe. Comptes rend. 126, 281—285, 440, 599.
35. 1903. GRIJNS, G. Die Ascusform des *Aspergillus fumigatus*. Centralbl. für Bacteriol., II. Abt. 9, 330—332. 6 Fig.
36. 1903. GUILLIERMOND, A. Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 136, 253—255.
37. 1903. GUILLIERMOND, A. Nouvelles recherches sur l'épiplasme des Ascomycètes. Comptes rendus Acad. Sc. Paris. 136, 1487—1489.
38. 1903. GUILLIERMOND, A. Contribution à l'étude cytologique des Ascomycètes. Comptes rend. Acad. Sc. Paris. 137, 938—939 (1088).
39. 1903. GUILLIERMOND, A. Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes et recherches sur les corpuscules métachromatiques des Champignons. Annales Mycologici. 1, 201—215. 2 Taf.
40. 1904. GUILLIERMOND, A. Sur la karyokinèse de *Peziza rutilans*. Compt. rend. de la Société de Biologie. 56, 412—414.
41. 1904. GUILLIERMOND, A. Remarques sur la cytologie de quelques Ascomycètes. Comptes rendus de la Société de Biologie. 56.

42. 1904. GUILLIERMOND, A. Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épipleme des Ascomycètes. *Revue générale de Botanique*. 16, 50—68. 2 Doppeltaf.
43. 1904. GUILLIERMOND, A. Recherches sur la karyokinèse chez les Ascomycètes. *Revue générale de Botanique*. 16, 129—143. 2 Taf.
44. 1905. GUILLIERMOND, A. Sur le nombre des chromosomes chez les Ascomycètes. *C. R. Soc. Biol. Paris*. 58, 273—275.
45. 1905. GUILLIERMOND, A. Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes. *Ann. Mycolog.* 3, 343—361. 3 Taf.
46. 1898. HANSEN, E. Chr. Biologische Untersuchungen über mistbewohnende Pilze. *Botanische Zeitung*. 55, 111—132. 1 Taf.
47. 1895. HARPER, R. A. Über Kernteilung und Sporenbildung im Ascus der Pilze. *Bot. Centralblatt*. 64, 206.
48. 1895. HARPER, R. A. Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. *Berichte der deutschen bot. Gesellschaft*. 13, 67—78.
49. 1895. HARPER, R. A. Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. *Ber. der d. bot. Ges.* 13, 475. 1 Taf.
50. 1896. HARPER, R. A. Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*. 29, 656—686.
51. 1897. HARPER, R. A. Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. *Jahrb. für wissensch. Bot.* 30, 249—284. 2 Taf.
52. 1899. HARPER, R. A. Cell-Division in Sporangia and Asci. *Ann. of Botany*. 13, 467—525. 3 Taf.
53. 1900. HARPER, R. A. Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. *Ann. of Bot.* 14, 321—400. 3 Taf.
54. 1905. HARPER, R. A. Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain Mildews. 104 S. Washington D. C. Published by the Carnegie Institution of Washington. Sept.
55. 1901. IKENO, S. Studien über die Sporenbildung bei *Taphrina Johansonii* Sad. *Flora*. 88, 229—237.
56. 1903. IKENO, S. Die Sporenbildung von *Taphrina*-Arten. *Flora*. 92, 1—31. 3 Taf.
57. 1903. IKENO, S. Über die Sporenbildung und systemat. Stellung von *Monascus purpureus*. *Ber. der d. bot. Ges.* 21, 259—269. 1 Taf.
58. 1902. JUEL, H. O. Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. *Flora*. 91, 47—55. 2 Taf.
59. 1902. JUEL, H. O. *Taphridium*, eine neue Gattung der Protomycetaceen. *Bihang till k. svenska vet.-akad. handlingar*. 27.
60. 1905. KLEBAHN, H. Untersuchungen über einige Fungi imperfecti and die zugehörigen Ascomycetenformen. I. und II. 75 Textfig. *Jahrb. für wissensch. Botanik*. 41, 485—560.
61. 1896. KLEBS, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena (G. Fischer) 543 S. 3 Taf. 15 Textf.
62. 1905. KLÖCKER, A. *Gymnoascus flavus*. *Bot. Tidsskr.* 25, 49—52. *Hedwigia* 41, 80—83. 1 Taf.
63. 1903. KLÖCKER, A. Sur la classification du genre *Penicillium*, et description d'une espèce nouvelle formant des asques. *Comptes rend. des travaux du Laboratoire de Carlsberg*. Copenhague. 6, 92—102.
64. 1904. KUYPER, H. P. De peritheciumontwikkeling van *Monascus purpureus* Went en *Monascus Barkeri* Dang. Kon. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam. 13. 46 ff. Inaug.-Diss. Utrecht. 148 pp. 1 Taf.

65. 1904. KUYPER, H. P. Die Peritheciumentwicklung von *Monascus purpureus* Went und *Monascus Barkeri* Dangeard und die systematische Stellung dieser Pilze. Rec. d. Travaux Bot. Néerland. 1904. 1, 225–303, mit 1 Taf. Annales mycologici 1905. 3, 31–81. 1 Taf.
66. 1892. LAGERHEIM, G. VON. *Dipodascus albidus*, eine neue geschlechtliche Hemiascee. 3 Taf. PRINGSHEIM's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 24, 19. S.
67. 1903. LENDNER, A. Cultures comparatives de l'*Aspergillus glaucus* et de sa variété ascogène. Bull. Herb. Boiss. 362–363.
68. 1898. LINDAU, G. Bau und Entwicklungsgeschichte von *Amylocarpus encephaloides* Curr. Verhandl. des Bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 40, XXIV–XXV.
69. 1899. LINDAU, G. Über Entwicklung und Ernährung von *Amylocarpus encephaloides* Curr. Hedwigia 1–19. 2 Taf.
70. 1904. LINDAU, G. Naturwissenschaftliche Wochenschrift 1904. 425.
71. 1903. MAIRE, R. La formation des asques chez les Pézizes et l'évolution nucléaire des Ascomycètes. Compt. rend. de la Soc. Biol. 55, 1401–1402.
72. 1903. MAIRE, R. Recherches cytologiques sur le *Galactinia succosa*. Compt. rend. Acad. sc. Paris. 137, 769–771.
73. 1903. MAIRE, R. Remarques taxinomiques et cytologiques sur le *Botryosporium pulchellum* R. Maire (*Cephalosporium dendroides* Elb. et Kell.) Ann. mycolog. 1, 335–340.
74. 1904. MAIRE, R. Sur les divisions nucléaires dans l'asque de la Morille et de quelques autres Ascomycètes. Compt. rend. de la Soc. de Biologie. 56, 1. 822–824.
75. 1904. MAIRE, R. Remarques sur la cytologie de quelques Ascomycètes. C. rend. de la Société de Biologie. 56, 1. 86–87.
76. 1905. MAIRE, R. La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 140, 950–952.
77. 1905. MAIRE, R. Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. Annales Mycologici. 3, 123–154. 3 Taf.
78. 1905. MASSEE, G. On the presence of binucleate cells in the Ascomycetes. Ann. of Botany. 19, 325–326. Textf.
79. 1901. MASSEE, G., and SALMON, E. S. Researches on Coprophilous Fungi. I. Annals of Botany. 15, 313–357. 2 Taf.
79. 1902. MASSEE, G., and SALMON, E. S. Researches on Coprophilous Fungi. II. Annals of Botany. 16, 57–93. 2 Taf.
80. 1903. MATRUCHOT, L. Sur la culture artificielle de la truffe. Bulletin de la Société Mycologique de France. 19, 6 S.
81. 1899. MATRUCHOT, L. et DASSONVILLE, CH. Sur le champignon de l'Herpès (*Trichophyton*) et les formes voisines, et sur la classification des Ascomycètes. Bull. Soc. Myc. de France. 15, 250.
82. 1899. MATRUCHOT, L. et DASSONVILLE, CH. Sur le *Ctenomyces serratus* Eidam, comparé aux Champignons des Teignes. Bull. Soc. Myc. de France. 15, 305–310.
83. 1901. MATRUCHOT, L. et DASSONVILLE, CH. *Eidamella spinosa*, dermatophyte produisant des périthèces. Bull. Soc. Myc. de France. 17, 123.
84. 1901. MÖLLER, A. Phycomyceten und Ascomyceten. Untersuchungen aus Brasilien. Jena.
85. 1903. MOLLIARD, M. Rôle des bactéries dans la production des périthèces des *Ascobolus*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 136, 899–901.
86. 1903. MOLLIARD, M. Sur une condition qui favorise la production des périthèces chez les *Ascobolus*. Bull. Soc. Myc. de France. 19, 146–149.

(38) P. CLAUSSEN: Neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten.

87. 1905. MOLLIARD, M. Production expérimentale de l'appareil ascospore de la Morille. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 140, 1146—1148.
88. 1905. MUSCATELLO, G. Osservazioni morfologiche sulla *Peziza ammophila* D. et M. Atti Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania. 1—15. 1 Taf.
89. 1896. NICHOLS, M. A. Studies in the development of the ascospores in certain Pyrenomycetes. Bot. Gazette. 22.
90. 1896. NICHOLS, M. A. The morphology and development of certain Pyrenomycetous Fungi. Botanical Gazette. 22, 301—328. 3 Taf.
91. 1905. OLIVE, E. W. The morphology of *Monascus purpureus*. Botanical Gazette. 39, 56—60.
92. 1901. OLTMANN, F. Über die Sexualität der Pilze. Biologisches Centralblatt. 21, 433—442.
93. 1899. POPTA, C. M. L. Beitrag zur Kenntnis der Hemiasci. Flora. 86, 1—46. 2 Taf.
- 93a. 1906. RAMLOW, G. Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelobolus stercoreus* Tode. 1 Taf. Botan. Zeitung I. 64, 85—99.
94. 1905. RÉPIN, Ch. La culture de la morille. Compt. rend. de l'Acad. Sc. Paris. 140, 1274—1275.
95. 1900. SALMON, E. S. A Monograph of the Erysipheae. Mem. of the Torr. Bot. Club. Vol. 9, 292. Supplement in: Bull. of the Torrey Bot. Club 29.
96. 1900. SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu. HARPER, R. A. Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. Bot. Zeitung. 58. II. 374—379.
97. 1903. SWINGLE, B. D. Formation of the spores in the sporangia of *Rhizopus nigricans* and of *Phycomyces nitens*. Bull. Bureau plant. industry. U. S. dept. of agric. 37.
98. 1900. TERNETZ, CH. Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* Pers. Jahrb. für wiss. Botanik. 25, 273—309. 1 Taf.
99. 1896. THAXTER, R. Contributions towards a monograph of the Laboulbeniaceae. Memoirs of Americ. Acad. of Arts and Sci. Philadelphia. 26 Taf. 12, 187—429, und Ergänzungen in Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences.
100. 1899. WAGER, H. The sexuality of the Fungi. Annals of Botany. 13. 575—597.
101. 1899. WARD, H. M. *Onygena equina* Willd., a horndestroying Fungus. Philos. Transactions, Ser. B. 175, 191, 269—291. 2 Taf. Bot. Gazette. 27, 493—495. Centralbl. für Bact. und Parasitenk. II. Abt. 510—511.
102. 1895. WENT, F. A. F. C. *Monascus purpureus*, le Champignon de l'Ang-Quac, une nouvelle Thélébolée. 2 Taf. Ann. des sciences nat. Botanique. Sér. 8. 1, 1—18.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Clausen Peter

Artikel/Article: [Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. 1011-1038](#)