

Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Endogone* Link.

Von

Fedor Bucholtz,

Professor am Polytechnischen Institut zu Riga.

Mit Tafel III bis X.

I.

Historisches.

Les *Endogone* ne s'y maintiennent qu' à la faveur de l'obscurité qui règne sur leur histoire.

Vuillemin

(Progr. rei bot. II, pag. 123).

Die Pilzgattung *Endogone* wurde von Link im Jahre 1909 begründet, indem er einen Pilz, *E. pisiformis*, zum erstenmal beschrieb und abbildete. Dieser Pilz wurde dem damaligen Stande der Wissenschaft gemäß der Ordnung der *Gastromyceten* eingereiht. Einige Jahre später (1817) führt Nees v. Esenbeck diesen Pilz in seinem System auf, sich allerdings nur auf die Autorität Links berufend. Auch El. Fries (1823) hatte den Pilz nicht selbst gesehen; er stellt jedoch auf Grund der vorhandenen Literatur folgende Charakteristik für ihn zusammen: „*Uterus subglobosus, extus floccosus, intus grumosus. Sporangia minuta, globosa, membranacea, sporidiis repleta*“ (l. c. p. 295). Außerdem führt er die Originaldiagnose Links an, welche ich in Ermangelung des Originals hier wiedergebe: „*Membrana externa (uteri) tenue floccosa. Contextus ceterum vesiculosus, microscopio simplici inspectus grumosus; at compositi ope conspiciuntur sporangiola, ut in Tubere, dispersa inter vesiculas multo minores. Sporidia minuta, globosa*“ (l. c. p. 296).

Da Fries, der in diesen beiden Diagnosen deutlich ausgesprochenen Art der endogenen Sporenbildung keine systematische Bedeutung zuerkannte, so kann es nicht auffallen, den allerdings oberirdischen Pilz im Fries'schen System unter den *Basidiomyceten* neben *Rhizopogon* und *Polygaster* anzutreffen. Eine eingehende Beschreibung und Kritik der neuen Gattung finden wir dagegen erst bei Tulasne (1851), welcher hierbei die mittlerweile von Berkeley (1846) neu beschriebene Art *E. lactiflua* und die Abbildungen bei Corda (1842) berücksichtigte. Bekanntlich war Tulasne einer der ersten, welcher die Bedeutung der inneren Morphologie und die Art der Sporenbildung für die Pilzsystematik klar erkannte und daher können wir, ohne der Priorität der angeführten Autoren zu nahe zu treten, unsere Erörterung über die systematische Stellung von *Endogone* mit den Ansichten Tulasnes beginnen.

Eine besondere Gruppe der *Endogonei* schaffend, stellt Tulasne diese Pilze anhangsweise zu den *Tuberacei*. Er erwähnt l. c. den einförmigen innern Bau des Fruchtkörpers: „*Venis lacunisve destituta*“, hält die „Sporangien“ Links und die „*vesicula*“ Berkeleys für Asci, aber bestreitet das Vorkommen von Sporen in denselben. Er sagt (l. c.): „*Sporae proprie dictae hactenus ignotae... Sporidia minuta globosa Linkio observata in Endogone frustra hactenus quaesivimus*“.

Allerdings urteilte Tulasne hauptsächlich nach den von ihm zuerst gefundenen und beschriebenen Arten *E. macrocarpa* und *E. microcarpa*. Was die übrigen Arten *E. pisiformis* Link und *E. lactiflua* Berk. anbetrifft, so hatte er die erstere überhaupt nie gesehen und die zweite nur in Form eines kleinen getrockneten Originalstückchens, welches ihm Broome zugeschickt hatte (vgl. Mat. Nr. 4 auf S. 172). Obwohl Tulasne bei Berkeley keine Bestätigung über das Vorkommen von „Sporidien“ in den „*vesicula*“ vorfand, so hätte er doch die ersten Angaben Links hierüber genauer berücksichtigen sollen. Dort hieß es deutlich: „*sporangia — sporidiis repleta*“. Doch Tulasne umging merkwürdigerweise diesen Widerspruch mit seinen eigenen Erfahrungen, indem er den Link'schen Originaltext in anderer Weise interpretierte. Er identifiziert (l. c. p. 183) Links Sporangium mit seinem Ausdruck „*Gleba*“, wodurch natürlich die Sporidien Links zu Sporangien, resp. Asci oder Conceptacula Tulasnes werden und folglich eine Sporenbildung innerhalb dieser Gebilde nicht mehr angenommen zu werden braucht. Auffallenderweise bleibt Tulasne trotzdem bei der Ansicht, daß die fast mit bloßem Auge sichtbaren dickwandigen, häufig gestielten Blasen nicht Sporen im engeren Sinne des Wortes seien, sondern Sporenbehälter, resp. Asci, in denen allerdings noch keine Sporen von ihm beobachtet worden waren. Durch diese Annahme und durch den Umstand, daß einige *Endogone*-Exemplare hypogäisch gefunden worden waren, erklärt sich auch

die Stellung, welche Tulasne der Gattung *Endogone* unter den *Tuberaceen* gab.

Bald darauf beschrieb Berkeley (1860) eine neue *Endogone*-Art aus Australien, welche er *E. australis* nannte und für die er sehr große Sporidien (bis 100 μ) in den Asci angab. Spegazzini (1887) fand eine weitere neue Art in Süd-Amerika, welche den Namen *E. fuegiana* Speg. erhielt.

Durch de Barys und Woronins grundlegende Arbeiten über die *Ascomyceten* trat die Bedeutung des charakteristischen Ascus für die Systematik in den Vordergrund. Es war daher natürlich, daß *Endogone* mit den teils negierten, teils ungenau beschriebenen Sporen in den Sporenbehältern, keinen festen Platz unter den echten *Ascomyceten* finden konnte. Daher richtete Schröter (1889) seine Aufmerksamkeit besonders auf die sogenannten Asci bei *Endogone*. Er schreibt: „Ich konnte feststellen einigemal in dem Inhalt der Sporen (Asci Tulasnes) von *E. macrocarpa* die Bildung von unregelmäßigen, länglich ovalen Zellen, welche die ganze Spore erfüllen.“ ... Dieses „bestätigte somit die schon früher von Link an *E. pisiformis* Link gemachte Beobachtung. Sie zeigten aber keine weitere Entwicklung und es blieb ungewiß, ob es sich um eine typische Entwicklungsform handelte“ (l. c. p. 259). Die Form der dickwandigen „Sporen“ und der vermutliche Zerfall ihres Innern in eine unbestimmte Zahl Zellen, das Ausbleiben der Keimung dieser „Sporen“ weder durch Austreiben eines Mycelschlauches noch durch Bildung von Schwärmosporen veranlaßten Schröter, die Gattung *Endogone* zum parasitischen *Protomyces* unter die kleine Ordnung der *Protomyцeten* de Barys zu stellen, welche zwischen den *Phycomyceten* und den *Ustilagineen* ihren Platz fand. Gleichwohl betont Schröter nochmals: „Ich schließe, wiewohl mit einigem Zweifel, die Gattung *Endogone* hier an, welche durch die großen schlauchförmigen Sporen *Protomyces* nahesteht, doch ist ihre Entwicklung noch nicht sicher ermittelt“ (l. c. p. 258).

Was das Mycel anbelangt, so beschreibt Schröter dasselbe als reich verzweigt, anfangs scheidewandlos, später mit regelmäßig gestellten Scheidewänden, welches zuerst ein loses Geflecht bildet, aus dem sich später rundliche Fruchtkörper bilden. Im Innern der letzteren bilden sich an den Enden von Seitenästen, die blasenartig anschwellen und sich mit dichtem Protoplasma erfüllen, die Sporen. Letztere trennen sich erst sehr spät von dem Trägerfaden durch eine Scheidewand ab (ibid. p. 259).

Bei Schröter finden wir noch eine neue Art, die *E. xylogena*, welche Saccardo (1877) unter dem Namen *Protomyces xyl.* zuerst beschrieben und die Schröter in Schlesien ebenfalls gefunden hatte. Ferner vereinigt Schröter die beiden Arten *E. pisiformis* Link und *E. microcarpa* Tul. Brefeld

(1891) erwähnt die *Endogone* nur beiläufig bei der Besprechung der *Hemiasci* und hält sie gleich Schröter für eine nahe Verwandte von *Protomyces*.

Somit war *Endogone* in die viel umstrittene, interessante Pilzgruppe der *Hemiascineen* geraten, woselbst sie auch von Schröter (1894) in Engler und Prantls Natürl. Pflanzenfamilien T. I, Abt. I, p. 148 neben *Protomyces* untergebracht ist. In Ergänzung seiner früheren Beobachtungen schreibt er: „Ich habe bei *E. macrocarpa* und einer anderen Art (wahrscheinlich *E. microcarpa*) nach längerer Ruhezeit¹⁾ im Innern der Schläuche rundliche, sporenartige Gebilde auftreten sehen, bin aber über die Entwicklung derselben noch nicht ins Klare gekommen“ (l. c. p. 148).

Unterdessen gibt Hesse (1894) das Vorkommen von *E. lactiflua* Berk. auch für die Umgegend von Kassel in Deutschland an.

Ed. Fischer (1897) bestätigt die Angabe Schröters in seiner Bearbeitung der *Hemiascineen* in Rabenhorsts Kryptogamenflora, Bd. I, Pilze, Abt. V, p. 124. Er untersuchte Exemplare, welche in Rabenhorsts Fungi europaei Nr. 2516 unter der Bezeichnung *E. microcarpa* Tul. (Syn. *E. pisiformis* Link) ausgegeben und von Cesati bei Neapel gesammelt worden waren. Er schreibt: „Nach Erwärmung in Milchsäure zeigte sich bei den einen der in Rede stehenden blasenförmigen Gebilden das dichte, körnige Protoplasma durch scharfe, dunkle Linien in zahlreiche, polyedrische Portionen geteilt (siehe in der Gattungsübersicht p. 121, Fig. 4). Bei andern, offenbar in der Entwicklung weiter vorgeschrittenen, erscheinen diese Portionen gegeneinander abgerundet, voneinander isoliert und jede derselben ist umgeben von einer farblosen, dünnen Membran (siehe Fig. 5 in der Gattungsübersicht p. 121). Sie haben abgeplattet kugelige bis ellipsoidische Gestalt, eine Länge von 14—18 μ und einen Durchmesser von 11—13 μ . Bei der Sporenbildung scheint das ganze Protoplasma des Sporangiums aufgebraucht zu werden. Wir können wohl annehmen, daß auch bei den andern *Endogone*-Arten eine Sporenbildung nach demselben Modus stattfindet und müssen somit überall die dickwandigen Blasen als Sporangien bezeichnen“¹⁾ (l. c. p. 124).

Was die Verwandtschaft von *Endogone* mit andern *Hemiascineen* anbelangt, so äußert sich Ed. Fischer folgendermaßen: „Die beschriebene Sporenbildung stimmt nun, soweit die Beobachtungen reichen, völlig überein mit der von Harz für *Monascus* (*Phycomyces*) beschriebenen (und zeigt auch, wie es Harz für letzteren Pilz erwähnt, große Analogie mit der Sporenbildung der *Phycomyceten*). Es scheint mir daher richtiger *Endogone* mit *Monascus* zu den *Monascaceen* zu stellen, als wie es Schröter getan hat — neben *Protomyces*. Denn bei letz-

¹⁾ Gesperrt von mir.

terem entstehen die Sporen nicht direkt in den dickwandigen Zellen, diese sind also nicht als Sporangien sondern als Chlamydo-sporen zu betrachten. Ferner fehlt *Protomyces* jede Andeutung einer Fruchtkörperbildung, welche bei *Monascus* immerhin durch die Hülle gegeben ist. Besonders auffallend treten die Beziehungen von *Monascus* und *Endogone* hervor, wenn wir an *E. lactiflua* denken, bei welcher innerhalb des Fruchtkörpers jedes Sporangium von einer speziellen Hülle umschlossen ist“ (l. c. p. 124, 125).

E. d. Fischer führt in seiner systematischen Beschreibung vier *Endogone*-Arten an: *E. macrocarpa* Tul., *E. pisiformis* Link (= ? *E. microcarpa* Tul.), *E. lactiflua* Berk. und *E. xylogena* Schröter (= ? *Protomyces xyl.* Sacc.).

Zwei neue Arten: *E. Moelleri* aus Brasilien und *E. pulvinata* aus Venezuela beschrieb P. Hennings (1897); ferner fand Spegazzini (1899) eine neue Art: *E. argentina* in Argentinien; Harkness (1899) führte, außer den schon bekannten Arten *E. macrocarpa* Tul. und *E. microcarpa* Tul., für Kalifornien noch zwei weitere neue Arten an: *E. lanata* und *E. malleola*. Nur bei letzterer Art hat er Sporen im Ascus gesehen: „sporelike bodies numerous, globose, homogenous, white, 7 μ in diam.“ (l. c. p. 280, Tab. XLIV, fig. 22 a, 22 b).

Saccardo und Cavares (1900) beschrieben eine neue *E. Tozziana* Cav. et Sacc. aus Vallombroso. Sie soll der *E. lactiflua* am nächsten stehen. Mattiolo (1900) fand letztere ebenfalls an genanntem Ort. Ich selbst (1901, 1902) sammelte *E. macrocarpa* Tul., *E. pisiformis* Link¹⁾ und *E. lactiflua* Berk. in Livland im Jahre 1900 und bei Moskau in den Jahren 1899 und 1907. Krieger verteilte 1902 in seinen *Fungi saxonicis exsiccati*, Fasc. 34, die *E. pisiformis* Link und im selben Jahre beschrieb Patouillard (1902) eine neue Art, *E. lignicola* aus Martinica.

Zu den letzten Veröffentlichungen über *Endogone* gehören eine Mitteilung von Baccarini (1903) und die Bearbeitung dieser Gruppe in der neuen Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. VII, Pilze, erstes Heft von P. Hennings, G. Lindau und F. Neger (August 1905). In letzterer Arbeit negiert Lindau (p. 3, 4—5) das Vorhandensein von Sporen in den Sporangien: „in denen bisher noch keine Sporen gesehen sind“. Doch verbleibt die Gattung *Endogone* bei den *Hemiasci*. Beschrieben werden nur *E. pisiformis* Link und *E. macrocarpa* Tul. Dagegen geht die Arbeit von Baccarini genauer auf den Bau des Mycels und des Fruchtkörpers ein und muß daher später noch genauer von uns berücksichtigt werden. Hier sei nur folgendes angeführt: Baccarini hat ebenfalls keine Sporen in den Sporangien (von ihm Ampullen genannt) gefunden. Er geht aber genauer auf den cytologischen Aufbau ein, erwähnt die Mehrkernigkeit der Ampullen sowie der Hyphenzellen. Die Quer-

¹⁾ Erwies sich als neue Spezies *E. Ludwigii* mihi (s. Abschn. VI, 3).

wände sollen sehr weit voneinander liegen, so daß Baccarini kein Bedenken trägt, *Endogone* mit den *Oomyceten* (etwa *Pythium*) in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen. Eine neue Art, *E. Pampaloniana*, bildet den Übergang zwischen den nackten Ampullen der *E. macrocarpa* und den umhüllten von *E. lactiflua*. Bei letzterer Art erhalten die fraglichen Ampullen durch die Be-
rindung den Wert eines Sporocarpiums.

Die letzten Bemerkungen bezüglich der Gattung *Endogone* finden wir bei Patouillard (1903), der sich von der Zugehörigkeit des *Paurocotylis fulva* Berkeley zu *Endogone* überzeugte und bei Ludwig (1910), der eine *Endogone*-Art in Thüringen fand und sie als *E. macrocarpa* Tul. beschrieb. Diese Form erwies sich aber (vgl. Abschn. VI, 3) als neue Spezies.

Die Zahl der beschriebenen *Endogone*-Arten beträgt augenblicklich 17. Von ihnen sind sieben (mit Sternchen versehene) von mir untersucht worden. Chronologisch angeordnet verteilen sie sich folgendermaßen:

- *1. *E. pisiformis* Link (1809).
- *2. *E. lactiflua* Berkeley (1846).
- *3. *E. macrocarpa* Tulasne (1851) [= *Glomus macrocarpus* Tul. (1845)].
- *4. *E. microcarpa* Tulasne (1851) [= *Glomus microcarpus* Tul. (1845)].
5. *E. australis* Berkeley (1860).
6. *E. fuegiana* Spegazzini (1887).
7. *E. xylogena* Schröter (1889) [= *Protomyces xyl.* Saccardo (1877)].
8. *E. Moelleri* P. Hennings (1897).
9. *E. pulvinata* P. Hennings (1897).
10. *E. argentina* Spegazzini (1899).
11. *E. lanata* Harkness (1899).
12. *E. malleola* Harkness (1899).
13. *E. Tozziana* Cavara et Saccardo (1900)¹).
- *14. *E. lignicola* Patouillard (1902).
15. *E. Pampaloniana* Baccarini (1903).
- *16. *E. fulva* [Patouillard (1903)] [= *Paurocotylis fulva* Berkeley].
- *17. *E. Ludwigii* nov. sp. mihi (1911).

Somit sind außer dieser Reihe von meist sehr unvollständig beschriebener Arten unsere Kenntnisse von der Gattung *Endogone* nur sehr mangelhaft und die Ansichten über die systematische Stellung dieses Pilzes sind sehr verschieden und widersprechen sich häufig.

II.

Arbeitsmaterial und Untersuchungsmethoden.

Beim Suchen von Hypogaeen in Rußland war ich wiederholt auf reife unterirdische *Endogone*-Arten gestoßen, welche ich in meinen diesbezüglichen systematischen und floristischen Abhandlungen beschrieben habe (1901, 1902, 1907). Erst als ich

¹) Ist nach Baccarini eine *Leucogaster*-Art.

zum Zweck entwicklungsgeschichtlicher und cytologischer Untersuchungen besonders die Jugendstadien der von mir gefundenen Hypogaeen in den üblichen Gemischen zu fixieren anfang, lenkte ich mein Augenmerk auf diese entwicklungsgeschichtlich noch unbekannte und viel umstrittene Gattung. Im Jahre 1907 am 23. August a. St. fand ich unter einer Anpflanzung von *Abies sibirica* in Michailowskoje (Gouv. Moskau, Rußland) mehrere Exemplare der *E. lactiflua* Berk., und zwar von sehr verschiedener Größe. Die kleinsten hatten 0,4 cm im Durchmesser, die größten erreichten ca. 2 cm. Die knolligen, aber kompakten Gebilde gaben beim Anschneiden verhältnismäßig wenig Saft.

Umstände halber konnte ich mit der mikroskopischen Untersuchung dieses und anderen Materiales erst im Jahre 1910 beginnen. Das gleich nach dem Auffinden in dem starken Flemmingschen Gemisch in üblicher Weise fixierte Material lag bis dahin in 75 % Alkohol; darauf wurde es für eine Nacht in absoluten Alkohol gebracht und im Laufe des nächstfolgenden Tages allmählich durch Xylol-Alkohol in reines Xylol übertragen. Nach 24 Stunden kam das Material in Xylol mit etwas aufgelöstem Paraffin und nach weiteren 16 Stunden in Xylol-Paraffin bei 35° C., wiederum nach 12 Stunden in Paraffin mit 45° Schmelzpunkt bei 52° C. und am folgenden Tage in 52°-Paraffin bei 65° C. Am nächsten Tage wurden die Objekte in 52°-Paraffin eingebettet. So eingebettet lag das Material bis zur Anfertigung von Serienschnitten im August 1910. Die Mikrotomschnitte wurden zu 3—10 μ angefertigt und in üblicher Weise mit der Dreifarbenmischung (Saffranin-Gentianaviolett-Orange) gefärbt und vermittelt Alkohol und Nelkenöl in Kanadabalsam eingebettet. In einigen Fällen kam auch die Eisenhämatoxylinfärbung nach *Heidenhain* zur Anwendung. Der Erfolg war nicht schlecht, doch ließ die erste Färbung die einzelnen Membranen noch besser differenziert hervortreten.

Gleichzeitig mit den Mikrotomschnitten wurden auch Zupfpräparate angefertigt. Diese wurden aus dickeren Schnitten des unfixierten Alkoholmaterials gewonnen, indem sie zuerst in Kalilauge erwärmt und dann unter der Präparierlupe mit der Nadel in kleine Stückchen zerzupft wurden, so daß einzelne Hyphen und einzelne Organe bloßgelegt waren. Darauf ließen sich letztere durch eine ammoniakalische Karminlösung, aber am besten durch Kongorot schön färben. Kalilauge löst wahrscheinlich viele Fettsubstanzen auf, wodurch das Präparat durchscheinend wird. Zu demselben Zweck mit Äther behandelte Präparate zeigten keinen Vorzug, auch nicht in den Fällen, wo die durch Osmiumsäure geschwärzten Fettsubstanzen das Erkennen der Einzelheiten nicht gestatteten. Die (stärkere) Fixierungsflüssigkeit nach Flemming dringt sehr schwer in das Innere des Fruchtkörpers ein, was daran zu erkennen war, daß hier eine Schwärzung ausblieb. An der Peripherie der Fruchtkörper war dagegen die Schwärzung eine sehr intensive und sie ließ sich auch nicht durch Wasserstoffhyperoxyd entfernen. Gerade an der Grenze der

geschwärzten und ungeschwärzten Schichten erhielt man die am schönsten gefärbten Präparate.

Außer den Alkoholpräparaten meiner eigenen Sammlung untersuchte ich noch getrocknete Exemplare, welche mir in liebenswürdigster Weise von folgenden Personen zugeschickt wurden: Prof. Dr. E d. F i s c h e r — aus dem Berner botanischen Institut; Prof. Dr. O. M a t t i r o l o — aus dem Turiner botanischen Garten; Herrn P. H a r i o t — aus dem Pariser Museum; Prof. Dr. F r. L u d w i g — aus Greiz (Thüringen); Herrn Konservator W. T r a n z s c h e l — aus den Sammlungen der Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg; Prof. Dr. W. A r n o l d i — aus dem Charkower botanischen Institut und Prof. Dr. P. M a g n u s (Berlin). Das verhältnismäßig reichhaltige Material leistete mir wesentliche Dienste bei der Identifizierung und Kontrolle der Bestimmungen. Daher halte ich es für meine Pflicht, genannten Herren meine tiefempfundene Dankbarkeit auszusprechen für die liebenswürdige Unterstützung meiner Arbeit.

Dieses trockene Herbariummaterial erwies sich aber nicht als besonders günstig zur Aufklärung morphologischer Eigentümlichkeiten und versuchte ich leider vergebens, die frühere Struktur des Pilzes wieder herzustellen, sei es durch Aufweichen in Wasser, sei es durch Behandlung mit Milchsäure und Kalilauge. Am besten gelangen noch Zupfpräparate, die zuvor in Kalilauge erwärmt und darauf mit Kongorot gefärbt wurden. Die Membranstruktur, der Bau des Myceliums ließen sich einigermaßen wiederherstellen und etwaige vorhandene Befruchtungsorgane traten deutlich hervor. Schlimmer war es bestellt mit den Versuchen, Mikotomschnitte durch die getrockneten Pilze herzustellen, besonders um die Ein- oder Mehrkernigkeit der Organe festzustellen. Zu diesem Zwecke wurden die Objekte vorsichtig in Wasser und Milchsäure aufgeweicht und allmählich durch Alkohol in Xylol übergeführt, um zuletzt in üblicher Weise in Paraffin eingebettet zu werden. Die Serienschnitte wurden zur Verstärkung der Tinktionsfähigkeit auf ca. 12 Stunden in 1 %-ige Chromsäure oder schwache Flemmingsche Fixierflüssigkeit gelegt; es gelang aber meistens nicht, die Protoplasmastruktur wiederherzustellen. Wie man jedoch auf vielen Abbildungen sieht, welche nach so behandelten Präparaten gezeichnet worden sind, läßt sich die Frage über das Vorhandensein eines oder zweier großen Kerne, oder vieler kleinen, auf diese Weise wohl entscheiden. Besondere Schwierigkeiten boten die dicken Zygoten- und Chlamydosporenmembranen, die sich einerseits schlecht mit Xylol und Paraffin durchtränken ließen, andererseits hierbei dermaßen hart wurden, daß das Messer an ihnen abglitt oder sie zersplittert wurden. Um diese Sprödigkeit der Membranen zu vermeiden, versuchte ich, nach Vorbehandlung mit Seifenspiritus, eine Einbettung in Paraffin vom Schmelzpunkt 58° vermittelt Zedernholzöl und vermied langes Erwärmen im Thermostaten. Meine Hoffnung auf diese Einbettungsart, welche erfolgreich von Zoologen beim Schneiden von Chitinhüllen Verwendung findet, gingen leider nicht in Erfüllung, obgleich in

einigen Fällen die Objekte sich leichter schneiden ließen. Jedoch die feinere Protoplasmastruktur im Innern der Zygoten und Chlamydosporen wurde hierdurch kaum besser.

Die bei der Durchsicht des ausländischen Herbarmaterials gemachten systematischen Beobachtungen, hauptsächlich die Größenverhältnisse anbelangend, finden sich an den betreffenden Stellen des IV. und VI. Abschnittes.

Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich ein Mikroskop von Zeiß mit Achromat 2 mm und 1,30 Apertur. Die Zeichnungen wurden meist mit Okular 4 und dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen. Für Zupfpräparate genügte meistens das Objektiv DD und die Okulare 2 und 4. In einigen Fällen benutzte ich auch ein Reichertsches Mikroskop mit den Objektiven 6 b und 7 a.

III.

Der Befruchtungsvorgang bei *Endogone lactiflua* Berk.

Die jüngsten Stadien der von mir gefundenen Fruchtkörper bestanden bereits aus einem ziemlich dichten Geflecht stark verzweigter Hyphen. Ein besonders festes Gefüge zeigten die peripherischen Schichten, die eine Art Peridie bildeten. Hier fanden sich auch häufig Teile zerschnittener Wurzeln oder Bruchstücke von Tracheiden, welche wahrscheinlich einer Konifere angehörten. Im Zentrum des Fruchtkörpers war das Gefüge weniger dicht und die Hyphen hatten sehr unregelmäßige Gestalt. Den ganzen Fruchtkörper durchzogen bisweilen einzelne gerade, hin und wieder verzweigte Hyphen von sehr gleichmäßigem Durchmesser. Die Membran dieser Hyphen war recht dick und an ihrer Außenseite fein gekörnelt. Durch Saffranin färbten sie sich intensiv rot. In ziemlich regelmäßigen, verhältnismäßig weiten Abständen voneinander befanden sich Querwände und mit letzteren in Zusammenhang typische Schnallenbildungen (Taf. III, Fig. 1). Da sich die andern Hyphen in allem so wesentlich von den soeben beschriebenen unterschieden und letztere hin und wieder direkt ins Freie reichten, so muß angenommen werden, daß diese Hyphen überhaupt nicht zu *Endogone*, sondern zu irgendeinem höheren *Basidiomyceten* oder *Ascomyceten* gehörten und nur zufällig in den Fruchtkörper hineingewachsen waren.

Die eigentlichen *Endogone*-Hyphen sind weit unregelmäßiger, hin und her gewunden, so daß ihr Verlauf selten auf größere Entfernungen hin in Schnitten von 4—5 μ zu verfolgen ist, haben aber keine echten Querwände. Eine Ausnahme bildet natürlich die Querwand, welche, wie wir später sehen werden, die männlichen und weiblichen Gameten von ihren Stielzellen abgrenzen. Dagegen findet man in den Hyphen nicht selten Gebilde, die fälschlich als Querwände angesehen werden könnten. Bisweilen rücken große Öltropfen im Zellumen so nahe aneinander, daß ihre Berührungsfläche eine Querwand

vortäuscht, oder aber das Zellumen verengt sich plötzlich, vielleicht auch häufig durch Einknickung während der Präparation. An Mikrotomschnitten, selten an Zupfpräparaten (z. B. am Material von Hesse Nr. 7, Taf. III, Fig. 3), waren bisweilen wirklich sehr dünne Häutchen zu sehen, welche das Hyphenlumen durchsetzten; sie waren aber meistens nicht quer zur Längswand gerichtet, sondern zeigten spitzwinkelige oder bogenförmige Ausbuchtungen nach der einen oder andern Seite hin. An Präparaten, die mit heißer Kalilauge behandelt und mit Kongorot gefärbt waren, sah man diese Gebilde selten, was darauf schließen läßt, daß hier unechte, in Kalilauge lösliche Querwände vorliegen. Besonders charakteristisch sind sie bei *E. macrocarpa* Tul. (vgl. Abschn. VI). Jedenfalls treten sie relativ am häufigsten bei sehr reifen Exemplaren auf, so z. B. bei *E. lactiflua* aus Italien (Mat. Nr. 16, 17). Möglich ist es ferner, daß in den engverflochtenen Hüllhyphen der Zygoten bei *E. lactiflua* ähnliche sekundäre Querwände vorkommen, da die sehr große Zahl kleiner Zellen, welche beim Schnitt durch diese Hülle zu sehen sind, der Anzahl der Hyphen scheinbar nicht entsprechen. Das Auftreten von Querwänden in den Hyphen ist wahrscheinlich eine Alterserscheinung, trägt folglich einen mehr oder weniger zufälligen Charakter, ist aber keineswegs mit dem Auftreten echter Querwände in den gegliederten Hyphen der höheren Pilze zu vergleichen. Außerdem sind sie nicht typisch allein für *Endogone*, denn ähnliche Querwände sind bisher auch bei anderen *Phycomyceten* beobachtet worden.

Die Breite der *Endogone*-Hyphen ist sehr verschieden. Zeichnung 2 zeigt einerseits sackartige Verbreiterungen und Anschwellungen, andererseits auch haardünne Verästelungen. In letzteren bleiben auch nach Behandlung mit heißer Kalilauge fettartige Substanzen hartnäckig zurück. Im allgemeinen quellen die geschrumpften Hyphen recht gut in Kalilauge auf, so daß sie ihre frühere Gestalt so ziemlich wieder annehmen. In einigen Fällen aber, z. B. bei den ältesten getrockneten Exemplaren des Pariser Museums, tritt diese Wirkung der Kalilauge aus irgendeinem Grunde nicht ein und die Hyphen bleiben geschrumpft. Ein ähnliches Verhalten Kalilauge gegenüber bemerkte ich auch bei einem meiner Exemplare aus Kemmern in Livland (gefunden 1900) und bei einem Exemplar des Berner botanischen Institutes, das in Schlesien (Mönchswald bei Jauer, 17. VIII. 1891) gesammelt war.

Der Hypheninhalt besteht aus einer wandständigen Schicht Protoplasma von schaumiger oder körniger Beschaffenheit. In dieser Schicht sind zahlreiche kleine, rundliche, zuweilen etwas längliche Kerne zerstreut gelagert. Wegen ihrer kleinen Dimensionen konnte von einer feineren Struktur oder von Teilungsfiguren nichts wahrgenommen werden, aber aus der gleichen Gestalt und Größe der benachbarten Kerne, aus ihrer gleichmäßigen Größenzunahme gegen die Befruchtungsorgane hin, könnte man vielleicht schließen, daß die Kernteilung bei *Endogone*

in einer ebensolchen wellenförmigen Progression vor sich geht, wie es K u r s s a n o w (1911) bei *Vaucheria* feststellte. Die Einzelligkeit der Hyphen und der Zusammenhang aller Teile des Fruchtkörpers von *E. lactiflua* miteinander ist wohl auch der Grund, weshalb die Entwicklung der Vermehrungsorgane gleichzeitig in allen Teilen vor sich geht und weshalb man verhältnismäßig selten in ein und demselben Fruchtkörper verschiedene Entwicklungsstadien antrifft. Bei *E. macrocarpa* (vgl. Abschn. VI) fehlt diese Gleichmäßigkeit in der Entwicklung, was wohl in dem Vorhandensein der bei dieser Art viel häufiger vorkommenden Querwände seine Erklärung findet.

In allen jugendlichen Fruchtkörpern nehmen die Hyphenmembranen durch Chlorzinkjod eine rosaviolette Färbung an. Nur bei einigen sehr reifen Exemplaren mit vollständig entwickelten Zygoten ist die Färbung eine gelbliche. Kongorot wird von den Membranen stark aufgenommen, besonders in Anwesenheit von Kalilauge. Rutheniumrot färbt ebenfalls gut, verschwindet aber beim Hinzufügen von Alkalien.

Es blieb ungewiß, ob bei *Endogone* Gemmen vorkommen, wie sie B r e f e l d (1881, p. 84) bei *Mortierella Rostafinskii* gefunden hat. Gebilde in der Art, wie sie auf Fig. 4—9 wiedergegeben sind, könnten als solche angesehen werden; wahrscheinlicher jedoch ist es, daß wenigstens einige derselben (Fig. 10—12), die im Zupfpräparat gut sichtbar waren, die ersten Anlagen der Befruchtungsorgane sind. Ich werde sie fernerhin P r o g a m e t e n nennen. Sie haben birnförmige Gestalt, entstehen an den Enden der Hyphen oder deren Verzweigungen, oder aber sie entspringen seitlich aus den Hyphen (Fig. 10). In diesem Stadium ist es natürlich noch unmöglich, die Zugehörigkeit der jungen Progamete zum männlichen oder weiblichen Geschlecht zu bestimmen. Auch nebeneinander, an ein und derselben Hyphe entspringende Progameten (Fig. 10) geben keine Sicherheit ihrer Zugehörigkeit zu verschiedenen Geschlechtern. Fig. 11, 12, 13 lassen eher die Vermutung zu, daß männliche und weibliche Progameten an verschiedenen Hyphen oder wenigstens an verschiedenen Zweigenden entstehen, wobei die männliche Gamete meist die kleinere zu sein scheint. Dieses erhellt aus Fig. 12, woselbst die kleine männliche Progamete sich der größeren weiblichen anschmiegt. Weniger deutlich tritt der Geschlechtsdimorphismus auf Fig. 11 und 13 hervor, wo die zufällige Berührung zweier gleichgeschlechtlichen Progameten nicht ausgeschlossen ist; nichtsdestoweniger glaube ich, in Fig. 11 den hinteren und auf Fig. 13 den rechten Zweig als weiblichen anzusprechen zu müssen. Für die weibliche Progamete ist die scharfe einseitige Umbiegung an ihrem Grunde charakteristisch. Diese Einbiegung bleibt späterhin am Stiele der Gameten sichtbar (Taf. III, Fig. 13, 20, 21; IV, 29, 31; V, 37; VII, 52 und andere). Von der Oberfläche der Progameten (Taf. III, Fig. 5, 6, 13, 15) entspringen bisweilen sehr dünne, sich schnell verjüngende Fortsätze, welche späterhin infolge Vergrößerung des vorderen Progametenendes zur Seite oder gar zur Basis abgedrängt werden.

In diesen Fortsätzen wird man wohl die Anlage der Hyphen sehen müssen, welche die Zygote zuletzt umhüllen. Auswüchse von sackartiger Gestalt bemerkte ich am Grunde des weiblichen Gametenstieles im Material, welches dem Berner botanischen Institut von Hesse zugegangen war (Taf. VIII, Fig. 59). Diese Auswüchse dürften aber kaum als Anlage der Hüllhyphen anzusehen sein, da hier die Zygotenhülle bereits vollständig ausgebildet ist. Eher wird man sie als unentwickelte Progametenanlagen oder überhaupt als Anlagen neuer Hyphen betrachten müssen. Mir gelang es leider nicht, die allmähliche Entstehung der Zygotenhülle aus diesen Hyphenanlagen zu verfolgen. Auf die Ausbildung der fertigen Zygotenhülle während der Zygotenreife wird unten noch zurückgekommen werden.

Die weibliche Progamete nimmt an Größe zu und ist gewöhnlich nach einer Seite schnabelartig vorgezogen (Taf. III, Fig. 4, 14). Ihr Inhalt ist noch immer körnig, hat mehrere Kerne und unterscheidet sich wenig vom Inhalt der Hyphen. Zwischen solchen Initialen, umgeben von typischen Hyphen, trifft man auch fortgeschrittenere Stadien, welche den Beginn des hier stattfindenden Befruchtungsvorganges klar legen. Genaueres hierüber ließ sich an Serienschnitten darlegen, denen die folgenden Bilder entnommen sind.

Fig. 16 zeigt zwei Progameten, links die männliche, rechts die weibliche, welche sich eng aneinander schmiegen, aber noch nicht kopulieren. Meistens sind beide Progameten nach einer Richtung hin eingebogen, so daß die männliche Progamete innerhalb der weiblichen zu liegen kommt, wie es auch aus den Figuren (Taf. III, Fig. 20, 21; IV, 29, 31 und anderen) zu ersehen ist. Im Innern der Progameten ordnen sich nun die deutlich färbbaren chromatinreichen Kerne peripherisch längs den Wänden an (Fig. 16, 22). Die Umrisse der etwas vergrößerten Kerne werden schärfer und ein dunkles, sich färbendes Körperchen wird sichtbar. Um letzteres sammeln sich Chromatinsubstanzen an, welche schließlich eine rechtwinkelig zur Progametenoberfläche gerichtete Spindelform annehmen. Offenbar geht hier Kernteilung mit Spindelbildung vor sich. Eine deutliche Rotfärbung des Nucleolus mit Saffranin konnte ich nicht erzielen, dagegen wohl eine rotviolette Färbung zum Unterschied von dem dunkelblau gefärbten Chromatin. Im Stadium der Spindelbildung befinden sich alle Kerne an der Spitze der Progamete, so daß hier eine simultane Kernteilung festgestellt werden kann. Näher zur Basis der Progamete fehlen diese scharf umschriebenen Kerne mit Spindelbildung in ihnen. Besonders deutlich ist eine solche Kernstruktur in den weiblichen Progameten, weshalb auch das verbreiterte Ende derselben in diesem Stadium dem entsprechenden Teile eines jungen *Peronosporaceen*-Oogons sehr ähnlich ist. Noch deutlicher tritt diese peripherische Anordnung der Kerne auf Querschnitten durch die Progameten hervor (Fig. 17, 18), woselbst ich auch mit Sicherheit Spindelfasern und einzelne Chromosomen sehen, ihre Zahl aber nicht bestimmen konnte.

Der Progameteninhalt teilt sich jedoch nicht wie bei den *Peronosporaceen* in ein peripherisches und zentrales Plasma. Zuweilen erscheint allerdings das Zentrum intensiver gefärbt, doch sind irgendwelche Grenzen nicht wahrnehmbar. Zum Schluß der simultanen Kernteilung an der Peripherie erscheint im Zentrum der Progamete ein größerer Kern (Fig. 19). Woher er stammt, blieb unaufgeklärt. Es ist möglich, daß einer der peripherischen Kerne in die Mitte gerückt war.

Mit dem Erscheinen dieses größeren zentralen Kernes — nennen wir ihn den weiblichen Kern — tritt in der Lagerung der übrigen Kerne eine Veränderung ein. Sie ziehen sich vom Scheitel der Progamete zurück (Taf. III, Fig. 20, 21; IV, 23) und häufen sich unterhalb des weiblichen Kernes im meist dichten und gelblich gefärbten Plasma an. Das Plasma am Scheitel der Progamete ist dagegen gleichmäßig körnig und färbt sich intensiv blau. Ein ähnlicher Vorgang findet auch in der männlichen Progamete statt, denn auch hier sieht man schließlich an ihrem Ende einen einzelnen größeren Kern, den männlichen, und eine Anhäufung kleinerer unterhalb desselben. Fig. 21 zeigt ein solches Entwicklungsstadium, obgleich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß hier die Progamete mit dem eigentlichen männlichen Kern schief abgeschnitten ist und der sichtbare Kern nur einer der peripherischen ist. Wie dem auch sei, eine Isolation eines Kernes findet auch in der männlichen Progamete statt, was aus den folgenden Stadien ohne weiteres klar wird. Unterhalb der Kernanhäufungen nehmen die Progameten allmählich die Gestalt einer verbreiterten Hyphe an. Das Protoplasma wird schaumig, färbt sich graugelblich und die unscharf begrenzten Kerne liegen vorwiegend längs der Außenwand. Am Scheitel der männlichen Progamete beobachtete ich gewöhnlich eine Rotfärbung des Inhaltes (Taf. IV, Fig. 23), was wohl durch Vorhandensein einer Substanz zu erklären ist, die Saffranin begierig aufnimmt. Die Bedeutung dieser Substanz blieb unaufgeklärt.

Nun beginnt die Querwandbildung in der Nähe des angehäuften Kern, zwischen diesen und dem weiblichen, resp. männlichen Kern. Das Protoplasma wird durch eine zarte Linie getrennt, die an der Außenwand beginnt und allmählich nach innen vorrückt (Fig. 23). Hierauf bildet sich ein dünnes Häutchen, welches bald dem oberen, bald dem untern Teile des getrennten Protoplastes anliegt und schließlich erscheint die Progamete deutlich geteilt in eine obere, kopfförmige Zelle — die *G a m e t e*¹⁾ und einen unteren Abschnitt — den *S t i e l* oder *S u s p e n s o r* (Fig. 24, 26, 27). Auf diese Weise sind alle überflüssigen Kerne der Gamete in den Suspensor gelangt, woselbst ihre dichte Anhäufung in der Nähe der oberen Wand in verschiedenen späteren Stadien noch lange sichtbar bleibt. Mitten in der Querwand, sowohl bei der

¹⁾ Diese Zelle kann nicht gut Gametangium wie bei den *Mucorineen* genannt werden, da sich alle Kerne entfernt haben und nur eine monoenergetische Zelle zurückgeblieben ist. Das Gametangium ist hier also zur Gamete geworden.

weiblichen (Fig. 24, 33, 34, 37) als auch bei der männlichen Gamete (Fig. 25) tritt häufig eine intensiv färbbare, längliche Verdickung auf, deren Entstehung und Bedeutung mir unklar blieb. Es ist wohl der Ort, wo sich die Membran zuletzt ausbildet und verwächst und wo daher die Verbindung zwischen beiden Zellen am längsten bestehen bleibt. Hierauf deutet das Vorhandensein von Plasma gerade unterhalb dieser Stelle, während zur Peripherie hin große Vacuolen scheinbar bis an die Membran heranreichen. Offenbar haben die Kerne bei ihrem Rückzuge diesen Plasmaweg benutzt (Fig. 27). Ähnliche Verdickungen zwischen Zygosporien und Suspensoren fanden Léger (1895) und Vuillemin (1903) bei *Mucorineen*. Nach Meinung letzterer sind sie von Poren durchsetzt, was ich bei *E. lactiflua* nicht bemerken konnte. Auch Lendner (1908, p. 47) sah nichts derartiges.

Nicht immer gelingt es allen überflüssigen Kernen, sich rechtzeitig in den Suspensor zurückzuziehen. Auf Fig. 26 sehen wir vier solcher verspäteten Kerne mit deutlichen Zeichen der Degeneration. Vielleicht liegt ein ähnlicher Fall vor bei dem oben erwähnten Schnitt durch die männliche Gamete (Fig. 25). Folglich wird die Einkernigkeit der Gameten nicht nur durch Herauswandern¹⁾ der überflüssigen Kerne, sondern bisweilen auch durch ihre Degeneration²⁾ erreicht.

Eine anormale zweite Querwandbildung, und zwar wiederum in der Nähe der angehäuften Kerne, ist in Fig. 28 abgebildet.

Die Abtrennung der Gamete von ihrem Suspensor und die Isolation des Geschlechtskernes geschieht meistens gleichzeitig, sowohl in der weiblichen als auch in der männlichen Progamete. Eine Abweichung von dieser Regel sehen wir auf Fig. 25, wo die männliche Zelle der weiblichen zuvorgekommen ist. Die isolierten Geschlechtskerne liegen gewöhnlich im Zentrum einer gleichmäßig körnigen Plasmasubstanz, welche begierig Gientianaviolett aufnimmt. Abweichungen von dieser zentralen Lagerung kommen auch vor. In diesem Stadium färben sich alle Membranen der Geschlechtszellen, sowie auch die Verdickung in der Mitte der Querwand, durch Chlorzinkjod deutlich violett, was folglich auf ihre Zellulosenatur hinweist.

Fast gleichzeitig oder unmittelbar nach der Querwandbildung beginnt die Kopulation der Gameten. Etwas unterhalb ihres Scheitels bemerkt man die Auflösung der sich berührenden Gametenwände und die Entstehung einer Kopulationsöffnung, durch welche hindurch die Protoplasten in Verbindung treten (Fig. 24). Eine besondere Befruchtungspapille oder gar ein Befruchtungsschlauch wie bei den *Peronosporineen* wurde nicht bemerkt. Unterdessen vergrößern sich stark die

¹⁾ Vergl. die Beobachtungen von Oltmanns (1895) und Heidinger (1908) bei *Vaucheria*.

²⁾ Vergl. die Beobachtungen von Davis (1905) bei *Vaucheria* und einigen *Mucorineen* und *Peronosporaceen*.

weiblichen und männlichen Kerne und erscheinen sehr scharf umgrenzt. In ihnen ist deutlich eine Chromatinansammlung zu sehen und ein Nucleolus wird sichtbar, welcher meist seitlich liegt und zuweilen rote Färbung annimmt (Fig. 23, 27, 30, 31). Die Lage der Nucleoli zueinander ist während der Gametenkopulation keine bestimmte. Der Übertritt des männlichen Kernes in die weibliche Gamete ist auf Fig. 30 zu sehen, welche einen Querschnitt durch die beiden Gameten darstellt. Infolge der dünnen Mikrotomschnitte (ca. 5μ), die wegen Aufklärung der Kernstruktur nötig waren, erhielt man bisweilen Schnitte, in denen die männlichen Gameten scheinbar kernlos waren, die weiblichen aber einen Kern aufwiesen, oder aber es schien das Umgekehrte der Fall zu sein. Man hätte hier fälschlich annehmen können, daß eine Kernkopulation bereits stattgefunden hat, wobei es gleichgültig wäre, in welcher der beiden Gameten dieselbe vor sich geht. In solchen Fällen zeigten aber aufeinanderfolgende Serienschnitte immer die Unzulässigkeit solcher Annahmen. Immer gelang es die Geschlechtskerne aufzufinden und festzustellen, daß der männliche Kern stets in die weibliche Gamete übertritt, nie aber umgekehrt.

Die K o p u l a t i o n s ö f f n u n g ist von sehr verschiedener Größe. In einigen Fällen (Fig. 31) ist sie sehr breit, in anderen viel kleiner; meist hat sie rundliche Umrisse (Taf. VII, Fig. 56). Es kommen Fälle vor, in denen die Öffnung so klein ist, daß der stark vergrößerte männliche Kern nicht durch die Öffnung gelangen kann (Taf. V, Fig. 37). Auf diesen theoretisch interessanten Fall soll unten (Abschn. VIII) noch ausführlicher zurückgekommen werden.

Nach Übertritt des männlichen Kernes in die weibliche Gamete wird der Unterschied im Aufbau der Gameten und ihrer Suspensoren immer deutlicher. Der T r ä g e r oder S u s p e n s o r hat im allgemeinen die Gestalt einer verbreiterten Hyphe, die in charakteristischer Weise umgebogen ist oder von der Traghyphe gerade absteht (Taf. III, Fig. 11, 13, 20, 21; IV, 29, 32, 33; V, 37; VII, 56, 57; VIII, 59). Eiförmig aufgedunsene und am Grunde verjüngte Formen fand ich bei einigen italienischen Exemplaren (Taf. VIII, Fig. 60). Der Inhalt der Träger enthält schaumiges Plasma und Kerne, welche meist in der Nähe der Membran zerstreut sind. Sie sind etwas größer als in den übrigen Hyphen und haben selten deutlich wahrnehmbare Kernmembran. Ihr Chromatin färbt sich intensiv blau und sticht daher vom gelblich gefärbten Plasma scharf ab. Die Membran der Träger ist sehr dünn und zart, weshalb sie sich häufig verbiegt; zu den Gameten hin verdickt sie sich bisweilen, wie z. B. besonders auffallend bei den weiblichen Trägern eines Exemplares aus dem Berner botanischen Institut (Taf. VIII, Fig. 59).

Die weiblichen Gameten sind gewöhnlich kopfförmig, in diesem Stadium breiter als ihre Träger und von denselben schwach abgesetzt (vgl. die meisten Abbildungen dieses

Stadiums). Dagegen sind die Gametenzellen bei reiferen Exemplaren, wie z. B. bei den italienischen mit fertigen Zygoten (Taf. VII, Fig. 52, 55—57; VIII, 60) bedeutend kleiner als ihre Träger und von letzteren durch eine Einschnürung deutlich abgesetzt. Diese Erscheinung erklärt sich jedoch dadurch, daß die Gameten nach ihrer Reife nicht mehr wachsen, während ihre Träger bis zur vollen Ausbildung der Zygote sich noch erheblich vergrößern. Messungen der absoluten Größe geschlechtsreifer und schon entleerter Gameten gaben genau dieselben Zahlen. Die Abbildungen reifer Stadien (Tab. VII, Fig. 52, 55—57; VIII, 60) sind in kleinerem Maßstabe wiedergegeben als die Abbildungen des Befruchtungsprozesses selbst und fällt daher diese Erscheinung nicht so deutlich in die Augen. Ähnliche Größenverhältnisse wurden nicht nur bei den italienischen, sondern auch bei reifen deutschen (Taf. VIII, Fig. 59) und auch teilweise bei russischen Exemplaren (Taf. VII, Fig. 58) gefunden. Die Membran der Gamete, besonders der weiblichen, verdickt sich während und nach der Befruchtung nach oben hin (Taf. VI, Fig. 46, 47). Sie wird spröde und zersplittert leicht beim Schneiden mit dem Mikrotom. Sie färbt sich, besonders am Scheitel, dunkelbraun und violett, ein Umstand, der bei der Orientierung auf dünnen Mikrotomschnitten gute Dienste leistet. Die Wandverdickung der weiblichen Gamete geht zuweilen in die Zygotenwand über (Taf. V, Fig. 43). Das Umgekehrte ist der Fall auf Taf. VII, Fig. 55, wo die Wandverdickungen der Zygote bis in die weibliche Gamete hineinreichen. Während des Übertritts der Kerne aus der männlichen in die weibliche Gamete bleibt der Inhalt letzterer gleichmäßig körnig, seltener erscheinen schon in diesem Stadium einige Vacuolen und Fettkörper, die durch Osmiumsäure schwarz gefärbt werden.

Die zu erwartende Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kernes bleibt jedoch aus (Taf. IV, Fig. 31). Am Scheitel der weiblichen Gamete, wo schon früher ein kleiner Vorsprung zu sehen war (z. B. Fig. 23) und unweit der Kopulationsöffnung bildet sich offenbar eine neue Öffnung, durch die der vereinte Inhalt beider Gameten, umgeben von einem dünnen wellenförmig gebogenen Häutchen ins Freie tritt (Taf. IV, Fig. 34, 35; V, 37—42). Diese unregelmäßigen Umrißlinien des Häutchens finden vielleicht ihre Erklärung in der Präparation, bei der die Zusammenziehung des Inhalts auch das Häutchen sich falten läßt, oder aber in dem Drucke auf dieses noch zarte Häutchen von seiten der dasselbe umgebenden unregelmäßigen Hyphen. Auf Fig. 36 der Taf. IV sehen wir wahrscheinlich das soeben erst herausgetretene Plasma. Leider konnte diese Annahme nicht durch cytologische Befunde begründet werden, da das Präparat kein Mikrotomschnitt, sondern nur ein vorher mit Kalilauge behandeltes Zupfpräparat aus einem italienischen Exemplar war. Der Inhalt beider Gameten samt beiden Kernen tritt nun in die Ausstülpung über, sie allmählich vergrößernd. Fig. 39, 40, 41, 42 stellen die weiteren Momente des

Übertritts der Kerne durch die enge Öffnung vor. Unterdessen tritt in der Gamete immer mehr Fett auf, das ebenfalls samt dem Protoplasma durch die Öffnung gezogen wird (Taf. V, Fig. 37, 38; VI, 46, 47). Die Gameten entleeren sich wahrscheinlich nicht immer völlig, denn man bemerkt in ihnen häufig einen Plasmarest, der unter Vacuolenbildung degeneriert (Taf. V, Fig. 43). Nach Behandlung mit Kalilauge erscheinen jedoch die Gameten gewöhnlich leer.

Die auf diese Weise gebildete *Zygote*¹⁾ bleibt fürs erste vermittelt einer runden Öffnung in Verbindung mit der Gamete, was besonders klar zu sehen ist, wenn die leere Gamete über oder unter die Zygote zu liegen kommt (Taf. VII, Fig. 56).

Die eigentümliche Bildungsweise der Zygote und das charakteristische Verhalten der Geschlechtskerne während der Befruchtung lenkt unwillkürlich unsere Aufmerksamkeit auf vorliegenden Fall und daher soll diese Erscheinung, die übrigens Analogieen bei einigen anderen Pilzen hat, in einem späteren theoretischen Abschnitt dieser Arbeit noch ausführlicher besprochen werden. Wenden wir uns vorerst dem weiteren Geschehen der Zygote zu.

Die Zygote vergrößert sich, rundet sich ab und ihre Membran wird dicker. Beide Kerne legen sich dicht aneinander, verschmelzen aber nicht (Taf. V, Fig. 45; VI, 47, 48). Auf einigen Schnitten, z. B. Fig. 49, scheint die Zygote allerdings einkernig zu sein und die beiden dunkleren Massen im Kerne erwecken den Anschein, als ob hier eine Kernfusion stattgefunden hat. Durch eine genaue Untersuchung dieses und anderer ähnlichen Fälle konnte eine solche Annahme als falsch bewiesen werden. Man brauchte nur in derselben Serie die vorhergehenden oder nachfolgenden Schnitte durch dieselbe Zygote zu durchmustern, um immer höher oder niedriger einen zweiten Kern von demselben Aufbau zu finden. Wie schon erwähnt wurde, lassen sich die Nucleoli bei *Endogone* schlecht mit Saffranin rot färben oder aber sie halten beim Abspülen, gleich dem Chromatin, Gentianaviolett stark zurück, so daß die rote Farbe verdeckt ist. Daher erschienen die beiden Körperchen im Kerne auf Fig. 49 violett. Bei sehr genauer Beobachtung und sehr günstiger Beleuchtung konnte man jedoch einen Unterschied wahrnehmen. Ein Körperchen, das kompaktere und rundlichere, war rötlich violett, das andere, dunkelblaue, bestand aus einem Konglomerat von Körnchen. Offenbar war das erste der Nucleolus, das zweite die zusammengehäuften Chromatinmassen. In allen untersuchten Zygoten, sowohl inländischen als auch ausländischen Materials, konnte ich auch in den reifsten Stadien der Zygotenentwicklung (z. B. Taf. VII, Fig. 51; VIII, 61) stets die Anwesenheit dieser zwei konjugierten, jedoch nicht kopulierten Kerne fest-

¹⁾ Ich ziehe die Bezeichnung „Zygote“ der Bezeichnung „Zygospore“ vor, wie auch schon B o v e r i und O l t m a n n s ersteren Ausdruck bei nicht gleichen Gameten anwenden, was gerade bei unserer *Endogone* der Fall ist.

stellen, woraus erhellt, daß eine Kernfusion wahrscheinlich nicht vor dem Frühjahr eintritt, d. h. nicht vor der Zygotenkeimung. Eine Ausnahme bildete nur eine kleine Form der *E. lactiflua* aus Schlesien (vgl. Mat. Nr. 15), bei der die Fusion augenscheinlich früher stattfindet, da bei entsprechender Färbung im Zentrum der Zygote meistens nur ein dunkelgefärbter rundlicher Körper gesehen wurde. Aber auch bei dieser Form fanden sich bisweilen Zygoten mit zwei gefärbten, nahe aneinander liegenden oder soeben fusionierten kernähnlichen Körpern (Taf. X, Fig. 107 bis 109) [vgl. auch *E. Ludwigii* nov. sp., wo die Kernfusion ebenfalls früher stattfindet].

Die Kerne erscheinen meist homogen, gelblich gefärbt, so daß das Chromatin und der Nucleolus durch seine bläuliche resp. violette Farbe deutlich absticht (Taf. V, Fig. 44, 45). Die Umrisse der Kerne sind meist unscharf und verlieren sich im umgebenden (bläulichen) Protoplasma. Im Zygoteninhalte erscheint immer mehr Reservesubstanz in Form von Fettkörpern, die durch Osmiumsäure geschwärzt werden, so daß auf mit Flemmingscher Flüssigkeit fixierten Präparaten die Kerne nur bei dünnen Schnitten sichtbar sind, in denen infolge Xylol- und Alkoholbehandlung das Fett schwindet und vacuolenartige Höhlungen übrig läßt (Taf. V, Fig. 45; VI, 48).

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen im Innern der Zygote beginnen an ihrer Oberfläche Veränderungen, welche zur Bildung von Zygotenhüllen führen. Diese letzteren können getrennt werden in eigentliche Zygotenmembranen und in die äußere Hyphenhülle der Zygote. Beginnen wir ihre Beschreibung mit der äußeren Hyphenhülle, welche früher als erstere gebildet wird.

Die äußere Hülle besteht aus Hyphen, welche die junge Zygote umgeben und sich ihr eng anschmiegen (Taf. VI, Fig. 46, 47). Der Ursprung dieser Hüllhyphen konnte endgültig nicht festgestellt werden. Von ihrem mutmaßlichen Ursprung an der Basis der Progamete oder des Suspensors war schon vorhin die Rede. Die einzelnen Hyphen kriechen scheinbar auf der Oberfläche der Zygote hin, sich stark hin und her windend, und mit ihren Verzweigungen Wirbellinien beschreibend. Diese wirbelartigen, miteinander verklebten Windungen geben der äußeren Zygotenhülle das für *E. lactiflua* so charakteristische Aussehen (Taf. VI, Fig. 50; X, 105). Diese Hülle war schon früher von E. d. Fischer (1897, p. 126) beschrieben und von mir (1902, Taf. II, Fig. 11, 12) gezeichnet worden. Besonders deutlich erscheint sie nach Färbung mit Saffranin oder Kongorot. Über den Aufbau dieser Hülle belehrt uns ein Querschnitt durch die junge Zygote (Fig. 48, 49). Hier sind die Hüllhyphen in verschiedener Richtung durchschnitten, so daß ihre Zellumina teils rundlich, teils länglich erscheinen und eine Art Pseudoparenchym bilden. In den Zellumina sieht man häufig einen oder mehrere Kerne. Schon oben wurde die Frage berührt, ob in diesen eng

verschlungenen Hyphen Querwandbildungen auftreten, sie konnte jedoch nicht gelöst werden. Die große Zahl der außerordentlich kleinen Zellen sprechen scheinbar für eine solche Annahme. Hierauf beginnt der Verdickungsprozeß in den Wänden der Hüllhyphen. Zuerst verdicken sich die Wände, welche der Zygote anliegen, und darnach diejenigen, welche rechtwinkelig zur Zygote gerichtet sind. Diese, zur Peripherie hin beständig schwächer werdenden gelblichen Wandverdickungen, geben nach intensiver Rotfärbung durch Saffranin ein Bild, welches einer Flammenkrone mit unregelmäßigen Zungen ähnelt. Bei dreifacher Färbung stechen diese roten Zungen deutlich ab, einerseits von den noch unverdickten äußeren Hüllschichten, andererseits auch von der bläulichen innern Knorpelmembran der Zygote. In dickeren Schnitten fließen die Basen der einzelnen Zungen scheinbar in eine ununterbrochene rote Schicht zusammen (Taf. VII, Fig. 51, 52). An sehr dünnen Schnitten dagegen (Fig. 53, 54) sieht man, wie die Verdickungen einzeln auf der Innenseite jeder Zelle ihren Ursprung nehmen. Die äußeren Schichten der Zellwände und die Mittellamelle bleiben farblos oder werden nur schwach bläulich. Eine ebensolche Schicht bleibt zwischen der Flammenkrone und eigentlichen Zygotenmembran. Die einzeln sichtbaren Zungen der Krone kommen auf zweierlei Weise zustande. Entweder bildet die Wand einer jeden Zelle eine eigene Zunge (Fig. 53), oder aber die gemeinsame Verdickung zweier nebeneinander liegenden Zellen stellen, sich allmählich verschmälernd, eine einzelne Zunge vor (Fig. 54). Ungefärbt sind die Zungen von gelblicher Färbung. Berühren sich zufällig zwei Zygoten mit ihren äußeren Hyphenhüllen, dann vereinigen sich häufig diese Zungen zu einem leiterartigen Gitterwerk. Ungeachtet dieser starken Wandverdickungen bleiben diese Zellen häufig lebensfähig, da in ihnen noch Kerne anzutreffen sind. In einigen Fällen, z. B. bei meinem Material aus Kemmern und bei den getrockneten Exemplaren aus dem Pariser Museum (Devonshire, Oktober 1845 c. Broome) und aus dem Berner botanischen Institut (Mönchswald bei Jauer [Schlesien]), sind die Hyphen, welche die äußere Hülle bilden, geschrumpft und schmäler als bei andern Exemplaren, so daß die Hülle eine feinere, aber auch undeutlichere Zeichnung aufweist (vgl. B u c h o l t z 1902, p. 81, Taf. II, Fig. 12). Bei einer kleinen schlesischen Form (Mat. Nr. 15) besteht die Hülle aus typisch gewundenen, aber unverdickten Hyphen, daher die Bildung einer „Flammenkrone“ ausbleibt (Taf. X, Fig. 105, 107, 109, 110). In diesem Falle vertritt die äußere Membran (siehe unten) die Krone, was auch darin zum Ausdruck kommt, daß gerade diese sich hier stark rot färbt, während die Hülle farblos bleibt. Die Dicke der ganzen Hülle ist sehr verschieden, von 4—26 μ ; an den Zygotenenden ist sie bedeutender als an den Seiten. Chlorzinkjodlösung gibt ihr eine weinrote oder leicht bräunliche Färbung.

Die eigentlichen Zygotenmembranen bestehen erstens aus einer äußeren Schicht, die unmittelbar der

Hyphenhülle anliegt und aus der primären Zygotenmembran hervorgeht, und zweitens aus einer inneren, knorpelartigen Schicht, die auf Kosten des Zygoteninhalts schon während der Zygotenreife gebildet wird.

Die äußere Membran ist in der Zeit, wo sie das soeben herausgetretene Plasma und die Kerne umgibt, ein äußerst zartes Häutchen; daher erscheint sie auch wellenförmig oder unregelmäßig hin und her gebogen (Taf. IV, Fig. 34, 35; V, 37 bis 42; VI, 47); späterhin nimmt sie an Dicke zu, wird steifer, wodurch die rundliche resp. ovale Form der Zygote zustande kommt. Ihre erste Anlage konnte nicht sicher beobachtet werden und es bleibt die Frage offen, ob diese Membran eine Neubildung des herausgetretenen, nackten Protoplasmas oder nur die direkte Fortsetzung der Gametenzellwand ist. Es sei erwähnt, daß es nie gelang, nackten Plasma zu finden. Sofort nach Austritt des Inhaltes der weiblichen Gamete ist auch schon ein zwar dünnes, aber deutliches, durch Chlorzinkjod sich schwach bläuendes Häutchen vorhanden, von dem das Plasma bei der durch die Präparation hervorgerufenen Plasmolyse leicht absteht (Taf. IV, Fig. 34, 35; V, 37—42). Durch die Blaufärbung unterscheidet sich dieses Häutchen leicht von der Zellwand der weiblichen Gamete, die durch Chlorzinkjod schmutzig rotviolett gefärbt wird. Erst später, wenn die äußere Hyphenhülle fertig ist, wird die Zygotenmembran rasch dicker und nimmt durch Reagentien und Farben dieselbe Färbung an, wie die Gametenzellwände und die Krone. Die Zellwände der jungen Zygote gehen anfangs fast unmerklich in die Zellwände der Gamete über; späterhin verdicken sich letztere ansehnlich in der Nähe der Öffnung (Taf. V, Fig. 37—42; VI, 46, 47) und endlich wird bei zunehmender Dicke der Zygotenwand dieser Unterschied wieder ausgeglichen. Der Rand der Öffnung ist immer abgerundet und nichts ruft den Eindruck hervor, daß hier ein gewaltsamer Riß entstanden ist. Man kann eher vermuten, daß hier eine lokale Verschleimung und Erweichung der Membran stattgefunden hat, wodurch der Gameteninhalt imstande war, die dünn gewordene Membran hinauszustülpen.

Die Öffnung zwischen Zygote und Gamete wird nie durch die äußere Zygotenmembran verschlossen. Sie ist sogar bei einigen sehr reifen runden Zygoten der deutschen Exemplare recht groß, weshalb sie auch immer als runder heller Fleck an der Unterseite der Zygotenwand bemerkt werden kann.

Beim Kochen mit Kalilauge, aber auch zuweilen beim Schneiden mit dem Mikrotom, löst sich die äußere Zygotenmembran von der Hyphenhülle (Taf. VII, Fig. 51, 53, 54; VIII, 60).

Die innere Membran der reifenden Zygote erscheint zuerst als dünne hyaline Schicht, welche der äußeren Zygotenmembran unmittelbar anliegt und unmerklich in das Plasma übergeht. An der Mündungsstelle der Zygote bildet dieses Häutchen, indem es sich in die Kopulationszelle etwas vorstreckt, den

ersten Verschuß nach unten hin, wodurch häufig ein Rest schaumigen Protoplasmas in der weiblichen Gamete abgeschnitten wird. Dieser Rest degeneriert und verschwindet später ganz. Die innere Membran tritt als letzte auf, was daraus zu ersehen ist, daß sie bei beginnender Hüllenbildung noch nicht vorhanden ist (Taf. VI, Fig. 48). Am frühesten erscheint sie deutlich in der Öffnung, besonders wenn das Plasma durch Plasmolyse zurückgetreten ist (Taf. V, Fig. 43). Allmählich nimmt sie an Dicke und Konsistenz zu, offenbar auf Kosten des Zygoteninhaltes, bis sie schließlich eine 6—8 μ dicke gallertartige oder knorpelartige Schicht darstellt. Chlorzinkjod färbt sie entweder gar nicht oder nur schwach gelblich, wobei sie etwas aufquillt. Bei Tinktion nach dem Dreifarbenverfahren nimmt sie eine schwache, bläuliche Färbung an und beim Schneiden mit dem Mikrotom spaltet sie sich leicht in mehrere deutliche Schichten unter teilweiser oder ganzer Loslösung von der äußeren Zygotenmembran. Dasselbe konnte auch nach Erwärmen in Kalilauge in Zupfpräparaten beobachtet werden. In einigen Fällen löst sich der ganze Inhalt mitsamt der Gallertmembran wie eine Spore aus der äußeren Zygotenmembran und Hyphenhülle heraus (Taf. VI, Fig. 50; VII, 58). Erst verhältnismäßig spät grenzt sich die Gallertschicht vom protoplasmatischen Inhalt deutlich ab.

Auf die knorpelartige Konsistenz dieser inneren Schicht bei reifen Zygoten schließe ich aus folgenden Umständen: Erstens läßt sie sich sehr schwer mit dem Mikrotom schneiden. Das Messer springt ab wie von einem Chitinpanzer oder Knorpel. Ferner dringt Paraffin nur schwer, bisweilen gar nicht durch diese Schicht, denn sogar nach 48—72 stündigem Aufenthalte der Objekte in flüssigem Paraffin fanden sich hohle Räume in den Zygoten, und beim Schneiden zersprang die knorpelige Membran wie ein elastischer Ring unter Einrollen der einzelnen Stücke. Auch der Zerfall in einzelne Schichten (Taf. VII, Fig. 51) ist wohl hierdurch veranlaßt worden. In dieser Membran die Anwesenheit von Chitinsubstanzen vermutend, versuchte ich solche reife Exemplare unter Anwendung von erweichendem Seifenspiritus durch Zedernholzöl in Paraffin von 58° Schmelzpunkt überzuführen unter Vermeidung von zu langem Aufenthalte im Thermostaten. Im ganzen habe ich aber hiermit wenig bessere Bilder erzielt, als mit langdauernder Xylol-Paraffineinbettung.

Zuweilen hängt eine dünne Schicht dieser inneren Membran besonders zähe an der äußeren Zygotenmembran, so daß nach Herausfall des ganzen innern Teiles ein sehr dünnes (bläuliches) Häutchen an der äußeren Membran zurückbleibt und diese dann nach Färbung mit Saffranin und Gentianaviolett zweischichtig (rot und blau) erscheint. Der herausgefallene Teil der Zygote hat die Gestalt einer nach unten zugespitzten eiförmigen Spore (Taf. VI, Fig. 50; VII, 58). Die Spitze entspricht der Zygotenöffnung. Bei einigen, besonders kleinen Zygotenformen, bei denen die Öffnung verhältnismäßig breit ist, fehlt diese Spitze.

Diese Einzelheiten im Bau der Zygotenmembranen konnte ich allerdings nur an reiferem, unfixiertem Material aus Italien, England und Deutschland genau feststellen. Ganz ähnlich verhielt sich aber auch ein reifes, unfixiertes Exemplar aus Michailowskoje, was aus Fig. 51 und 58 der Taf. VII zu ersehen ist. Nur kurz sei hier eine Anomalie erwähnt, die auf Taf. VII, Fig. 55 (ohne Ausführung der Flammenkrone) wiedergegeben ist. Hier reicht die Knorpelschicht bis in die weibliche Gamete hinein. Für eine solche Erscheinung finde ich keine Erklärung.

Über den Inhalt der reifen Zygote kann ich außer der schon oben angeführten Zweikernigkeit nichts mehr hinzufügen, da mein reifes Material nicht fixiert war und die tropfenartigen, bald rot, bald blau sich färbenden Plasmabestandteile offenbar schon Kunstprodukte waren.

Überblicken wir nochmals das oben Gesagte inbezug auf die Entwicklung, Befruchtung und Zygotenausbildung bei *E. lactiflua* Berk., so können die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung folgendermaßen zusammengefaßt werden:

1. *E. lactiflua* ist ein *Phycomycet* (*Siphonomycet*) mit un-
gegliederten, vielkernigen Hyphen (Querwände kommen nur bei Abgrenzung der Gameten vor, im übrigen Verlauf der Hyphen nur äußerst selten).
2. Die geschlechtlich entstandenen, umhüllten Zygoten bilden einen hypogäischen Fruchtkörper, den man hier Zygosporocarp nennen kann.
3. Die Befruchtung ist heterogam.
4. Die Gameten sind Endglieder der Hyphen und werden durch eine Querwand abgetrennt.
5. Die männlichen und weiblichen Kopulationszellen werden einkernig durch Auswandern der überflüssigen Kerne in den Suspensor.
6. Der übergetretene männliche Kern verschmilzt nicht mit dem weiblichen.
7. Die Zygote erscheint als Anstülpung der befruchteten weiblichen Gamete, in welche der Gameteninhalt samt den beiden konjugierten Kernen hineinwandert.
8. Die Zygote erhält eine besondere Hyphenhülle, deren verdickte Wände im Querschnitt die sogenannte Flammenkrone bilden. Innerhalb der äußeren Zygotenmembran bildet sich eine dicke gallertartige oder knorpelartige Schicht.
9. Auch in den reifsten der untersuchten Zygoten von der typischen *E. lactiflua* Berk. findet eine Fusion

der Geschlechtskerne nicht statt. Dieselbe erfolgt wohl erst bei der Keimung.

10. Eine andere ungeschlechtliche Vermehrungsart ist bei *E. lactiflua* bisher nicht bekannt.

IV.

Vergleich des Gefundenen mit den Literaturangaben über *Endogone lactiflua* Berk. und mit dem Herbarmaterial ausländischer Sammlungen.

In Ermangelung der Originalbeschreibung von Berkeley (1846) muß ich mich mit der ersten eingehenderen Beschreibung von *E. lactiflua*, der von Tulasne (1851, p. 183), begnügen. Sie ist wohl wörtlich dem Original entnommen, da Tulasne *E. lactiflua* selbst nicht gefunden, sondern nur ein Stückchen eines trockenen Exemplares gesehen hatte, welches ihm aus England zugeschickt war und sich augenblicklich im Herbar des Pariser Museums befindet. Aus der Aufschrift war zu ersehen, daß dieses Stück von Broome geschickt und in Devonshire im Jahre 1845 gefunden, d. h. offenbar ein Teil des Berkeley'schen Originals war. Die kurze, lückenhafte Beschreibung Tulasnes enthält keine Angaben, die auf die charakteristische Hyphenhülle¹⁾ und auf Befruchtungsorgane bezogen werden können. Wohl spricht er von der Ausscheidung eines Milchsaftes (cream like), von der rötlichen Färbung reifer Exemplare, von der Größe der „Sporangien“ (nach Berkeley) oder der „sporangienähnlichen Asci“, welche in der Größe den Asci von *E. macrocarpa* Tul. gleichkommen sollen, d. i. im Durchschnitt ca. 130 μ erreichen.

Ed. Fischer (1897) beschreibt zum erstenmal die erwähnte Hyphenhülle auf Grund Untersuchung der ihm von Hesse aus Deutschland zugeschickten Exemplare. Er schreibt: „Jedes Sporangium ist aber speziell noch umwickelt von einem Mantel parallel oder spiralgig verlaufender Hyphen mit sehr dicker, gelblich gefärbter Membran“ (l. c. p. 126). Als Größe gibt er an: „115—125 μ lang, 70—90 μ breit, mit braungelber, c. 7 μ dicker Membran“ (l. c. p. 126).

Auch diese von Hesse gesammelten und augenblicklich im Berner Herbar aufbewahrten Exemplare und Präparate wurden mir freundlichst zur Nachuntersuchung zugesandt. In meiner ersten Beschreibung von *E. lactiflua* in Rußland (1902, p. 82, 83) gab ich die Größe der „Sporangien“ mit 100—116 μ Länge und 85 μ Breite an; die Sporangienwand war 7 μ dick. Die Hyphenhülle war auch bei diesem Exemplare nicht deutlich ausgeprägt,

¹⁾ Wie schon oben erwähnt wurde, ist die Hyphenhülle gerade bei diesen Exemplaren sehr schlecht entwickelt.

jedoch vorhanden. Im zweiten Nachtrag zu dieser Arbeit (1907, p. 448) beschrieb ich die charakteristische Hülle bei reifen Exemplaren, welche ich in Michailowskoje gefunden hatte und welche mir auch als Material zu dieser Untersuchung dienten.

Weitere genauere Angaben über *E. lactiflua* sind mir nur von Baccarini (1903) bekannt, der ebenfalls von Hesse gesammelte Exemplare untersucht hat. Aus seiner Beschreibung erwähne ich folgende Beobachtungen, die auf den feineren Bau der „Ampullen“ und des Myceliums Bezug haben. Baccarini fand spärliche Querwände (scarsamente septato) und viele Kerne in den Hyphen. Den Satz: „e le ampolle hanno la stessa struttura schiumosa. La schiuma è però qui molto più fina, i nuclei più minuti e la massa protoplasmica non riempie l'ampolle in modo uniforme; ma lascia scorgere nel suo intorno più d'una grossa vacuola“ (l. c. p. 15)¹⁾, verstehe ich so, daß die Ampullen vielkernig und mit einer großen Vacuole versehen sein sollen. Dieser Meinung kann ich nicht beipflichten, vorausgesetzt, daß ich Exemplare desselben Materials untersuchte, welches von Hesse in Deutschland gesammelt und mir aus dem Berner Institut zugeschickt wurde. Was die Querwände im Mycel anbelangt, so fand ich solche allerdings sehr selten an Hesses Material (Taf. III, Fig. 3). Sie hatten eher das Aussehen zufälliger Trennungshäutchen zwischen einzelnen Hyphenteilen, als gleichmäßig verteilter, echter Querwände. Die Befruchtungsorgane waren von Baccarini offenbar übersehen worden, denn ich fand sie deutlich ausgeprägt (Taf. VIII, Fig. 59). Im Zygoteninhalte, sofern er nicht ganz durch das Eintrocknen oder durch die Präparation zerstört war, sah ich nach dreifacher Färbung 1—2 rötliche, nahe voneinander liegende, von dichterem, sich blaufärbendem Plasma umgebene Punkte, welche wohl nur als Kerne gedeutet werden konnten. Scharfe Kernkonturen, sowie auch eine zentrale Vacuole konnte ich nicht wahrnehmen. Infolge Mangels einer richtigen Fixation wurde der Zygoteninhalte stark verändert: statt netzartiger Plasmastruktur fanden sich nur Tröpfchen von verschiedener Größe, die sich bald rot, bald blau färbten. Solche Tröpfchen fehlten auch nicht in Zygoten mit deutlich sichtbaren, echten Kernen. Baccarini hat diese Tröpfchen wahrscheinlich für Kerne gehalten, da sie sich durch Hämatoxylin ebenfalls intensiv färben.

Die eigentliche Ampullenmembran soll nach Baccarini ähnlich wie bei *E. macrocarpa* gebaut und ebenfalls wie diese von Poren durchsetzt sein. Solche Poren sind von Magnus (1893) bei *Cystopus* gesehen worden. Auch nach Färbung mit Hämatoxylin konnte ich nichts derartiges bei *E. lactiflua* bemerken. Baccarini behauptet ferner, daß die charakteristische Hyphenhülle der Zygote (il mantello) aus Verzweigungen einer einzigen Hyphe gebildet wird: „formato dall’

¹⁾ Gesperrt von mir.

attorcigliarsi attorno alla ampolla dei rami di un'ifa“ (l. c. p. 15). Ich verstehe nicht recht, wie B a c c a r i n i hierfür den Beweis bringen will. Ich suchte vergebens nach Anhaltspunkten für oder gegen eine solche Behauptung. Der Aufbau der Hyphenhülle aus mehrkernigen Hyphen, die ungleichmäßige Verdickung der Hyphenwände und die Bildung einer sich stark färbenden „corona“ (B a c c a r i n i färbte mit Hämatoxylin) hat B a c c a r i n i ganz richtig beobachtet.

Sehr auffallenderweise hat B a c c a r i n i die Befruchtungsorgane nicht bemerkt. Daher hatte er auch eine falsche Vorstellung von der Bildungsweise der Zygoten (Ampullen). Er schreibt: „Le ampolle della *E. lactiflua* si formano allo stesso modo delle precedenti [*E. Pampaloniana* e *E. macrocarpa*] e cioè per rigonfiamento della estremità libera dei rami di micelio. Nelle capitazione migrano attraverso il filamento che la porta protoplasma e nuclei; fino a che la comunicazione non si chiude. La corticazione collo special mantello d'ife sopraindicato avviene solo più tardi“ (l. c. p. 16).

Es ist klar, daß in diesen Worten keine Hinweise gefunden werden können, welche auf die Zygotennatur der Ampullen deuten.

Soviel mir bekannt, hat nach B a c c a r i n i niemand etwas über *E. lactiflua* veröffentlicht.

Durch das lebenswürdige, Entgegenkommen von Prof. E d. F i s c h e r , O. M a t t i r o l o und P. H a r i o t hatte ich Gelegenheit, die vorhandenen getrockneten Exemplare von *E. lactiflua* aus den Sammlungen in Bern, Turin und Paris zu untersuchen und mit denen meiner Sammlung zu vergleichen. Die unten angeführten Daten, welche zum Zwecke der Identifizierung der einzelnen Exemplare zusammengestellt wurden, beziehen sich hauptsächlich auf die Zygotengröße (in Mikromillimetern)¹⁾.

A. Literaturangaben.

1. T u l a s n e (1851) l. c. bezieht sich auf die von B r o o m e geschickten Exemplare aus Devonshire (vgl. 4). Zygotengröße: c. 130 μ im Durchschnitt.
2. F i s c h e r (1897) l. c. bezieht sich auf die von H e s s e geschickten Exemplare aus Deutschland (vgl. 7). Zygotengröße: 115—125 μ lang, 70—90 μ breit (Membrandicke c. 7 μ).
3. B u c h o l t z (1902) l. c. bezieht sich auf die Kemmernschen Exemplare (vgl. 20). Zygotengröße: 100—116 μ lang, 85 μ breit (Membrandicke c. 7 μ).

¹⁾ Da die Größenveränderungen infolge Einwirkung des Mediums unbedeutend sind im Vergleich zu den Schwankungen der Zygotengröße überhaupt (vergl. 4, 4a, 4b, 6, 6a, 7, 7a, 17, 17a und Anm.), so konnte von der Messung aller Zygoten in einem Medium abgesehen werden. Letzteres wäre auch schwierig gewesen, da bisweilen das sehr wertvolle Material nur spärlich vorhanden war.

| Aufschriften auf den Etiketten | | Zygote | | Äuß. + inn. Membran | Hülle | | An- merkung | | | |
|--|------|--------|-----|------------------------|-------|---------------|----------------------------------|---|----|----|
| | | l. | br. | | oben | seit- lich | | | | |
| B. Material des Pariser Museums. | | | | | | | | | | |
| 4. <i>Endogone lactifluus</i> Berk. Devonshire, October 1845 c. Broome dedit 21 janv. 47 (in Wasser) | Min. | 116 | 80 | } | 6 | 10 | 10 | | | |
| | Max. | 120 | 84 | | | | | | | |
| | Med. | 118 | 82 | | | | | | | |
| (4 a). Desgl. nach Einwirkung von Chlorzinkjod. | Min. | 100 | 84 | 7 | 14 | } | 16 | | | |
| | Max. | 108 | 88 | 8 | 16 | | | | | |
| | Med. | 104 | 86 | 6,5 | 15 | | | | | |
| (4 b). Desgl. in Kalilauge | Min. | 112 | 92 | } | 8 | 8 | } | | | |
| | Max. | 124 | 96 | | | | | 8 | 12 | 12 |
| | Med. | 117 | 94 | | | | | | 10 | 10 |
| 5. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. et Br. Devonshire, mis. Broome (in Kalilauge). | Min. | 120 | 88 | 8 | 12 | 10 | } Hülle undeutlich. | | | |
| | Max. | 128 | 112 | 10 | 16 | 16 | | | | |
| | Med. | 125 | 98 | 9 | 14 | 13 | | | | |
| 6. <i>Endogone lactifluus</i> Berk. Devonshire, Oktober 1845 c. c. Broome (in Wasser). | Min. | 100 | 64 | } | 8 | 14 | 14 | | | |
| | Max. | 124 | 92 | | | 20 | 20 | | | |
| | Med. | 113 | 80 | | | 17 | 18 | | | |
| (6 a). Desgl. in Kalilauge | Min. | 120 | 92 | } | 6 | 12 | 12 | | | |
| | Max. | 136 | 112 | | | 18 | 14 | | | |
| | Med. | 128 | 102 | | | 15 | 13 | | | |
| C. Material des Berner Instituts. | | | | | | | | | | |
| 7. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. (Herb. Ed. Fischer), com. Hesse (in Wasser). | Min. | 96 | 64 | 6 | 10 | 10 | } | | | |
| | Max. | 120 | 92 | 7 | 20 | 20 | | | | |
| | Med. | 108 | 75 | 6,2 | 15 | 12 | | | | |
| (7 a). Desgl. nach einem Präparat von Ed. Fischer, welches mit Milchsäure behandelt war. | Min. | 84 | 64 | 6 | 12 | 10 | } | | | |
| | Max. | 132 | 100 | 8 | 20 | 16 | | | | |
| | Med. | 104 | 82 | 7 | 14 | 13 | | | | |
| 8. <i>Endogone?</i> Kosel b. Breslau, 26. VII. 90, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 88 | 68 | } | 8 | 14 | 12 | | | |
| | Max. | 104 | 88 | | | 20 | 20 | | | |
| | Med. | 95 | 77 | | | 18 | 16 | | | |
| (8 a). <i>Endogone?</i> Kosel bei Breslau, 26. VII. 1890, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 92 | 68 | } | 6 | 16 | 12 | | | |
| | Max. | 104 | 80 | | | 22 | 14 | | | |
| | Med. | 97 | 74 | | | 19 | 13 | | | |
| 9. <i>Endogone</i> . Mönchswald b. Jauer (Schlesien), 17. VIII. 91, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 128 | 104 | 8 | 12 | 18 | } Hülle undeutlich, größte Form. | | | |
| | Max. | 160 | 144 | 14 | 20 | 24 | | | | |
| | Med. | 140 | 123 | 9 | 17 | 12 | | | | |
| 10. <i>Endogone</i> . Mönchswald b. Jauer (Schlesien), com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 128 | 96 | } | 8 | 12 | 12 | | | |
| | Max. | 136 | 128 | | | 26 | 20 | | | |
| | Med. | 132 | 110 | | | 19 | 15 | | | |

| Aufschriften auf den Etiketten | | Zygote | | äuß. + inn. Membran | Hülle | | Anmerkung |
|---|------|--------|-----|---------------------|-------|----------|--|
| | | l. | br. | | oben | seitlich | |
| 11. (<i>Endogone microcarpa</i> Tulasne) Kosel bei Breslau (Schlesien), 10. VII. 1890, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 104 | 80 | 4 | 8 | 8 | } Hülle wenig deutlich |
| | Max. | 124 | 96 | 6 | 20 | 22 | |
| | Med. | 113 | 91 | 5,5 | 13 | 13 | |
| 12. (<i>Endogone microcarpa</i> Tulasne) Raupenau bei Kotzenau (Schlesien), 1. VIII. 1889, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 100 | 88 | } 8 | 6 | 4 | } Hülle undeutlich, dünn; äußere Membran sehr dick. |
| | Max. | 128 | 124 | | 10 | 10 | |
| | Med. | 112 | 105 | | 8 | 7 | |
| 13. (<i>Endogone microcarpa</i> Tulasne) Dirsdorf bei Nimptich (Schlesien), 10. X. 1889, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 124 | 116 | 6 | 14 | 12 | } Hülle undeutlich, dick. |
| | Max. | 148 | 136 | 8 | 16 | 16 | |
| | Med. | 137 | 127 | 7 | 15,5 | 13,5 | |
| 14. (<i>Endogone microcarpa</i> Tulasne) Vorderhaide b. Lüben (Schlesien), 15. X. 1890, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 128 | 100 | 8 | 12 | 12 | } Hülle undeutlich, dick; kleine Form, auch durch den Bau des Zygoten-inhalts verschieden. |
| | Max. | 144 | 116 | 12 | 20 | 18 | |
| | Med. | 132 | 105 | 10 | 16 | 14,5 | |
| 15. (<i>Endogone microcarpa</i> Tulasne) Mittel- oder Kreuzberg bei Zobten (Schlesien), 14. VIII. 1889, com. L. Becker (in Kalilauge). | Min. | 68 | 60 | 5 | 4 | 4 | } Hülle gut entwickelt, kleine Form. * in ClZnJ bis 8 µ. |
| | Max. | 104 | 92 | 7 | 6 | 6 | |
| | Med. | 86 | 74 | 6 | 4,5 | 4,5 | |
| D. Material der Turiner Sammlung. | | | | | | | |
| 16. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. et Br. Selva di Pisa, leg. Beccari, O. 1862 (in Wasser). | Min. | 76 | 60 | } 6* | 12 | 4 | } Hülle gut entwickelt, kleine Form. * in ClZnJ bis 8 µ. |
| | Max. | 100 | 76 | | 18 | 18 | |
| | Med. | 86 | 66 | | 14 | 12 | |
| 17. <i>Endogone lactifluus</i> Berk. Biwigliano (Toscana), 15. XI. 1900 (in Wasser). | Min. | 96 | 72 | 6 | 12 | 12 | } * in ClZnJ bis 12 µ |
| | Max. | 120 | 84 | 8* | 18 | 16 | |
| | Med. | 105 | 78 | 7 | 14 | 13 | |
| (17 a). Desgl. nach Erwärmen in Milchsäure und Kalilauge. | Min. | 100 | 72 | 6 | 12 | 12 | } Hülle gut entwickelt. |
| | Max. | 108 | 96 | 8 | 18 | 16 | |
| | Med. | 103 | 81 | 7 | 15 | 13 | |
| 18. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. Vallombroso (Italia) leg. Mattiolo XI. 1889. (Mikr. Präp. in Glyc.-Gelatin) | Min. | 100 | 76 | 6 | 12 | 8 | } Hülle gut entwickelt. |
| | Max. | 124 | 100 | 8 | 16 | 12 | |
| | Med. | 110 | 86 | 7 | 13 | 10 | |
| E. Material meiner Sammlung. | | | | | | | |
| 19. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. Vallombroso (Italia) legi ipse. Alkoh.-Präp. (Mikr.-Präp. in Glyc.-Gelatin). | Min. | 92 | 68 | 4* | } 12 | 8 | } * Knorpelmembran kaum entwickelt |
| | Max. | 112 | 104 | 6 | | 12 | |
| | Med. | 103 | 84 | 4,1 | | 11 | |

| Aufschriften auf den Etiketten | | Zygote | | Äuß. + inn. Membran | Hülle | | An- merkung |
|--|------|--------|-----|------------------------|-------|----------|----------------------------|
| | | l. | br. | | oben | seitlich | |
| 20. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. Kem- mern (Livonia) legi ipse 29. VIII. 1900. Alkoh.-Präp. (Mikr.-Präp. in Glyc.-Gelatin). | Min. | 92 | 68 | 6 | 12 | 8 | } Hülle undeutlich. |
| | Max. | 116 | 84 | 8 | 16 | 12 | |
| | Med. | 104 | 78 | 7,5 | 13 | 10 | |
| 21. <i>Endogone lactiflua</i> Berk. Michai- lowskoje pr. Mosquam legi 23. VIII. 1907. Alkoh.-Präp. (Mikr.-Präp. in Kanadabals.) | Min. | 92 | 60 | } 8 | 8 | } 8 | } Hülle gut entwickelt. |
| | Max. | 108 | 72 | | 12 | | |
| | Med. | 99 | 69 | | 11 | | |
| Äußerste Größengrenzen | Min. | 68 | 60 | 4* | 4 | 4 | * s. oben. |
| | Max. | 160 | 144 | 14 | 26 | 24 | |
| Generalmittel | Min. | 102,5 | 75 | 6,6 | 11,4 | 10 | |
| | Max. | 122 | 99 | 7,9 | 16,8 | 15,4 | |
| | Med. | 112 | 87 | 7,3 | 14,1 | 12,7 | |

Obige Messung der Zygotengröße ergibt, daß recht bedeutende Schwankungen vorkommen. Das Vorhandensein von Übergängen zwischen den Größengrenzen erlaubt jedoch nicht die Aufstellung von Varietäten. Am ehesten könnte noch Mat. Nr. 15 in eine besondere Form ausgeschieden werden. Die Zygotengröße, die Dicke der Membranen und Hüllen hängen wahrscheinlich von Ernährungsbedingungen, vom Alter und Klima ab. Aus alledem folgt, daß die *E. lactiflua* Berk. der ausländischen Sammlungen identifiziert werden kann mit dem Pilz, welchen ich in Rußland gefunden habe.

V.

Beziehungen zu den übrigen *Phycomyceten*.

Es gilt nunmehr die Frage zu entscheiden, welcher Gruppe der *Phycomyceten* die *E. lactiflua* zuzuzählen ist. Da die Unterordnung der *Chytridineae* hier nicht in Frage kommen kann, so wird zuerst die Zugehörigkeit der *Endogone* zu den *Oomyceten* oder *Zygomyceten* zu entscheiden sein.

Als Charakteristikum für die *Oomyceten* finden wir in den am meisten verbreiteten Lehr- und Handbüchern die Angabe der Oogamie, bei welcher das Oogonium befruchtet wird, entweder durch Spermatozoiden (*Monoblepharidaceae*) oder durch ein Antheridium, das vermittelst eines besonderen Befruchtungsschlauches in das Innere des Oogoniums dringt. In den meisten Fällen verschmilzt hierbei ein männlicher Kern mit einem weiblichen. Dagegen findet sich bei den *Zygomyceten* die Isogamie, d. h. eine Vereinigung gleich-

artiger Gameten und es fusionieren paarweise viele männliche mit vielen weiblichen Kernen. Hiernach zu urteilen paßt unser Pilz in keine der genannten Pilzgruppen, denn einerseits fehlt ihm der Befruchtungsschlauch, andererseits ist er aber auch nicht isogam, sondern heterogam. Folglich nimmt er unter den *Phycomyceten* eine Mittelstellung zwischen den *Oomyceten* und *Zygomyceten* ein und es erscheint notwendig, für ihn eine besondere Gruppe der *Endogoneae* zu schaffen, die wegen der Oogamie den *Oomyceten*, wegen der übrigen Merkmale aber den *Zygomyceten* verwandt ist. Außerdem besteht eine Eigentümlichkeit darin, daß die Zygote nicht direkt aus dem Kopulationsprodukt der Gameten entsteht, sondern nur aus einem Auswuchs der weiblichen Gamete.

Baccarini (l. c.) war geneigt, die von ihm untersuchten *Endogone*-Arten (folglich auch *E. lactiflua*) zu den *Oomyceten* zu stellen, trotzdem er keinen Befruchtungsprozeß beobachtet hatte. Zu dieser Auffassung verleitete ihn einerseits die Ähnlichkeit mit der Gattung *Pythium* unter den *Saprolegniaceen*, die sich in gleicher Mycelstruktur und in der saprophytischen Lebensweise offenbart, andererseits aber sprach hierfür auch die Art der Ampullenbildung, welche ihn im Bau ihrer Membranen an die Gattung *Sclerospora* unter den *Peronosporaceen* erinnerte. Zu letzterer Annahme, welche vielleicht etwas gesucht erscheint, führte ihn der Vergleich mit einer ausgestorbenen, als *Petrafact* gefundenen Art, der *Phytites Disodilis* Pampaloni [= *Pythium Disodilis* Bacc.], welche dieser Autor (1900) und Pampaloni (1902, 1 u. 2) schon früher untersucht und beschrieben hatten. Beide Autoren fanden bei diesem Pilz nicht nur ampullenähnliche Gebilde, sondern auch Spuren eines echten Antheridiums, jenen angeschmiegt, wie bei den *Peronosporaceen*. Für Baccarini gelten also die Ampullen als Oogonien, welche infolge Ausbleibens der Antheridiumbildung bei den rezenten Formen auf ungeschlechtlichem Wege in ihrem Innern eine große, der Oogoniumwand wie bei *Sclerospora* angeschmiegte Oospore bildet. Wir sehen also, daß Baccarini, allerdings auf dem Umwege durch die Phytopaläontologie, die Verwandtschaft der *Endogone* mit den *Oomyceten* vorausgesehen hat. Nichtsdestoweniger scheint mir die Verwandtschaft der *E. lactiflua* mit den *Zygomyceten* eine noch größere zu sein, was ich in folgendem darlegen will.

Die Ansicht, daß bei den *Zygomyceten* die kopulierenden Zellen völlig gleichwertig seien, hat schon längst seine absolute Bedeutung verloren. Abgesehen von der durch Blakelee (1904) entdeckten Heterothallie einiger *Mucorineen*, kennen wir genug Fälle, in denen die kopulierenden Geschlechtszellen auch morphologisch differenziert sind. Schon de Bary (1884) p. 160) wies auf solche Fälle bei *Mucor stolonifer* hin. Vuillemin (1886) beschrieb eine heterogame Form und nannte sie *Mucor heterogamus*. Dieselbe ist bei Lotsy (1907, p. 139, fig. 77) abgebildet. Schröter (1886) machte auf die Heterogamie

bei *Dicranophora fulva* Schröt. aufmerksam, ferner gibt L e n d n e r (1908) in seiner Monographie der *Mucorineen* noch folgende heterogame Formen an: *Absidia Orchidis* Hagem (l. c. fig. 50), *Mucor hiemalis* Wehmer (l. c. fig. 22), *Mucor Moelleri* Vuill. (l. c. fig. 25 f.), *Mucor genevensis* Lendner (l. c. fig. 27), *Cunninghamella echinulata* Thaxter (l. c. fig. 57) und andere. Weit ausgesprochener erscheint die Heterogamie bei den *Entomophthoraceen*, z. B. bei der von Thaxter (1888) untersuchten *Empusa sepulchralis* Thaxter (l. c. fig. 322—326, bei Lotsy l. c. fig. 84 A—D) und bei *Conidiobolus utriculosus* Brefeld (1884, Taf. IV, Fig. 23—26), wo die größere Gamete nach der Befruchtung zur Zygospore wird und folglich als weibliche angesehen werden muß.

Was die Bildung der Zygote oder Zygospore anbetrifft, so erscheint dieselbe bei den *Mucorineen* nicht immer als unmittelbares Produkt der Gametenverschmelzung. Bei *Piptocephalis Freseniana* wies de Bary (l. c. p. 161) eine abweichende Art der Zygosporenbildung nach. Sie entsteht hier aus einer seitlichen Blase, welche sich an der Vereinigungsstelle zweier, hier gleichartiger Gameten bildet. Der vereinigte Inhalt beider Gameten geht allmählich in dieses neue Gebilde über. Nach Erlangung seiner endgültigen Größe wird diese blasenartige Zygospore von den Gameten (nicht nur von den Suspensoren, wie bei den anderen *Mucorineen*) durch eine Querwand abgetrennt. Folglich ist eine so entstandene Zygospore, streng genommen, nicht völlig homolog der Zygote bei *Mucor*, sondern sie ist die Tochterzelle einer solchen. Ferner bemerkt man nach Angaben von Thaxter (1888) bei einigen Arten von *Empusa*, daß dieser seitliche, später zur Zygospore werdende Auswuchs nicht wie bei *Piptocephalis* an der Vereinigungsstelle beider Gameten, sondern auf der weiblichen Gamete selbst entsteht. Folglich haben wir einen analogen Fall vor uns, wie ich ihn bei der Zygotenbildung von *E. lactiflua* beschrieben habe.

Ferner ist bei *E. lactiflua* eine charakteristische Umhüllung der Zygote vorhanden, welche wiederum mit ähnlichen Gebilden bei den *Mucorineen* verglichen werden kann. Verhältnismäßig schon lange ist bekannt, daß bei der Gattung *Absidia* am oberen Rande der Suspensoren kutinisierte Hyphen (fuleres nach L e n d n e r) entstehen, welche die Zygote teilweise umhüllen. Ihre Enden rollen sich ähnlich wie bei *E. lactiflua* spiralig ein. So sind z. B. diese Anhängsel sehr gut bei *Absidia septata* van Tieghem zu sehen (vgl. L e n d n e r l. c. fig. 47). Etwas weniger stark entwickelte Anhängsel, die auch teilweise die Zygote umhüllen, finden sich bei *Phycomyces nitens* Kunze. Sie sollen nach L e n d n e r (l. c. p. 38) ein Produkt der Zygote selbst sein, was wohl kaum mit der Originalbeschreibung K u n z e s (1823) und dessen Zeichnung übereinstimmt. L e n d n e r widerspricht sich selbst in dem systematischen Teil seiner Monographie, wenn er schreibt: „S u s p e n s e u r s munis d'appendices dichotomisés d'un brun

noirâtre, et entourant la zygospore“ (l. c. p. 108). Am stärksten jedoch ist eine solche Umhüllung bei der Gattung *Mortierella* ausgeprägt, wo es infolgedessen zu sogenannten Zygosporienfrüchten (Karposporien) kommt. Hier sollen nach Alfr. Fischer (1892, p. 270) die Hüllhyphen sowohl den Suspensoren als auch ihren Tragfäden entspringen, nach Lendner (l. c. p. 38 und 153) den Verzweigungen der Suspensors, resp. dem Mycelium selbst. Aus allem Gesagten ist ersichtlich, daß ein noch weiterer Entwicklungsschritt bei *E. lactiflua* festgestellt werden kann, wo nicht nur jede Zygote von einer Hyphenhülle umgeben ist, sondern wo viele solcher umhüllter Zygoten (Karposporien) in einen besonderen, scharf abgegrenzten und innen schwach differenzierten, unterirdischen Fruchtkörper vereinigt sind.

Unter den *Entomophthoraceen* finden wir Anzeichen einer Hüllbildung bei *Empusa* (*Entomophthora*) *rhizospora* Thaxter (1888), bei welcher die längs der Zygotenoberfläche hinkriechenden, wurzelähnlichen Anhängsel auf den Fig. 373, 374 u. 375 (l. c.) schön wiedergegeben sind. Also auch in dieser Beziehung finden sich Anknüpfungspunkte zwischen *E. lactiflua* und den *Entomophthoraceen*. Die unterirdische Lebensweise unseres Pilzes ist ebenfalls kein Grund zu einer scharfen Absonderung von den *Mucorineen*, denn Hagem (1907, 1910) hat unlängst nachgewiesen, daß in der Erde eine große Zahl (29 Arten) *Mucorineen* vorkommt, so daß er geneigt ist, sie für einen charakteristischen Bestandteil der unterirdischen Pilzflora zu halten.

In bezug auf den Befruchtungsvorgang verhält sich *Endogone* so eigentümlich, daß ein genauerer Vergleich mit diesem Prozeß bei den anderen *Phycomyceten* geboten erscheint.

Nach der gegenwärtig am meisten verbreiteten Ansicht findet bei der Befruchtung der *Zygomyceten* eine paarweise Verschmelzung der aus beiden Gameten stammenden, zahlreichen Kerne statt. Es kopulieren hier, wie sich Lotsy (1907, p. 130) ausdrückt, nicht einfache Gameten, sondern gleichgestaltete Gametangien oder Coenogameten, und die Zygote ist keine einfache, sondern eine zusammengesetzte oder ein Zyogametangium. Das Produkt der Verschmelzung je zweier Geschlechtskerne (Gameten nach Lotsy) muß als Zygote betrachtet werden. Lotsy stützt sich hierbei auf die Ergebnisse der Arbeiten von Legér (1895) und Gruber (1901), von denen ersterer die Vielkernigkeit der Zygosporien bei *Sporodinia* nachgewiesen haben wollte, der andere die oben erwähnte Behauptung aufstellte, daß die männlichen und weiblichen Kerne paarweise miteinander verschmelzen, so wie es für *Cystopus Bliti* bekannt ist. Dangeard (1906) schloß sich dieser Meinung an, nachdem er *Sporodinia grandis* und *Mucor fragilis* ebenfalls untersucht hatte.

Zu einem ganz anderen Ergebnis kommt Lendner (1908) in seiner Monographie der Schweizer *Mucorineen* (p. 40—44). Er benutzte zu seinen Untersuchungen ebenfalls *Sp. grandis*. Nach Paraffineinbettung und Anfertigung von Mikrotomschnitten

fand er in den jungen Progameten zwar ebenfalls wie seine Vorgänger viele sehr kleine, zerstreute Kerne, dann aber sah er an der Vereinigungsstelle der Gameten (Gametangien nach Dangeard, Lotsy und anderen) zwei einander sehr genäherte größere Kerne, welchen er allein die Bedeutung von fusionierenden Geschlechtskernen zuspricht. Diese beiden größeren Kerne bleiben in der Zygote deutlich sichtbar auch nach völligem Schwinden der die Gameten trennenden Membran und nach Abgrenzung des Suspensors (vgl. l. c. seine Abbildungen 4 u. 5 auf Taf. II). Währenddessen teilen sich die übrigen kleinen Kerne sowohl in der Zygote als auch in den Suspensoren, so daß man sie häufig zu zweien gelagert sieht. Dieses Stadium habe Dangeard offenbar als Beginn der paarweisen Kernfusion aufgefaßt und die eigentlichen Geschlechtskerne übersehen. Die kleinen Kerne sollen nach Lendner irgendwelche Bedeutung bei der Membranbildung in der Zygote haben, während die größeren Kerne (noyaux reproducteurs) allmählich miteinander verschmelzen (l. c. Pl. III, fig. 7). Folglich ist das Gametangium zu einer einfachen Gamete reduziert worden. Lendner läßt einstweilen die Frage offen, ob diese großen Geschlechtskerne bisher auch bei anderen *Mucorineen* übersehen sind oder ob sie in einigen Fällen wirklich fehlen. Nur genaue Nachuntersuchung der übrigen *Mucorineen* vermittelt Paraffineinbettung und Mikrotomserienschnitte könne diese Frage endgültig entscheiden. Lendner hält es für durchaus möglich, daß in einigen Fällen die Befruchtung nach der von Gruber und Dangeard beschriebenen Weise vor sich geht. Zum Beispiel fand er selbst bei *Mucor Moelleri* nicht die beiden größeren Kerne, sondern nur kleinere. Analoge Fälle, in denen die Befruchtung bei nahe verwandten Arten nach verschiedenen Typen stattfindet, hätten wir ja auch bei den *Peronosporineen*. Bei *Cystopus Bliti* geht, abweichend von den anderen Spezies derselben Gattung, eine mehrfache und paarweise Kernfusion vor sich.

Viel zu wenig ist bekannt das Verhalten der Kerne bei den *Entomophthoraceen* und kann daher diese Gruppe augenblicklich leider nicht zum Vergleich mit *E. lactiflua* hinzugezogen werden. Wir wissen durch die Untersuchungen von Olive (1906) und Riddle (1905, 1906), daß hier sowohl einkernige als auch mehrkernige Konidien vorkommen. Die Zygoten entstehen wahrscheinlich durch Kopulation von Coenogameten. Vuillemin (1900) will in den Azygosporen Kernfusionen gesehen haben, was Olive (l. c.) nicht bestätigen konnte.

Dagegen ist der Befruchtungsvorgang bei den *Peronosporineen* und einigen anderen einzelligen und polyenergiden Organismen gut untersucht, und will ich daher diese Vorgänge eingehender mit denen bei *E. lactiflua* vergleichen.

Bekanntlich sind bei den *Peronosporaceen* die Oogonien und Antheridien anfangs mehrkernig. Sie bilden sich an den Enden der Hyphen und ihrer Verzweigungen durch Abgrenzung vermittelt einer Querwand. Hierauf beginnen Vorgänge in den

Geschlechtszellen, welche dazu führen, einerseits die Zahl der vorhandenen Kerne zu vermehren, andererseits dieselben zu differenzieren in solche, welche sich unmittelbar an der Befruchtung beteiligen, und solche, die entweder degenerieren oder eine andere Bestimmung haben (vielleicht bei der Membranbildung). Bei *Cystopus (Albugo) Bliti* finden nach Stevens (1899) gleichzeitig mehrere paarweise Kernverschmelzungen statt. Die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen sind also nicht einfache, einkernige Gameten, sondern Gametangien (Lotsy), und die sogenannte Oosphaere (das zentrale Protoplasma) ist eine Coenogamete (Davis). Die Zygote enthält also von Anfang an mehrere Kopulationskerne, die durch paarweise Fusion der männlichen und weiblichen Kerne entstanden sind. Bei *Cystopus (Albugo) Tragopogonis* besteht nach Stevens (1901) ein Unterschied nur insofern, daß in der Coenogamete alle Kerne bis auf einen degenerieren, welcher mit dem männlichen Kern bei der Befruchtung verschmilzt. Daher findet nur eine Kernverschmelzung statt und die Oospore ist zuerst einkernig. Erst nachträglich wird sie durch mehrmalige Teilung des Kopulationskernes vielkernig. Bei *Cystopus (Albugo) candidus* sollen nach Wager (1896), Davis (1900), Stevens (1901) und Krüger (1910) die überflüssigen Kerne der Coenogamete nicht degenerieren, sondern in das Periplasma zurückwandern. Auch tritt nur ein männlicher Kern aus dem Antheridium in das Oogon über. Dieselbe Einkernigkeit der Coenogamete wird nach Ruhland (1904) bei *Cystopus (Albugo) Lepigoni* erreicht, indem nur ein Kern aus der Peripherie des Oogoniums in das Zentrum wandert und dort zum weiblichen Kern wird. Bei den *Peronospora*-Arten geht nach Wager (1889, 1900), Berlese (1898), Ruhland (1904) und Krüger (1910) die Befruchtung fast ebenso wie bei *Cystopus Lepigoni* vor sich. Nach vorhergehender simultaner Teilung der vielen Kerne, sowohl des Oogoniums, als auch des Antheridiums, wird die weibliche Gamete infolge Degeneration der überflüssigen Kerne einkernig. Aus dem mehrkernigen Antheridium tritt nur ein Kern in das Oogonium über und verschmilzt mit dem Kern desselben; die Oospore bleibt aber einkernig bis zu ihrer Keimung. Eine weitere Reduktion des Befruchtungsvorganges finden wir bei der Gattung *Pythium*, wo nach den Untersuchungen von Trow (1901) und Miyake (1901) im Antheridium schon vor der Befruchtung alle Kerne bis auf einen, den männlichen, verschwinden und das Oogonium viel einfacher gebaut ist. Es fehlt hier das sogenannte Coenozentrum, ein plasmatisches Gebilde, das bei den übrigen *Peronosporaceen* eine noch nicht völlig aufgeklärte Rolle im Befruchtungsvorgang spielt. Auch bei den *Saprolegniaceen* scheinen nach Davis (1903), Trow (1904) und Kasanowsky (1911) die Verhältnisse ähnlich wie bei den *Peronosporaceen* zu liegen. Erwähnt sei hier nur die von Davis (l. c.) angegebene Möglichkeit, daß durch Verschmelzung zweier weiblichen Eikerne miteinander, unter Ausbleiben einer echten Befruchtung durch einen männlichen

Kern, Oosporen zustande kommen sollen. Diese Beobachtung wird aber wieder von Claussen (1908) bestritten. Näheres und Ausführlicheres über die Befruchtung bei den *Phycomyceten* ist im schönen Werk von Lotsy, Botanische Stammesgeschichte Vol. I. 1907 zu finden.

Bevor ich nun diese Angaben mit meiner *E. lactiflua* vergleiche, muß ich, um eine Eigentümlichkeit letzterer zu verstehen, noch etwas weiter zurückgreifen auf Tatsachen, die einerseits bei *Vaucheria* durch Oltmanns und andererseits bei *Dipodascus* durch Juel und Dangeard bekannt geworden sind.

Bei allen polygeneriden einzelligen Organismen herrscht die Tendenz, während der Befruchtung nur einzelne, spezielle Kerne miteinander verschmelzen zu lassen. Die ursprünglich mehrkernige Kopulationszelle muß sich also der überschüssigen Kerne auf irgendeine Weise entledigen. Das Gametangium wird zur einfachen Gamete reduziert (Lotsy). Dieses geschieht bei allen vorhin erwähnten *Phycomyceten* mit Ausnahme von *Cystopus Bliti*, wo die mehrfache Kernkopulation eine phylogenetisch ältere Erscheinung zu sein scheint, in der Weise, daß die übrigen Kerne der Gamete (Gametangium) degenerieren, eventuell für andere Zwecke, z. B. zur Membranbildung, verbraucht werden. Eine wesentlich andere Art, sich der überflüssigen Kerne zu entledigen, finden wir bei *Vaucheria*, einer Alge, welche ja in vielen Beziehungen den *Phycomyceten* nahe steht. Schon bei der ersten Bildung der Oogonien treten hier nach Oltmanns (1895) zahlreiche Kerne in die seitlichen Ausstülpungen des Fadens. Hier lagern sie sich meist peripherisch, wobei sie sich noch karyokinetisch zu teilen scheinen. Darauf ziehen sich alle Kerne bis auf einen allmählich aus dem Oogon wieder in den Faden zurück. Dann erst wird die trennende Wand zwischen Oogon und Faden gebildet. Davis (1904) behauptet allerdings, daß bei einer anderen *Vaucheria*-Art die Einkernigkeit nicht durch Hinauswandern der Kerne, sondern durch ihre Degeneration erreicht wird. Heidinger (1908) untersuchte infolge dieses Widerspruches nochmals *Vaucheria* und spricht sich gegen die Ansicht von Davis aus. Er meint, daß Davis durch den lebhaften Wunsch, Parallelerscheinungen bei den *Phycomyceten* und den ihnen nahestehenden *Vaucheria*-Arten zu finden, sich habe beeinflussen lassen. Alle drei Autoren sind aber darin einig, daß nach der Kopulation die Oospore nur einen Kern enthält.

Ein anderes Geschick ereilt offenbar die überflüssigen Kerne bei einem ebenfalls polygeneriden Pilz, dem *Dipodascus albidus*, wo nach Juel (1902) und Dangeard (1907, p. 39—43) diese Kerne nach Bildung des Kopulationskernes samt diesem letzteren in den sogenannten Ascus übergehen (Zyogametangium nach Lotsy) und hier, da sie an der Sporenbildung unbeteiligt sind, zugrunde gehen oder aufgebraucht werden.

Die im zweiten Abschnitt beschriebene Befruchtung bei *E. lactiflua* zeigt ohne Zweifel eine Übereinstimmung mit den Angaben

Oltmanns und Heidingers für *Vaucheria*, da die Einkernigkeit der männlichen und weiblichen Gamete auch bei unserm Pilz durch Hinauswandern der überflüssigen Kerne bewirkt wird. Die Kerne kehren in den Stiel der Progamete zurück, und hierauf erst werden die einkernigen Gameten (Oogonium und Antheridium) durch eine Querwand vom Suspensor abgetrennt. Ausnahmsweise findet auch eine Degeneration statt, falls einige Kerne sich bei ihrem Rückzuge verspätet haben (Taf. IV, Fig. 26).

Andererseits ist eine große Ähnlichkeit mit obengenannten *Phycomyceten* nicht zu leugnen. Ebenso wie bei jenen findet bei *E. lactiflua* in den Progameten eine Vermehrung der peripherischen Kerne durch simultane Teilung statt. Ein besonderer zentraler Teil der weiblichen Gamete, mit dem sogenannten Coenozentrum, wurde zwar nicht gefunden, aber nichtsdestoweniger erscheint hier bald ein bedeutend größerer Kern — der weibliche. Nach Entfernung der überflüssigen Kerne und nach der Querwandbildung beginnt die Gametenkopulation mit der Auflösung der Wände an einer Stelle zwischen Oogon und Antheridium und der auf ähnliche Art gebildete männliche Kern tritt in die weibliche Zelle über. Ein Befruchtungsschlauch, wie er bei den *Peronosporineen* vorkommt, ist hier überflüssig, da hier kein Periplasma mit peripherischen Kernen vorhanden ist, durch welches hindurch oder an welchen vorbei, der männliche Kern geführt werden muß. Eine Ausnahme gibt es allerdings auch bei den *Peronosporineen*. Ruhl and (1904, Taf. III, Fig. 33) weist auf einen solchen anormalen Fall bei *Sclerospora graminis* hin.

Ohne nun gleich zu verschmelzen, wandern die beiden einander genäherten Kerne in die außerhalb des Oogoniums angelegte Zygote, wo sie sich wahrscheinlich erst bei der Keimung derselben endgültig vereinen. Nur bei der kleinen schlesischen Form (siehe oben) scheint die Vereinigung früher stattzufinden. Verspätetes Verschmelzen der Kerne in Zygoten ist schon wiederholt beobachtet worden, so z. B. bei einigen *Zygothyceen* (*Spirogyra*, *Desmidiaceae*) von Klebahn (1888) und Chmielewski (1891), bei *Basidiobolus* von Chmielewski (1888) und Raciborski (1896). Auch gerade bei den *Mucorineen* kommt so etwas vor. So gelang es Gruber (1901) nicht, in den Zygosporen von *Sporodinia*, und Ruhl and (1904), in denen von *Mucor heterogamus*, eine Kernverschmelzung nachzuweisen. Clausen (1907, p. 589) führt Fälle an, in denen die Kernverschmelzung in den Oosporen von *Saprolegnia*, *Peronospora*- und *Cystopus*-Arten ausbleibt im Laufe von mehreren Tagen, Wochen oder gar Monaten. Weitere analoge Fälle, auf die wir noch im theoretischen Teile der Arbeit (Abschn. VII u. VIII) zurückkommen werden, haben wir bei den *Uredineen* [Blackmann (1904), Christman (1905, 1907), Olive (1908), Kurssanow (1910)] und bei den *Ascomyceten* [Clausen (1907) bei *Pyronema confluens*, Stoppel (1907) bei *Eremascus fertilis*]. Andeutungen einer langdauernden Selbständigkeit der kopulierenden Kerne haben wir auch bei höheren Pflanzen,

so bei *Lilium Martagon* (Guignard 1890), bei *Pinus Strobus* (Ferguson 1904), bei *Cypripedium* (Pace 1907) und bei anderen *Orchideen* (Nawaschin 1900, 1906). Allbekannt sind die analogen Fälle aus dem Tierreiche, so z. B. bei *Cyclops* (Häcker 1902).

Die Zygotenmembranen bei den Mucorineen sind recht ausführlich von Vuillemin (1903) untersucht worden, weshalb sie auch zum Vergleich mit denen von *E. lactiflua* herangezogen werden können. Vuillemin unterscheidet bei ersteren fünf Schichten. Die innere (erste), dem Plasma unmittelbar anliegende Schicht, nennt er „la matrice de la membrane“. Diese Schicht ist bei *E. lactiflua* schwach entwickelt, anfangs sogar kaum zu unterscheiden. Erst nach Ausbildung der zweiten, der Knorpelschicht, bemerkt man an der Grenze letzterer und des Plasmas eine scharfe Linie, der sich von innen Plasmakörnchen anschmiegen (Taf. VII, Fig. 53; VIII, 61). Eine Isolierung dieser Schicht oder Farbendifferenzierung gelang nicht.

Die zweite Schicht Vuillemins, „l'assise cartilagineuse“, ist bei *E. lactiflua* gut entwickelt. Schon Vuillemin betont ihre Dicke, Elastizität und ihr Lichtbrechungsvermögen. Bei der Präparation sahen wir sie häufig in mehrere Schichten zerspalten (Taf. VII, Fig. 51). Die Porenkanäle Baccarinis habe ich nicht gesehen.

Die dritte Schicht, „la cuticelle mediane“, stellt ein dünnes, durch Schwefelsäure nachweisbares Häutchen dar.

Außer diesen dreien Zygotenmembranen (das Endosporium Lendners) sind bei den *Mucorineen* noch vorhanden: die vierte Schicht, „l'assise charbonneuse“, welche aus einer dicken, brüchigen und stark tingierbaren Substanz besteht, und die fünfte Schicht, „la cuticelle externe“, welche häufig nur in Bruchstücken die Oberfläche der Zygote bekleidet. Die beiden letzten Schichten nennt Lendner das Episporium, von denen die äußerste ihren Ursprung in der früheren Gametenmembran hat, die innere als Neubildung aufzufassen ist.

Vergleichen wir hiermit die Zygotenhüllen bei *E. lactiflua*, so erkennen wir leicht die zweite charakteristische Knorpelschicht wieder (l'assise cartilagineuse). Schwieriger ist die erste und dritte Schicht des Endosporiums zu unterscheiden. Als letztere wäre entweder die äußerste Lage der Knorpelschicht anzusehen, welche offenbar zuerst gebildet wird, die Mündung bisweilen schon sehr früh abschließt (Taf. V, Fig. 43) und beim Herausfallen des Zygoteninhalts häufig die eigentliche Zygotenmembran von innen als dünnes Häutchen bekleidet (vgl. S. 167), oder aber meine „äußere Zygotenmembran“ wäre selbst diese dritte Schicht Vuillemins. Ist dem so, dann würde das eigentliche Episporium Lendners bei *E. lactiflua* ganz fehlen und durch die Hyphenhülle ersetzt werden. Gegen diese Gleichstellung meiner „äußeren Zygotenmembran“ mit der dritten

Schicht *Vuillemin's* spricht aber der Umstand, daß es mir nicht gelungen ist, beim Hinaustreten des Gameteninhaltes in die Zygote einen Moment festzustellen, in dem das Plasma nackt gewesen wäre und dabei von sich aus eine neue Membran gebildet hätte. Es scheint mir daher richtiger, meine „äußere Membran“ der fünften Schicht *Vuillemin's* (*la cuticelle externe*) gleichzustellen, während die vierte Schicht (*l'assise charbonneuse*) fehlen würde. Letztere ist offenbar bei *E. lactiflua* funktionell durch die äußere Hyphenhülle ersetzt worden, welche die charakteristischen Wandverdickungen (Flammenkrone) aufweist und ebenso wie diese Farbstoffe stark aufspeichert. *Baccarini* (1903) betrachtet die dicke Innenschicht (meine innere Membran) der Ampullen als Sporenwand, während die äußere, seiner Meinung nach, die Membran der Ampulle oder Azygote vorstellt. Er hält die Ampulle für ein einsporiges, unbefruchtetes Oogonium, in dem die Spore der äußeren Oogoniumwand unmittelbar anliegt, ja mit ihr verwächst. Ein Analogon hierfür sieht er in den Oosporen der Gattung *Sclerospora* unter den *Peronosporaceen*, mit dem Unterschiede, daß dort die Oospore auf geschlechtlichem Wege entstanden ist. Einen analogen Fall in diesem Sinne hätten wir, wie mir scheint, auch bei *Chaetocladium* unter den *Mucorineen*, wo die Sporangien durch Einsporigwerden und Verwachsung der Membranen zu Konidien werden.

Das Gesagte genügt, wie ich glaube, um zu beweisen, daß zwischen *E. lactiflua* und verschiedenen Vertretern der *Phycomyceten* in bezug auf Cytologie und Morphologie gemeinsame Berührungspunkte vorhanden sind, so daß die Zuzählung unseres Pilzes gerade zu den *Phycomyceten* kaum Widerspruch finden dürfte. Jedoch wegen einiger Abweichungen von den bisher bekannten Untergruppen der *Phycomyceten*, muß *Endogone* eine besondere Untergruppe, die der **Endogoneae** bilden. Diese neue Untergruppe ist auch in biologischer Hinsicht interessant, da wir in ihr echte „*Fungi hypogaei*“ mit wirklichen Fruchtkörpern finden. Folglich beweist dieses wiederum die Richtigkeit der Ansichten von *Ed. Fischer* und meiner, daß zum Bestande der sogenannten „*Fungi hypogaei*“ sehr verschiedene und sogar miteinander nicht verwandte Pilze gehören, welche nur infolge gleichartiger Lebensbedingungen „unter der Erde“ eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit haben.¹⁾

Bevor wir nun auf die allgemeinere Frage über die Verwandtschaft der *E. lactiflua* mit den *Ascomyceten* eingehen, denen bis jetzt die Gattung *Endogone* angegliedert wurde, soll hier noch eingeschaltet werden die Untersuchung anderer *Endogone*-Arten, welche teils meiner Sammlung angehören, teils ebenfalls mir zugesandt worden waren.

¹⁾ Vergl. auch meine Abhandlung „Zur Entwicklung des Balsamien-Fruchtkörpers nebst Bemerkungen zur Verwandtschaft der Tuberineen (1910)“ und meinen Bericht hierüber auf dem XII. Kongreß russischer Naturforscher und Ärzte in Moskau 1909/10. (*Dnewnik* pag. 275.)

VI.

Andere *Endogone*-Arten.1. *Endogone macrocarpa* Tulasne (1851).

(Taf. VIII, Fig. 62—70; IX, 71—74.)

Synonyma: *Glomus macrocarpus* Tul. (1845); *E. pisiformis* Berk. and Broome (non Link).

Literatur: Schröter l. c. 1889, p. 260. — Ed. Fischer l. c. 1897, p. 125. — Saccardo, Sylloge fungorum VIII, p. 909, Nr. 3593. — Bucholtz, Beitr. z. Morph. u. System. d. Hypogaeen 1902, p. 81. — Zweiter Nachtrag l. c. 1908, p. 447.

Von dieser fast immer epigäischen Spezies lag nur unfixiertes Material vor, und zwar außer drei Alkoholpräparaten meiner in Rußland gefundenen Exemplare nur getrocknetes Herbarmaterial. Nichtsdestoweniger versuchte ich sowohl die Cytologie und Morphologie dieser Art aufzuklären als auch das vorhandene Material in systematischer Hinsicht einer vergleichenden Untersuchung zu unterziehen.

Der Fruchtkörper von *E. macrocarpa* ist gewöhnlich kleiner und regelmäßiger als bei *E. lactiflua* und hat eine deutliche Basis, an der sogar bei trocknen Exemplaren Erdpartikel haften. Die Chlamydosporen (Ampullen, Asci, Sporangien früherer Autoren) sind mehr oder weniger gleichmäßig im ganzen Fruchtkörper zerstreut; nur eine peripherische Schicht bleibt frei von ihnen. Deshalb bilden hier die dicht aneinander gedrängten Hyphen eine Art Peridie. Die Chlamydosporen entstehen an den Hyphenenden und ihren Verzweigungen. Die Hyphen sind leicht voneinander zu trennen und besitzen eine feste, aber dünne Membran. In ihrem Inhalt bemerkt man längs den Wänden zahlreiche Kerne. Es kommen bisweilen Hyphenvereinigungen vor (Taf. VIII, Fig. 68, 69), so daß das Plasma aus einer Hyphe in die andere übertreten kann. Eine solche Strömung des Plasmas ist schon längst bei den *Mucorineen* bekannt. Spuren hiervon sind sogar bei *E. macrocarpa* an totem, durch gewöhnlichen Alkohol fixiertem Material zu erkennen, wo das strömende Plasma, offenbar infolge anderer Konsistenz oder anderer chemischen Beschaffenheit, sich abweichend —, meist intensiver färbt, als das übrige Protoplasma (Taf. VIII, Fig. 64—67; IX, 74). Durch das bekannte Dreifarbengemisch färbt sich das strömende Plasma gelblich, das ruhende rötlich. Kongorot verleiht ersterem einen bläulichen, letzterem einen rein roten Farbenton. Sogar an einigen getrockneten Exemplaren waren Spuren dieser Strömung zu sehen. Unterschiede in der Plasmasubstanz sind wahrscheinlich auch der Grund von Querwandbildungen in den Hyphen. Diese Querwände sind allerdings recht selten und unregelmäßig angelegt, d. h. sie stehen nicht rechtwinkelig auf den Längswänden, sondern sind meist in der Stromrichtung vorgewölbt (Taf. VIII, Fig. 70; IX, 71). Infolge plötzlichen Überganges von stark gefärbtem Plasma zu schwach oder anders gefärbtem, kann die Grenzlinie

leicht als Querwand angesehen werden. In Alkoholmaterial ist diese Strömung an der Eintrittsstelle in die junge Chlamydospore am besten zu sehen. Die jungen Chlamydosporen entstehen als kleine kugelige oder birnförmige Anschwellungen der Hyphenenden (Taf. VIII, Fig. 62—64), in die das Protoplasma mit seinen zahlreichen kleinen Kernen nachdrängt (Taf. IX, Fig. 74). Die Zahl letzterer kann sich noch durch Teilung vergrößern, so daß die Gesamtzahl der Kerne in der jungen Chlamydospore eine sehr große ist. Der Plasmastrom reicht weit in die Chlamydospore hinein (Taf. VIII, Fig. 65, 66), besonders nach Färbung nimmt er die Form eines in die Chlamydospore drängenden Wurmes an (Fig. 66). Auch eine umgekehrte Richtung des Stromes kommt vor, wobei das Plasma aus der Chlamydospore in die Hyphe zurückkehrt (Fig. 64).

Die Wände der jungen Chlamydospore sind anfangs sehr dünn und zart, weshalb sie auch häufig durch die umliegenden älteren Chlamydosporen eingedrückt werden (Fig. 67). Das hineinströmende Plasma vergrößert allmählich den Turgor, so daß die Unregelmäßigkeiten der Membran sich endlich ausgleichen und die Chlamydospore eine Kugelform annimmt. Andere dagegen bleiben eingedrückt und zart, sogar in reifen Fruchtkörpern, was wohl die Ursache gewesen sein mag der wiederholten Literaturangaben über das Vorkommen von zarten Bläschen (*vesiculae*) neben typischen Chlamydosporen (*Asci*, *Sporangien* älterer Autoren). Die Membranverdickung der Chlamydospore beginnt mit dem Auftreten einer inneren, stark lichtbrechenden Schicht, die später knorpelig und elastisch wird, beim Schneiden mit dem Mikrotom aber leicht zerspringt. Diese Schicht nimmt zur Basis hin an Dicke etwas zu und reicht gewöhnlich bis in den Stiel hinein, hier allmählich (Taf. VIII, Fig. 68, 69; IX, 72) oder rasch (Fig. 71) dünner werdend. Zwischen Chlamydospore und Hyphe bleibt meist eine schmale Verbindung bestehen (Taf. VIII, Fig. 68; IX, 71). In einigen anderen Fällen entsteht zwischen den gegenüberliegenden Wandverdickungen eine Art Brücke, welche wie ein Pfropfen die Öffnung verschließt (Taf. VIII, Fig. 69; IX, 72). Diese Knorpelmembran wird immer dicker, färbt sich fast gar nicht und entspricht völlig der Knorpelschicht in den Zygoten bei *E. lactiflua*. An der Grenze zwischen Membran und Inhalt bemerkt man an reifen Chlamydosporen ein sehr dünnes, aber scharf abgegrenztes Häutchen (Taf. VIII, Fig. 69). In der Knorpelschicht wird nach Färbung eine schwache Schichtung wahrnehmbar, aber nur bei einigen untersuchten Exemplaren, so z. B. bei Nr. 18 aus Schlesien, konnte ich die von *Baccarini* angegebenen Porenkanäle sehen. Betrachtet man eine stark durch Saffranin oder Kongorot gefärbte Chlamydospore von außen, so bemerkt man eine große Zahl — ich zählte bis 40 auf einer Hälfte der äußeren Chlamydosporenwand — glänzender, ungefärbter und unregelmäßig verteilter Punkte. Im Querschnitt durch die Membran (Taf. IX, Fig. 73) entsprechen diesen Punkten helle, die Membran durchsetzende Linien. Nach außen verbreitern sie sich ein wenig. Es

ist kaum anzunehmen, daß es wirkliche Kanäle sind; sie scheinen mir wenigstens an beiden Enden geschlossen zu sein. Die äußere Membran typischer Chlamydosporen ist glatt und färbt sich intensiv; an einigen anderen Exemplaren hebt sie sich stellenweise von der Innenwand ab, so daß die Oberfläche rauh und undurchscheinend wird. Eine äußere Hyphenhülle fehlt.

Der Inhalt der reifen Chlamydospore ist reich an Fetttropfen (Taf. VIII, Fig. 68, 69); bisweilen kristallisiert sich in ihm eine schwarze Substanz. In allen Fällen, wo die Paraffineinbettung gelungen und dünne Mikrotomschnitte angefertigt waren, konnte durch entsprechende Färbung die Anwesenheit vieler Kerne festgestellt werden. Größere Kerne oder sogar Kernverschmelzungen, die auf stattgefundene Befruchtung hindeuten konnten, habe ich nicht gesehen. Daher glaube ich, daß man diese Chlamydosporen auch als Azygosporen betrachten kann. Hierauf deutet die Ähnlichkeit in der Membranbildung mit der von *E. lactiflua*. Es wäre interessant zu wissen, wie diese Chlamydosporen keimen. Das Vorkommen von vielen Poren in der Membran braucht nicht unbedingt auf die Bildung von vielen Keimschläuchen hinzudeuten. Es bleibt ebenfalls unbewiesen, ob hierbei im Innern Sporen gebildet werden. Wie schon oben (p. 150) erwähnt wurde, hat Schröter vergebliche Keimversuche angestellt. Er beobachtete „weder das Austreiben eines Mycelschlauches, noch die Bildung von Schwärmosporen“. Die hin und wieder von mir beobachteten Hyphenverschmelzungen unterhalb der Chlamydosporen dürften wohl schwerlich als ein die Befruchtung ersetzender Vorgang angesehen werden, besonders da typische Geschlechtsorgane, wie bei *E. lactiflua*, fehlen und die Chlamydosporen stets an den Enden der einzelnen Hyphen oder ihrer Verzweigungen entstehen (Taf. VIII, Fig. 67; IX, 72).

Die vielen mir zugesandten Muster aus den genannten Sammlungen boten mir günstige Gelegenheit, genauer die Größe und die Form der Chlamydosporen bei *E. macrocarpa* festzustellen. Zu diesem Zwecke wurden Präparate, wie in Abschn. II angegeben, angefertigt. Die Messungen wurden vorgenommen an Präparaten, welche nach Behandlung mit Kalilauge oder Milchsäure durch Kongorot gefärbt worden waren. Wie aus einigen vergleichenden Messungen in verschiedenen Medien, z. B. 24, 24 a, 24 b zu ersehen ist, quellen die Chlamydosporen ein wenig in Milchsäure auf und die Knorpelschicht der Membran nimmt durch Kalilauge an Dicke etwas zu. Dennoch waren diese Schwankungen so geringfügig im Vergleich mit den allgemeinen Größenschwankungen der Chlamydosporen, daß ich fernerhin stets in Kalilauge liegende Präparate zur Messung benutzte. Die nach dem Muster von *E. lactiflua* zusammengestellte Tabelle zeigt, daß die Chlamydosporen von *E. macrocarpa* sehr verschieden groß sind, im allgemeinen aber die Größe der Chlamydosporen bei *E. lactiflua* übertreffen (natürlich die Hyphenhülle ungerechnet). Die Möglichkeit ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß die von mir unter-

suchten Exemplare nicht alle zu einer Art gehören. So könnten z. B. Nr. 8, 9, 14, 15, 17, 20—23, welche abweichende Chlamydo-sporen mit dünnerer, gelblich-brauner und ungleichmäßiger Membran besitzen, eine andere Spezies bilden; doch das Vorkommen von allen Übergängen, z. B. Nr. 12, 16, 27, nimmt mir die Möglichkeit, eine solche Trennung vorzunehmen.

Die von K. L. Bruce auf Bahama gesammelte und im Pariser Museum befindliche *E. macrocarpa* gehört nicht zu dieser Art, sondern eher zu *E. lignicola* (siehe unten). Der von Ludwig gefundene und unter dem Namen von *E. macrocarpa* Tul. beschriebene Pilz ist, wie wir unten sehen werden, eine neue Spezies.

| Aufschriften auf den Etiketten und kurze Charakteristik | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Breite des Stieles | Anmerkung |
|---|------|---------------------|--------|----------------------|-----------------------|----------------------|
| | | Länge | Breite | | | |
| A. Literaturangaben. | | | | | | Alle Maße in μ . |
| 1. Tulasne (1851) l. c. p. 182 | | | | | | |
| a) typ. Form | . | 170 | 130 | — | — | |
| b) Übergangsform | . | 100 | 80 | — | — | |
| 2. Schröter (1889) l. c. p. 260 [übernommen von Hennings (1905)]. Fruchtkörper 4—8 mm groß. | Min. | 110 | 90 | — | — | |
| | Max. | 150 | 120 | — | — | |
| | Med. | 130 | 105 | — | — | |
| 3. Fischer, Ed. (1897) l. c. p. 125 | Min. | 120 | 138 | — | — | |
| | Max. | 230 | 180 | — | — | |
| | Med. | 175 | 159 | — | — | |
| 4. Bucholtz (1902) l. c. p. 81 | Min. | 100 | 90 | 7 | — | |
| | Max. | 151 | 130 | 9 | — | |
| | Med. | 125 | 110 | 8 | — | |
| 5. Baccarini (1903) l. c. p. 7. Fruchtkörper 2—8 mm. | . | 135 | 135 | — | — | |
| B. Material des Pariser Museums. | | | | | | |
| 6. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. Bois de Boulogne près Paris, leg. Tulasne 5 juin 1843. — Kleine, braune Bruchstücke enthalten typische, rund- liche, dickwandige Chlamydo- sporen; außerdem einige jün- gere, dünnwandigere. Knorpel- schicht in den Stiel übergehend, eine verengte Öffnung frei- lassend. Mycel ohne Quer- wände. | Min. | 104 | 96 | 6 | 12 | } in KOH. |
| | Max. | 152 | 144 | 8 | 18 | |
| | Med. | 132 | 120 | 7 | 14 | |

| Aufschriften auf den Etiketten und kurze Charakteristik | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Breite des Stieles | Anmerkung |
|--|------|---------------------|--------|----------------------|-----------------------|-----------|
| | | Länge | Breite | | | |
| 7. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. Hyères. Janv. 1845. — Ähnliche kleine graubraune Bruchstücke. Jün- geres Stadium mit zahlreichen, dünnwandigen, großen Chlamydosporen. Öffnung zum Stiel enger, spaltförmig. Im Stiel strömendes Plasma, bis- weilen vor demselben Quer- wände. | Min. | 132 | 116 | 4 | 8 | } in KOH. |
| | Max. | 156 | 140 | 6 | 16 | |
| | Med. | 141 | 130 | 5,8 | 11 | |
| 8. <i>Glomus macrocarpus</i> Tul. Vincen- nes, 10 fév. 1846. — Kleine, gelblichbraune Bruchstücke mit Erde. Sehr große, reife, braune Chlamydosporen. Darunter kleinere, jüngere Chlamydosporen. Beim Zer- platzen durch Druck tritt öl- reicher Inhalt heraus, was schon von Tulasne auf der Etikette vermerkt war. Nicht typisch. | Min. | 160 | 128 | — | 10 | |
| | Max. | 200 | 180 | — | 12 | |
| | Med. | 182 | 152 | 8 | 11 | |
| 9. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. (<i>Glo- mus macrocarpus</i> b. <i>aureus</i> Tul.). Bois Bouchet près Avig- non, 9-bre 1844. — Mit Erde vermischte Bruchstücke mit einzelnen, reifen, sehr gro- ßen, braunen Chlamydo- sporen; auch dünnwandigere und kleinere, darunter. Ty- pisches Mycel. Schlechtes Ma- terial, ähnlich der Nr. 8. Nicht typisch. | Min. | 172 | 168 | — | — | |
| | Max. | 200 | 192 | — | — | |
| | Med. | 186 | 180 | 12 | 16 | |
| 10. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. Rome, 2 octob. 1846, leg. M. Broome. — Sehr große, aber ty- pische Chlamydosporen; dar- unter dünnwandige. | Min. | 168 | 144 | 6 | 14 | |
| | Max. | 184 | 168 | 8 | 20 | |
| | Med. | 178 | 154 | 7 | 17 | |

| Aufschriften auf den Etiketten und kurze Charakteristik | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Breite des Stieles | Anmerkung |
|--|------|---------------------|------------|----------------------|-----------------------|-----------|
| | | Länge | Breite | | | |
| 11. <i>Glomus macrocarpus?</i> Hyères. X-bre, 1844, leg. Tulasne. — Graubraune Bruchstücke mit typischen dickwan- digen Chlamydosporen, auch jüngere darunter. Mycel ty- pisch. Öffnung zum Stiel breit oder geschlossen. | Min. | 120 | 108 | 6 | 14 | |
| | Max. | 172 | 136 | 8 | <u>20</u> | |
| | Med. | 139 | 119 | 7 | <u>16</u> | |
| 12. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. (= <i>En- dogone pisiformis</i> Berk. [non Link]). Devonshire [e coll. Desmazières 1863, Nr. 8]. — Die Vereinigung dieser bei- den Arten unternahm schon Tulasne (l. c.). Verhältnis- mäßig junges Exemplar mit vielen noch dünnwandigen Chlamydosporen. Ihre Ober- fläche ist rauh, wie mit Kristallen bedeckt. Hyphen recht dickwandig. | Min. | 144 | 144 | 4 | 14 | |
| | Max. | 168 | 168 | 6 | 18 | |
| | Med. | 156 | 152 | 5 | 15 | |
| 13. <i>Glomus</i> Forêt de Chinon près Ussé. Oct. 1841, leg. Tu- lasne. — Typisch mit großen, runden, dickwan- digen Chlamydosporen. Mün- dung offen. Mycel typisch. Auch dünnwandige Blasen (vesiculae) vorhanden. Ähnlich den Exemplaren aus Michai- lowskoje (Nr. 25). | Min. | 116 | 112 | 8 | 10 | in KOH. |
| | Max. | 180 | 140 | <u>14</u> | 16 | |
| | Med. | 148 | 128 | <u>10</u> | 14 | |
| 14. <i>Glomus?</i> Avignon 1844, leg. Tu- lasne. — Dünnwandige, rund- liche Chlamydosporen mit kaum rauer Oberfläche. Im Inhalt schwarze Excrete. Nicht typisch. | Min. | <u>88</u> | <u>80</u> | <u>2</u> | 10 | |
| | Max. | <u>124</u> | <u>104</u> | <u>4</u> | 14 | |
| | Med. | 108 | 94 | 3 | 12 | |
| 15. <i>Glomus?</i> In quercetis prope Ol- biam 1844. — Rundliche, dünnwandige, rauhe Chlamydosporen. Im Inhalt schwarze Excrete. Mycel ty- pisch. Nicht typische Form. | Min. | 108 | 100 | — | 12 | |
| | Max. | 128 | 120 | — | 14 | |
| | Med. | 117 | 111 | 4 | 13 | |

| Aufschriften auf den Etiketten und kurze Charakteristik | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Breite des Stieles | Anmerkung |
|--|------|---------------------|------------|----------------------|-----------------------|---|
| | | Länge | Breite | | | |
| 16. <i>Endogone</i> Northamptonshire. Nov. 1845. — Große runde Chlamydosporen mit Knorpel- schicht und sehr unebener Oberfläche. | Min. | 180 | 180 | — | — | } |
| | Max. | 200 | <u>200</u> | — | — | |
| | Med. | 190 | <u>190</u> | 6 | 16 | |
| C. Material des Berner Institutes. | | | | | | |
| 17. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul.? Pils- nitz bei Breslau 1888, com. L. Becker. — Hauptsächlich Erde, untermischt mit gelb- braunen, dickwandigen Chla- mydosporen. Mycel ohne Quer- wände, verästelt. Nicht typisch. | Min. | 136 | 136 | — | — | } |
| | Max. | 164 | 164 | — | — | |
| | Med. | 160 | 160 | — | — | |
| 18. <i>Endogone?</i> Ramsern bei Breslau. Oderdaus 6. X. 1889, com. L. Becker. — Typische Form mit kleinen, dickwan- digen, mit Poren ver- sehenen Chlamydosporen. Stiele lang. Oberfläche etwas rauh. | Min. | 92 | 92 | — | 16 | } in KOH. |
| | Max. | 112 | 104 | — | <u>20</u> | |
| | Med. | 101 | 100 | 8 | <u>17</u> | |
| 19. <i>Endogone?</i> Oswitz bei Breslau, 8. VII. 90, com. L. Becker. — Typische Form mit rundlichen, glatten Chlamydo- sporen. Stiele recht breit. Eingang zur Chlamydospore eng, aber offen. Mycel typisch. | Min. | 106 | 88 | 4 | 16 | } |
| | Max. | 128 | 116 | 6 | <u>20</u> | |
| | Med. | 114 | 104 | 5 | 18 | |
| 20. <i>Endogone?</i> Ramsern, Oderwald, 29. IX. 90, com. L. Becker. — Große, dünnwandige Chlamydosporen mit grubig- netziger, rauher Oberfläche. Mündung offen. Nicht ty- pisch. | Min. | — | — | — | — | } |
| | Max. | — | — | — | — | |
| | Med. | 200 | <u>200</u> | — | — | |
| 21. <i>Endogone?</i> Ramsern bei Breslau, Oderwald, 29. IX. 1890, com. L. Becker. — Große, dünn- wandige Chlamydosporen mit rauher Oberfläche. Nicht typisch. | Min. | — | — | — | — | } 20—23 in KOH. gehören zu einer Form. |
| | Max. | — | — | — | — | |
| | Med. | 160 | 148 | — | <u>20</u> | |

| Aufschriften auf den Etiketten und kurze Charakteristik | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Breite des Stieles | Anmerkung |
|--|------|---------------------|--------|----------------------|-----------------------|---|
| | | Länge | Breite | | | |
| 22. <i>Endogone?</i> Ramsern bei Breslau, Oderwald, 29. IX. 1890, com. L. Becker. — Große, bräunliche, etwas rauhe Chla- mydosporen, untermischt mit Erde. Auch junge vorhanden. Nicht typisch. | Min. | 184 | 160 | — | — | } 20—23 in KOH. gehören zu einer Form. |
| | Max. | 200 | 168 | — | — | |
| | Med. | 191 | 164 | 8 | — | |
| 23. <i>Endogone?</i> Ramsern b. Breslau, Oderwald, 29. IX. 1890, com. L. Becker. — Große, bräun- liche, rauhe Chlamydosporen. Nicht typisch. | Min. | 168 | 148 | — | — | } |
| | Max. | 200 | 176 | — | — | |
| | Med. | 184 | 168 | — | — | |
| D. Material der Turiner Sammlung. | | | | | | |
| 24. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. — R. Orto botanico, Firenze. Sui vasi di Psidium. 2. 1900 leg. O. Mattiolo. — Gelbliche Fruchtkörper 3—4 × 2—3 mm groß, von oben etwas ab- geflacht. Am Grunde Erdreste. Typische Form. | Min. | 96 | 88 | 6 | — | } in Wasser. |
| | Max. | 128 | 116 | 8 | — | |
| | Med. | 109 | 102 | 7 | — | |
| 24 a. Desgl. | Min. | 92 | 84 | 6 | 6 | } in KOH. |
| | Max. | 112 | 108 | 10 | 8 | |
| | Med. | 104 | 97 | 8 | 7 | |
| 24 b. Desgl. | Min. | 108 | 88 | 6 | — | } in Milch- säure, darauf in KOH. |
| | Max. | 128 | 128 | 10 | — | |
| | Med. | 117 | 105 | 7 | — | |
| E. Material meiner Sammlung. | | | | | | |
| 25. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. Mi- chailowskoje 17. VIII. 1899. — Fruchtkörper ca. 7 mm im Durchm., graubraun. Reife, typische Form. | Min. | 100 | 92 | 6 | 10 | } in KOH. |
| | Max. | 152 | 128 | 10 | 16 | |
| | Med. | 127 | 110 | 8 | 13 | |
| 26. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. Mi- chailowskoje, 28. VIII. 1907. — Fruchtkörper ca. 4 mm im Durchm., jünger als 25, mit dünnwandigeren Chlamydo- sporen. Typische Form. | Min. | 92 | 76 | 6 | 12 | } |
| | Max. | 112 | 108 | 8 | 18 | |
| | Med. | 106 | 92 | 6,5 | 14 | |

| Aufschriften auf den Etiketten und kurze Charakteristik | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Breite des Stieles | Anmerkung |
|--|------|---------------------|--------|----------------------|-----------------------|----------------------------|
| | | Länge | Breite | | | |
| 27. <i>Endogone macrocarpa</i> Tul. Sege- wold, Livland, IX. 1900. — Kleines Bruchstück mit größe- ren und auch jüngeren Chla- mydosporen. | Min. | 136 | 132 | 8 | 8 | } in Glycerin- Gelatin. |
| | Max. | 160 | 152 | 10 | 10 | |
| | Med. | 149 | 140 | 8,5 | 9 | |
| Äußerste Größengrenzen | Min. | 88 | 76 | 2 | 6 | |
| | Max. | 230 | 200 | 14 | 20 | |
| Generalmittel | Min. | 100 | 92 | 3 | 7 | |
| | Max. | 200 | 200 | 12 | 20 | |
| | Med. | 144,5 | 131 | 7 | 14 | |

2. *Endogone microcarpa* Tulasne (1851).

(Tafel IX, Fig. 75, 76.)

Synonyma: *Glomus microcarpus* Tul. (1845).

Literatur: Schröter, l. c. p. 260 pr. p. — Ed. Fischer,
l. c. p. 125 pr. p. — Saccardo, Sylloge fungorum
VIII, p. 909, Nr. 3592.

Diese gute Art, welche zuerst von Tulasne (1851) beschrieben wurde, muß in ihrem früheren Umfange restituiert und nicht, wie es Schröter (l. c.) getan und Ed. Fischer (l. c.) vermutet, mit *E. pisiformis* Link vereinigt werden. Die Untersuchung der Original Exemplare von Tulasne im Pariser Herbar ergab, daß *E. microcarpa* leicht von den übrigen *Endogone*-Arten durch die geringe Größe ihrer Chlamydosporen zu unterscheiden ist. Die Fruchtkörper sind offenbar nicht sehr klein, da ein italienisches Exemplar ca. 10 mm im Durchmesser hat. Der Pilz ist sandfarben und wird dunkler beim Anfeuchten. Die Chlamydosporen haben lange Stiele, die in ungegliederte Hyphen übergehen. Die äußere Membran der Chlamydospore geht unter Verengung der Mündung in die Stielwand über. Der Inhalt ist gleichmäßig körnig (Taf. IX, Fig. 75). An einem gefärbten Mikrotomschnitt waren viele Kerne in der Chlamydospore zu sehen. Die Knorpelschicht ist nicht völlig geschlossen, sondern läßt zum Stiel hin einen schmalen Spalt offen. Die Wandverdickung der Chlamydospore erstreckt sich teilweise auf den Stiel (Fig. 76). Die Knorpelschicht färbt sich intensiv durch Saffranin, während die äußere sowie die Hyphenmembran von Gentianaviolett eine bläuliche Färbung annehmen. Die Chlamydosporen von *E. microcarpa* unterscheiden sich von denen der *E. macrocarpa* hauptsächlich durch ihre Dimensionen, welche auch bei den größten Sporen (48 μ) nicht die der kleinsten (88 μ) von *E. macrocarpa*

erreichen. Dieser Unterschied ist besonders in die Augen springend, wenn wir Fig. 71 und 75 vergleichen, welche bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Die größeren Angaben von Schröter und Ed. Fischer sind fraglich, da es unklar ist, ob beide Autoren die echte *E. microcarpa* vor sich gehabt oder ob sie dieselbe mit *E. pisiformis* verwechselt haben. Was meine Angabe über das Vorkommen von *E. microcarpa* in Rußland anbetrifft, (vgl. Bucholtz, Beiträge zur Morph. usw. 1902, p. 81 [sub nom. *E. pisiformis* Link] und Tab. II, Fig. 13; V, 4), so erwies sich der erwähnte Pilz bei neuer genauerer Untersuchung als eine ganz neue Art *E. Ludwigii* mihi, deren Beschreibung auf der nächsten Seite folgt.

Eine Zusammenstellung der gefundenen Maße ist nach Muster der früheren Arten in folgender Tabelle gegeben:

| Aufschrift auf den Etiketten | | Chlamydo- sporen | | Dicke der Membran | Anmerkung |
|---|------|---------------------|--------|----------------------|-----------|
| | | Länge | Breite | | |
| A. Literaturangaben. | | | | | |
| 1. Tulasne (1851) l. c. p. 182 . | . | 40 | 30 | — | |
| ? 2. Schröter (1889) l. c. p. 260 | Min. | 50 | 40 | — | |
| | Max. | 90 | 50 | — | |
| | Med. | 65 | 45 | — | |
| ? 3. Ed. Fischer (1897) l. c. p. 125. | Min. | 50 | 40 | — | |
| | Max. | 80 | 70 | — | |
| | Med. | 65 | 55 | — | |
| B. Material aus der Pariser Sammlung. | | | | | |
| 5. <i>Endogone microcarpa</i> Tul. Vincennes, 1844. | Min. | 40 | 36 | 6 | } in KOH. |
| | Max. | 48 | 47 | 7 | |
| | Med. | 44 | 40 | 6,1 | |
| 6. <i>Endogone microcarpa</i> Tul. Paris . | Min. | 40 | 38 | 6 | |
| | Max. | 48 | 44 | 8 | |
| | Med. | 44 | 40 | 6,4 | |
| 7. <i>Endogone microcarpa</i> Tul. Italia 1846. | Min. | 42 | 38 | 6 | |
| | Max. | 48 | 44 | 7 | |
| | Med. | 45 | 42 | 6,3 | |
| Äußerste Größengrenzen (excl. Nr. 2 u. 3). | Min. | 40 | 30 | 6 | |
| | Max. | 48 | 47 | 8 | |
| Generalmittel (excl. Nr. 2 u. 3) . . | Min. | 40,6 | 35,5 | 6 | |
| | Max. | 48 | 45 | 7,3 | |
| | Med. | 44 | 40 | 6,6 | |

3. *Endogone Ludwiggii* nov. sp.

(Taf. IX, Fig. 77—87.)

Literatur: Bucholtz, Beitr. z. Morph. u. System. d. Hypogaeen 1902, p. 81 (sub *E. pisiformis* Link) u. Tab. II, Fig. 13, Tab. V, Fig. 4. — Ludwig, F., Entomologische Mitteilungen (51. u. 52. Jahresber. d. Gesellsch. v. Freunden d. Naturw. in Gera, Reuß (Sep.-Abz. p. 6, 7) [sub *E. macrocarpa* Tul.].

Diese von mir zuerst im Jahre 1900 in Kemmern in Livland gefundene Art hielt ich anfänglich für *E. microcarpa* (= *E. pisiformis* Link). Jedoch, nachdem ich gutes, obgleich auch getrocknetes Material desselben Pilzes von Prof. F. Ludwig aus Thüringen erhalten hatte, überzeugte ich mich, daß hier eine ganz neue Spezies vorliegt, welche mit erster Art nur die Größe der Vermehrungsorgane gemein hat. Diese äußerst kleine Form der Gattung *Endogone* besitzt echte Zygoten und folglich auch Befruchtungsorgane.

Beim Übersenden seines Materials lenkte Prof. F. Ludwig meine Aufmerksamkeit auf eine entomologische Notiz, in welcher er seinen Fund kurz beschreibt (siehe Literatur). Er hatte auch nicht die neue Art erkannt und zog sie nach einigem Schwanken zuerst zu *E. pisiformis* Link, dann aber zu *E. macrocarpa* Tul. Das größte Interesse gewinnt aber diese Notiz Ludwigs dadurch, daß in ihr außer einer kurzen Beschreibung des Pilzes und des Fundortes eine beiläufige Angabe vorhanden ist, die auf die Möglichkeit eines Befruchtungsprozesses bei dieser Art hindeutet. Er schreibt hierüber: „Als ich am 17. Oktober das Nonnengebiet beging, fand ich auf den Boden dicht bedeckenden Nonnenkot in weitester Verbreitung, stellenweise den Boden gelbfärbend, einen sonst seltenen und merkwürdigen Pilz, *E. macrocarpa* Tul. Die Schüptitzer Exemplare erreichen nur selten Erbsengröße, erscheinen bei feuchter Witterung gelb bis orangefarben, in der Trockenheit mit weißlicher Rinde, sind unregelmäßig rundlich, vielfach mit gehirnförmigen Windungen versehen, nur hier und da mit einem grünlichen Schimmer, nie aber braun gefärbt. Sporenbildung in den Schläuchen konnte ich an den im Oktober gesammelten Exemplaren ebensowenig wie an den am gleichen Standort nach Wegtauen der Schneedecke am 28. Dezember gesammelten Fruchtkörpern beobachten. Sie scheint erst im Frühjahr einzutreten. Auch die auf Blumentöpfen im Zimmer weiter kultivierten Fruchtkörper, die ich am 28. Dezember erntete und die noch jetzt Ende Februar frisch gelborange sind, zeigen nur teilweise eine Vermehrung der Kerne als ersten Anfang der Sporenbildung. Die Schläuche schienen mir nach den ersten Befunden, von *Dipodascus* ähnlichen Initialen zu entspringen (Sexualität?)“¹⁾ [l. c.].

Diese interessante Notiz und besonders die letzten Worte Ludwigs haben sich, wie wir sehen werden, bewahrheitet.

¹⁾ Gesperrt von mir.

Wenden wir uns nun zur Beschreibung dieser Art auf Grund der Untersuchung meines Exemplares und der mir von Prof. F. L u d w i g zugeschickten Original Exemplare.

Ein ca. 5 mm großer Fruchtkörper war von mir in einem Nadelwald Kemmerns unterirdisch gefunden worden. Er war, sowie auch die Thüringer Exemplare von halbkugeliger Gestalt, mit der konkaven Seite zum Substrat gerichtet, in dem Reste vom Chitinpanzer der Raupen vorhanden waren. Trocken erschienen sie wie weiß bestäubt, befeuchtet wurden sie hellgelb. Der Grund hierfür liegt im Bau des Fruchtkörpers, dessen Peripherie aus eigenartigen Hyphen besteht, welche die flaumige Oberfläche bilden. Diese Hyphen haben eine dicke Membran, sind stark verzweigt und laufen in haarförmige Spitzen aus (Taf. IX, Fig. 77); sie färben sich intensiv durch Kongorot. Am Grunde und im Zentrum des Fruchtkörpers sind die Hyphen breiter und sehr unregelmäßig; sie haben stellenweise Verbreiterungen mit körnigem Inhalt (Fig. 78). Die Zygoten sind sehr klein und dickwandig. Am Grunde derselben sieht man zwei, meist abgerissene Anhängsel, welche sich als Kopulationsäste erwiesen (Fig. 79, 80). Diese schon von L u d w i g bemerkten Anhängsel (siehe oben) bestehen aus leeren Gameten und ihren Suspensoren und unterscheiden sich in der Breite kaum von den gewöhnlichen Hyphen. Aus diesem Grunde sind sie schwer zu bemerken. Ebenso schwer ist es, die Kopulationsöffnung und den Eingang zur Zygote zu finden. Am gegenüberliegenden Ende, aber zuweilen auch etwas seitlich, ist eine helle, dünnere Stelle in der Membran vorhanden, welche offenbar die Bedeutung eines Keimporus hat. Der Inhalt der Zygote, zusammen mit der dicken Knorpelschicht, löst sich leicht von der äußeren Membran und fällt nach Art einer Spore heraus. Diese letztere besitzt am Scheitel eine Papille, welche dem Keimporus entspricht. Das andere, nahe den Gameten befindliche Ende ist leicht abgestumpft. Eine solche isolierte „Spore“ ist auf Fig. 81 abgebildet. Zwischen die äußere und knorpelartige Schicht schiebt sich zuweilen eine Substanz, welche den Inhalt aus der äußeren Membran hinausdrängt, so wie es Fig. 82 zeigt, wo die Rißstelle am Grunde der Zygote liegt.

Um den cytologischen Bau der Zygote kennen zu lernen wurden Mikrotomschnitte angefertigt, welche nach Färbung deutlich erkennen ließen, daß in der Zygote nur zwei recht große oder ein großer Kern vorhanden ist, der durch Verschmelzung beider entstanden war. Der protoplasmatische Inhalt hatte bei den Thüringer Exemplaren meist eine netzartige Struktur, und im Zentrum bemerkte man den einzigen (Fig. 83) oder zwei noch nicht verschmolzene Kerne (Fig. 84). Seltener war der Inhalt körnig (Fig. 85). Die Knorpelschicht stand stellenweise von der äußeren Membran ab und spaltete sich ihrerseits in Schichten. Meine Exemplare aus Livland gaben ähnliche Bilder mit vereinten oder noch unvereinten Kernen (Fig. 86, 87). Das Protoplasma bestand hier gleichsam aus kleinen Tröpfchen. Auch Membran-

spaltung fand statt. Um die äußere Membran der Zygote legen sich bisweilen einige Hyphen, bilden jedoch keine wirkliche Hülle wie bei *E. lactiflua*.

Folglich besitzen *E. Ludwigii* mihi und *E. lactiflua* Berk. echte, geschlechtlich entstandene Zygoten, aber *E. Ludwigii* unterscheidet sich von *E. lactiflua* nicht nur durch ihre Zygotengröße, sondern auch durch das Fehlen einer Hyphenhülle und durch die dünnen Kopulationsäste.

| Zygotengröße (in Mikromillim.) | | Zygote | | Membran- dicke | Anmerkung |
|--|------|--------|--------|-------------------|--|
| | | Länge | Breite | | |
| 1. Material aus Thüringen (Schüptitz). | Min. | 34 | 27 | 3 | } nach Präparaten in Kanada- balsam. |
| | Max. | 53 | 38 | 4 | |
| | Med. | 44 | 33 | 3,3 | |
| 2. Material aus Livland (Kemmer). | Min. | 44 | 30 | 3,8 | |
| | Max. | 53 | 40 | 5,7 | |
| | Med. | 48 | 37 | 4,4 | |

Descriptio speciei novae:

Fungillus rotundatus, fornicatus, subtus leve excavatus, extus albidus, pruinosis, statu humido intus luteolus, 1—5 mm diam., confertus, saepe confluens. Peridii hyphae ramosissimae, in acumina filiformia attenuatae, membrana crassa praeditae. Gleba compacta, zygotis dense completa. Zygotae membrana subcrassa, poris propagationis una vel duabus et ramis copulationis adhaerentibus praedita. Membrana interna (cartilaginea) saepe ab externa discreta, spora modo evolvens, papillosa. Zygotae magnitudo 34—53 × 27—40 μ ; membranarum crassitudo 3—6 μ .

Habitatio. In pinetis subterraneus vel in excrementis Liparidis Monachae insidens. In Thuringia Germaniae X. 1909 legit cl. prof. F. Ludwig; in Livonia Rossiae VIII, 1900 ipse legi.

Nota. *E. pisiformis*, descripta in: Bucholtz, Beitr. z. Morph. u. Syst. d. Hypogaeen, 1902, p. 81 et *E. macrocarpa*, descripta in: Ludwig, Entomologische Mitteilungen (l. c.) ad hanc speciem apertinent.

4. *Endogone pisiformis* Link (1809).

(Taf. X, Fig. 88—96.)

Exsicc.: Rabenhorst, Fungi europaei Nr. 2516 sub *Endogone microcarpa* Tul.

Literatur: Schröter l. c. p. 260 pr. p. — Ed. Fischer l. c. p. 125 pr. p. — Saccardo, Sylloge fungorum VIII, Nr. 3594.

Der Namen *E. pisiformis* muß, meiner Meinung nach, für diejenige Art reserviert bleiben, bei welcher schon von Link Sporangien und Sporen (Sporidien) bemerkt und darauf von

E d. F i s c h e r auf Grund der Exemplare in R a b e n h o r s t , Fungi europaei Nr. 2516, beschrieben wurde. Bei der Durchsicht des Originalpräparates von E d. F i s c h e r und der Muster aus dem oben erwähnten Exsiccatenwerk, die ich aus der Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg und von der Universität Charkow erhielt, konnte ich mich davon überzeugen, daß dieser Pilz sehr leicht von den anderen *Endogone*-Arten durch seine dünnwandigen Sporenbehälter unterschieden werden kann. Hierdurch ist auch die Abgrenzung von *E. microcarpa* Tul. gerechtfertigt. Bei L i n k (l. c.) suchen wir vergebens einen Hinweis auf eine dicke Membran. Dieselbe wird nur mit „membranacea“ bezeichnet. T u l a s n e (1851, p. 183) sagt ebenfalls nichts über die Membrandicke. Erst S c h r ö t e r (l. c.) und E d. F i s c h e r (l. c.) behaupten, nachdem sie irrtümlicherweise *E. pisiformis* Link und *E. microcarpa* vereint hatten, daß die Membran dick sei, was aber nur auf die eigentliche *E. microcarpa* Tul. bezogen werden kann. Diejenigen Präparate aus dem Berliner Botanischen Garten (Herb. Magnus), auf welche sich E d. F i s c h e r bei seiner Beschreibung beruft (l. c. p. 126), gehören wahrscheinlich auch nicht zu *E. pisiformis*, sondern zu einer anderen Art, soweit dieses nach einem mir zugeschickten Präparat E d. F i s c h e r s mit der Aufschrift „*Endogone microcarpa* Tul. (Rixensart, Herb. Magnus)“ beurteilt werden kann. Wie schon oben erwähnt war (p. 194), ist mein Pilz aus Livland ebenfalls keine *E. pisiformis* Link, sondern *E. Ludwigii* mihi und schließlich haben die Exemplare aus der Akademie der Wissenschaften zu Petersburg unter der Bezeichnung „*E. pisiformis* Link, leg. et det. Mágócsy-Dietz, Hungaria: Budapest Nr. 210“ nichts mit *Endogone* gemein, worauf schon B a c c a r i n i (1903, p. 3) hingewiesen hatte. B a c c a r i n i glaubt aber auch die im R a b e n h o r s t schen Exsiccatenwerk unter der Bezeichnung *E. microcarpa* Tul. Nr. 2516 herausgegebenen und von C e s a t i bei Neapel gefundenen Exemplare nicht *Endogone* zuzählen zu dürfen, sondern will sie der Familie der *Mortierellaceen* aus der Gruppe der *Mucorineen* einreihen. Ich halte diese Ausscheidung für verfrüht, da wir jetzt wissen, daß *Endogone* dem Befruchtungsvorgange nach überhaupt den *Mucorineen* nahesteht und außerdem andere Arten, wie *E. lignicola* Pat. und *E. (Paurocotylis) fulva* (Berk.), sich durch ihre dünnwandigen Ampullen (Sporangien?) sehr wenig von *E. pisiformis* Link unterscheiden.

Die von mir untersuchten Exemplare erwiesen sich als kleine weißlich-gelbliche Fruchtkörper, die an einer Seite dem Substrat anhafteten. Hier bildet sich in Form eines Stieles oder wenigstens in Form eines basalen Polsters ein recht dichtes Pseudoparenchym aus. Von dieser Basis strahlen garbenförmig ungegliederte, vielkernige Hyphen nach allen Seiten (Taf. X, Fig. 88). Die Enden dieser Hyphen schwellen an und verwandeln sich in vielkernige Sporangien (Fig. 89). Das dichte vielkernige Protoplasma strömt ganz wie bei den Chlamydosporen von *E. macrocarpa* in diese jungen Sporangien, was auch noch recht gut an getrockneten

Exemplaren zu sehen ist (Fig. 90). Die Kerne teilen sich hierbei intensiv, worauf ihre langgestreckte Form oder das nahe Zusammenliegen je zweier Kerne hindeuten. Figuren der Kernteilung konnte ich nicht beobachten. Henckel (1906) sah ähnliche Erscheinungen in den Sporangienträgern bei den *Mucorineen* und vermutet hier eine vereinfachte karyokinetische Teilung. In einigen Fällen kommt auch eine doppelte Sporangienbildung vor (Fig. 91), bei der die obere Zelle schließlich von der unteren getrennt wird. Die Sporangien sind lange Zeit zu ihrem Stiel hin offen; zuweilen bildet dichteres Protoplasma eine Art Pfropfen. Auch nach der Sporenbildung wird diese Öffnung nicht immer durch eine besondere Querwand geschlossen (Fig. 92, 94). In anderen Fällen ist eine solche Querwand deutlich sichtbar (Fig. 93, 95). Die Sporenbildung vollzieht sich durch Zerklüftung des Sporangieninhaltes in unregelmäßige Partien, wobei dieser Prozeß an der Peripherie beginnt und anfangs im Zentrum noch unzerklüftetes Protoplasma übrig läßt (Fig. 93). Zuletzt ist der ganze Sporangieninhalt in Partien geteilt, welche durch gegenseitigen Druck polyedrisch werden. Dieses beobachtete schon E. d. Fischer (l. c.). Einige Partien bleiben unentwickelt und färben sich intensiv (Fig. 94). Die anderen teilen sich offenbar weiter, so daß das Sporangium zuletzt von ziemlich gleichgroßen Sporen angefüllt ist, welche voneinander durch dünne Membranen getrennt sind (Fig. 95). In jeder jungen Spore befinden sich mehrere Kerne. Zuweilen nimmt auch der obere Teil des Stieles an der Sporenbildung teil (Fig. 92). Die Sporangienwand bleibt die ganze Zeit dünn und biegsam, worauf die Deformationen beim Einbetten in Paraffin hinweisen (Fig. 95). Über das weitere Schicksal der Sporen konnte ich nichts feststellen.

Ein Vergleich dieser Sporenbildung in den Sporangien von *E. pisiiformis* Link mit der Sporenbildung bei denjenigen *Mucorineen*, bei welchen die Basis des Sporangienträgers ebenfalls von einem Hyphengeflecht verhüllt ist, zeigt eine große Übereinstimmung. Ob aber bei unserem Pilz Chlamydo-sporen oder sogar Zygoten vorhanden sind, bleibt unbekannt. Der Pilz ist offenbar sehr klein. Die Sporangiengröße schwankt sehr bedeutend, wie folgende Zahlen (in μ) zeigen:

| Material aus Rabenhorst, Fungi europaei Nr. 2516 | | Sporangien | | Membran- dicke | Stielbreite | Anmerkung |
|---|------|------------|--------|-------------------|-------------|-----------|
| | | Länge | Breite | | | |
| 1. Glyzerinpräp. von Prof. E. d. Fischer. | Min. | 68 | 63 | — | — | } in KOH. |
| | Max. | 95 | 85 | — | — | |
| | Med. | 83 | 74 | 3 | — | |
| 2. Aus der Petersburger Akademie der Wissenschaften. | Min. | 64 | 56 | — | 8 | |
| | Max. | 88 | 88 | — | 12 | |
| | Med. | 70 | 64 | 3 | 9 | |

| Material aus Rabenhorst, Fungi europaei Nr. 2516 | | Sporangien | | Membran- dicke | Stielbreite | Anmerkung |
|---|------|------------|-----------|-------------------|-------------|-----------|
| | | Länge | Breite | | | |
| 3. Aus der Universität Charkow. . . | Min. | 80 | 48 | — | — | } in KOH. |
| | Max. | 116 | 68 | — | — | |
| | Med. | 89 | 61 | 2 | 8 | |
| Äußerste Größengrenzen | Min. | <u>64</u> | <u>48</u> | <u>2</u> | <u>8</u> | |
| | Max. | <u>116</u> | <u>88</u> | <u>3</u> | <u>12</u> | |
| Generalmittel | Min. | 71 | 56 | — | — | |
| | Max. | 100 | 80 | — | — | |
| | Med. | 85 | 68 | 2,6 | 8,5 | |

5. *Endogone lignicola* Pat. (1902), *E. (Paurocotylis) fulva* (Berk.)
und andere Arten.

(Taf. X, Fig. 97—99, 100—104.)

Literatur: Vgl. Historisches, Abschn. I.

Unter dem Namen *E. lignicola* beschrieb Patouillard (1902) einen Pilz aus Guadeloupe (gef. 1900), der sich auch unter den mir aus Paris zugesandten Herbarexemplaren befand. Durch den gleichmäßigen Bau seines gelbbraunen Fruchtkörpers ist diese Art leicht von den vorher beschriebenen zu unterscheiden. Der Pilz läßt sich mit dem Mikrotom leicht schneiden. Die gelblichen Sporangien (?) sind mit einer festen, aber verhältnismäßig dünnen, ein wenig rauhen Membran bekleidet. Stiel und Sporangium (?) sind durch eine Querwand getrennt (Taf. X, Fig. 97, 98). Ersterer ist meist leer, das Sporangium (?) aber angefüllt von einem gleichmäßig körnigen, gelblichen Plasmahalt. Gefärbte Mikrotomschnitte zeigten viele kleine Kerne im Inhalt und eine dreischichtige Membran. Die mittlere, dickste Schicht färbt sich stark durch Saffranin, die innere, dünnste wird von Gentianaviolett bläulich und die äußere, ebenfalls dünne, ist uneben, wodurch die rauhe Oberfläche des Sporangiums (?) sich erklärt. Fürs erste bleibt es dahingestellt, ob wir es hier mit einem Sporangium oder mit einer dünnwandigen Chlamydospore zu tun haben. In Kalilauge werden die trocken und in Wasser länglichen Sporangien (?) rundlich, wie es aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

| Material aus dem Museum zu Paris | | Sporangium ? | | Membran- dicke | Stiel- breite |
|-------------------------------------|------|--------------|--------|-------------------|------------------|
| | | Länge | Breite | | |
| 1. In Wasser | Min. | 84 | 76 | — | 8 |
| | Max. | 136 | 92 | — | 16 |
| | Med. | 107 | 82 | 4 | 11 |
| 2. In Kalilauge | Min. | 92 | 72 | — | 8 |
| | Max. | 120 | 108 | — | 14 |
| | Med. | 105 | 87 | 4 | 7 |

Zu dieser Art gehört wahrscheinlich auch ein Exemplar des Pariser Museums ohne besondere Etiketle, welches mitten unter den Exemplaren von *E. macrocarpa* lag. Innerhalb der Papierumhüllung finden sich die mit Bleistift geschriebenen Worte „(*Endogone macrocarpus* je pense) L. Bruce, Bahama“. In Farbe und Konsistenz ist dieser Pilz der *E. lignicola* Pat. und *E. fulva* (Berk.) äußerst ähnlich. Die Sporangien (?) sind ebenfalls dünnwandig, aber noch etwas schmaler als bei *E. fulva*. Sie sind auch vielkernig. Ihre Maße betragen:

Sporangienlänge 76—112 μ , durchschn. 89 μ .

Sporangienbreite 48—56 μ , durchschn. 52 μ .

Membrandicke 2 μ .

Stielbreite ca. 6 μ .

Da der Pilz ebenfalls in Zentralamerika gefunden ist, so gehört er wahrscheinlich auch zu *E. lignicola* Pat.

E. (Paurocotylis) fulva (Berk.) [cfr. Patouillard (Bull. Soc. Mycol. de France 1903)] fand ich ebenfalls in der Pariser Sendung aber ohne Fundortangabe, jedoch mit der Bemerkung „part du type“. Der Fruchtkörper hat einen Durchmesser von ca. 7 mm und eine gelbliche Färbung. Außen ist eine deutliche Rindenschicht vorhanden, die aus verflochtenen, ungegliederten, verzweigten, am Ende verbreiterten Hyphen besteht. Die Membran dieser Verbreiterungen ist dünn (Taf. X, Fig. 102). Bisweilen (Fig. 100, 101) bemerkt man eine Art falscher Querwand wie bei *E. macrocarpa*. Die Sporangien (?) sind rund oder sackförmig mit dünner Membran, deren Oberfläche etwas rauh ist. Der Inhalt des Sporangiums (?) ist körnig und vom Stiel durch eine Querwand getrennt (Fig. 103, 104). Ein gefärbter Mikrotomschnitt zeigt im Inhalt der Sporangien (?) viele kleine Kerne und eine Membran von demselben Bau wie bei *E. lignicola*. Wie aus der Tabelle der Sporangiengrößen zu ersehen ist, sind auch die Durchmesser fast dieselben wie bei *E. lignicola*. Die Sporangien sind vielleicht etwas schmaler und ihre Membran ist noch dünner. Nach der Untersuchung des getrockneten Herbarmaterials zu urteilen könnte man geneigt sein, diese beiden Arten zu vereinen, obgleich sie durch ihren Fundort sehr verschieden sind. *E. lignicola* gehört der Neuen Welt, *E. (Paurocotylis) fulva* (Berk.) — der Alten Welt (Polynesien) an.

Länge der Sporangien 88—120 μ , durchschn. 106 μ .

Breite der Sporangien 56—80 μ , durchschn. 71 μ .

Dicke der Membran 2 μ .

Breite des Stieles 8—10 μ , durchschn. 8,4 μ .

Die besprochenen *Endogone*-Arten kann man in vier Gruppen teilen. In der ersten, im Bestande von *E. lactiflua* Berk. und *E. Ludwigii* nov. sp., sind Befruchtungsorgane und Zygoten gefunden worden, in der zweiten mit den Arten *E. macrocarpa* Tul. und *E. microcarpa* Tul. sind nur Chlamydo-

sporen bekannt, die dritte mit einer Art *E. pisiformis* Link hat nur Sporangien, und bei der vierten Gruppe mit den Arten *E. lignicola* Pat. und *E. fulva* (Berk.) ist die Natur der Vermehrungsorgane nicht entschieden. Sie können entweder Sporangien oder auch dünnwandige Chlamydosporen sein, worauf die Vielkernigkeit deutet. Wohin die anderen in der Literatur angegebene Arten (s. p. 152) gehören, ist unentschieden, solange genauere Untersuchungen in möglichst frischem Zustande noch ausstehen. Es ist auffallend, daß bei keiner der untersuchten Arten gleichzeitiges Vorkommen von zweien, resp. dreien der genannten Vermehrungsorgane festgestellt ist. Dieser Umstand legt den Gedanken nahe, daß vielleicht einige der beschriebenen Arten nur verschiedene Vermehrungsformen ein und desselben Pilzes sind. Theoretisch ist ein Vorkommen von Sporangien, Zygoten und Chlamydosporen bei ein und demselben Pilz gut denkbar, wobei die Chlamydosporen als Azyoten angesehen werden können, die sich infolge Apogamie entwickeln¹⁾. Jedoch alle Hypothesen dieser Art entbehren noch der Grundlage. Aus demselben Grunde scheint es verfrüht, einige beschriebene Arten, z. B. *E. pisiformis* Link aus der Gattung *Endogone* auszuschließen, wie es B a c c a r i n i (l. c.) vorschlägt.

VII.

Die Beziehung der Gattung *Endogone* zu den *Ascomyceten*.

Nachdem im Abschn. V die Zugehörigkeit der *E. lactiflua* zu den *Phycomyceten* festgestellt ist, können wir, unter Benutzung der Tatsachen bei anderen *Endogone*-Arten, die Verwandtschaftsverhältnisse unseres Pilzes zu den *Ascomyceten* weiter verfolgen. Die Zugehörigkeit unseres Pilzes zu den *Phycomyceten* schließt nämlich die Verwandtschaft mit den *Ascomyceten* nicht aus. Diese Frage verdient um so mehr Beachtung, als die Gattung *Endogone* bisher für einen typischen Vertreter der Übergangsgruppe der **Hemiasceen** angesehen wurde, folglich eine gewisse Übereinstimmung von *Endogone* mit den *Ascomyceten* festgestellt worden war. Nach allem früher Gesagten bleibt es übrig zu entscheiden, ob man den Gedanken, die *Ascomyceten* von den *Phycomyceten* vermittelt *Endogone* abzuleiten, ganz aufgeben soll, oder ob doch noch Grund vorhanden ist, gewisse Beziehungen zwischen diesen Pilzen zu sehen. Hierbei kann allerdings die noch sehr strittige Frage über die Phylogenie der *Ascomyceten* nicht ganz übergangen werden.

Man kann als bereits bewiesen ansehen, daß die *Hemiasceae* als selbständige Gruppe des Pilzsystems im Sinne B r e f e l d s ihre Existenzberechtigung bereits verloren hat. Diese Pilzgruppe war künstlich von B r e f e l d geschaffen worden als Stütze

¹⁾ Die Erhaltung ein und desselben Gattungsnamens — *Endogone* für alle von mir untersuchten Formen rechnet schon tatsächlich mit dieser theoretischen Möglichkeit.

seiner Theorie von der Entstehung des Ascus bei den *Ascomyceten*. Die Voraussetzungen Brefelds, welche sich aber in bezug auf den Ascus nicht bewahrheitet haben, waren hauptsächlich folgende:

1. Der Ascus unterscheidet sich nicht wesentlich von einem ungeschlechtlichen Sporangium der *Phycomyceten*. Der Unterschied besteht nur in einer gewissen höheren Organisation des Ascus, nämlich darin, daß die Sporenzahl in letzterem eine bestimmte geworden ist. Statt der unbestimmten Zahl haben wir hier meist die Zahl 8. Die *Hemiasceae* dagegen haben trotz allgemeiner Ähnlichkeit mit niederen *Ascomyceten* noch keine fixierte Zahl.
2. Nur bei den *Phycomyceten* kommt ein Befruchtungsprozeß und folglich auch Befruchtungsorgane vor. Die *Hemiasceae* vermehren sich ebenso wie alle *Ascomyceten* und *Basidiomyceten* nur auf ungeschlechtlichem Wege.
3. Die höheren Pilze, einschließlich des *Hemiasceae* besitzen ein gegliedertes Mycel, während die *Phycomyceten* normalerweise in den Hyphen keine Querwände besitzen.

Diese drei Hauptstützen der Brefeldschen Theorie über die Entstehung der *Ascomyceten* sind in letzter Zeit außerordentlich genau und kritisch nachuntersucht worden. Die Geschichte dieser Nachuntersuchungen und die hierbei gefundenen Resultate habe ich in meinem Referate „Die Grundlagen der heutigen Systematik der *Ascomyceten*“ dem XII. Kongreß russischer Naturforscher und Ärzte in Moskau im Jahre 1909/10 vorgelegt (vgl. Dnewnik XII. sjesda, p. 274) und darauf in den „Acta horti botanici univ. Imp. Jurjevensis Vol. XI, 1910, p. 97—116 russisch veröffentlicht. Ich begnüge mich hier nur mit dem Hinweise auf die wichtigsten Schlußfolgerungen dieses meines Vortrages, soweit sie die oben aufgeworfene Frage berühren:

1. Die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung im Ascus sind dermaßen charakteristisch, daß eine Ableitung desselben von dem Sporangium der *Phycomyceten* ohne Existenz von Übergängen einstweilen unmöglich ist.
2. Bei den *Ascomyceten* ist ein eigenartiger, aber wirklicher Befruchtungsprozeß sicher festgestellt, obgleich er in vielen Fällen reduziert oder rudimentär ist; jedenfalls steht aber die Ascusbildung in ursächlichem Zusammenhang mit ihm oder seinen Rudimenten.
3. Obgleich die Vielzelligkeit des Mycels für die meisten höheren Pilze charakteristisch ist, so kann dieselbe doch nicht als scharfes Kriterium zur Unterscheidung der höheren und niederen Pilze dienen, da Übergänge und Abweichungen nach beiden Richtungen hin vorhanden sind.

Bei Gegenüberstellung der Behauptung Brefelds diesen meinen Schlußfolgerungen ist es augenscheinlich, daß zwei der Hauptstützen für die harmonische Theorie Brefelds ihren Halt verloren haben, während der dritten heutzutage keine besondere Bedeutung zugeschrieben wird.

Wie haben wir nun nach Feststellung dieser Tatsachen auf unsere *Endogone* zu sehen? Beginnen wir in umgekehrter Reihenfolge:

Eine Gliederung des Mycels in Zellen, wie sie bei den höheren Pilzen gewöhnlich ist, fehlt entschieden bei *Endogone*. Das Vorkommen einzelner Querwände, normalerweise bei Abtrennung der Geschlechtsorgane, und zufälligerweise an verschiedenen Stellen der Hyphen, kann nicht als Eigentümlichkeit der Gattung *Endogone* gelten, die gestatten würde, sie von den niederen Pilzen zu trennen und den höheren zuzuzählen. Bei vielen typischen Vertretern der *Phycomyceten* kommen ähnliche Querwände vor.

Geschlechtsorgane sind gefunden und vollzieht sich, wenigstens bei *E. lactiflua* ein unzweifelhafter Befruchtungsprozeß, welcher an den der *Phycomyceten* erinnert. Bei anderen Arten kommt wahrscheinlich Apogamie vor.

Ein Ascus im eigentlichen Sinne des Wortes oder ein ihm ähnliches Organ konnte ich bei *Endogone* nicht auffinden, da das Organ bei *E. pisiformis*, welches früher als Ascus angesehen wurde, sich als einfaches Sporangium erwies, dessen Bildung kein Befruchtungsprozeß vorhergeht oder mit irgendwelchen Rudimenten von Geschlechtsorganen im Zusammenhang steht.

Folglich haben wir, auch im Sinne Brefelds, hier keine *Hemiascee* vor uns, sondern einen wirklichen *Phycomyceten*. Mit dieser Erkenntnis könnten wir uns zufrieden geben, wenn nicht zwei Umstände uns veranlaßten, nochmals auf die Vergleichung von *Endogone* mit den *Ascomyceten* zurückzukehren. Es ist erstens die in der Literatur noch nicht widerlegte Angabe Schröters, Ed. Fischers und anderer, daß in den dickwandigen Ampullen (Sporangien, Asci) bisweilen Sporen gebildet werden sollen, und zweitens eine Eigentümlichkeit sowohl im Befruchtungsprozesse selbst als auch in der Zygotenbildung, die bisher bei den *Phycomyceten* unbekannt war.

Betrachten wir nun nacheinander diese beiden Momente im Entwicklungsgang der *Endogone* und die theoretischen Folgerungen, welche hieraus gezogen werden könnten.

Allerdings hat sich die Beobachtung Links und Ed. Fischers über die Sporenbildung im Sporangien von *E. pisiformis* für die anderen Arten nicht verallgemeinern lassen. Diese Autoren haben, wie ich gezeigt, wirklich Sporen gesehen, aber nicht innerhalb dickwandiger „Asci“, sondern innerhalb gewöhnlicher Sporangien. Nur Schröter behauptet (siehe oben), er habe bei *E. macrocarpa*, folglich in dickwandigen Chlamydosporen, sporenhähnliche Gebilde

gesehen. Es bleibe dahingestellt, ob dem so gewesen sei oder ob Schröter sich bei der Bestimmung seines Pilzes versehen hatte. Doch nehmen wir als Arbeitshypothese an, daß es der Fall sei, d. h. daß die dickwandigen Chlamydosporen bei *E. macrocarpa*, *E. microcarpa*, aber auch die Zygoten von *E. lactiflua* und *E. Ludwigii* bei der Keimung und nach Vereinigung (Karyogamie) beider Kerne eine bestimmte Zahl Sporen, z. B. 4, 8 und mehr geben. Die Möglichkeit einer solchen Voraussetzung erhellt aus folgender Überlegung. Bei einer kleinen Form der *E. lactiflua* var. aus Schlesien (Mat. Nr. 15) konnte eine Kernfusion (Karyogamie) tatsächlich festgestellt werden. Diese Kernfusion kann vielleicht hier vorzeitig und anormal gewesen sein, da der Fruchtkörper von einem parasitären *Ascomyceten* angegriffen war, aber nichtsdestoweniger ist hierdurch die Möglichkeit einer Kernfusion bewiesen. Ferner fand ich an demselben Objekte einen Fall (Taf. X, Fig. 110), wo anstatt eines gefärbten Körpers im Zentrum der Zygote vier solche vorhanden waren. Alle vier Körper lagen nahe voneinander, umgeben von dichtem Protoplasma; sie waren kleiner als normale Kopulationskerne. Folglich kann man nur annehmen, falls man diese augenscheinlich ganz gleichen Körperchen nicht für zwei Kernkörperchen und zwei Chromatinmassen beider noch nicht verschmolzenen Kerne halten will, daß in diesem Falle der Kopulationskern schon zwei Teilungen durchgemacht und vier Kerne gebildet hat. In der obenerwähnten Notiz (p. 194) weist Ludwig scheinbar auch darauf hin, daß bei *E. Ludwigii* mihi nach der Ruheperiode (Winter) eine Kernvermehrung in den Zygoten stattfindet, was aber noch nicht die Frage entscheidet, ob hier anfangs nur ein Kern — der Kopulationskern — vorhanden war. Dieser interessante Fall bei *E. lactiflua* konnte leider nicht genauer verfolgt werden, da das Material getrocknet und unfixiert war, und es zu riskiert erscheint, auf Grund von Präparaten aus solchem Material Schlüsse zu ziehen auf die feinsten Teilungsvorgänge des Kernes. Jedoch auch abgesehen von diesem Falle sind Teilungen des Kopulationskernes in Zygoten oder Oosporen auch bei vielen Algen und bei den *Peronosporeen* bekannt. Bei letzteren führt eine solche Teilung bis zur Bildung von 32 Kernen und dann erst beginnt das Ruhestadium (J a c z e w s k i 1901, p. 40). Eine solche Kernvermehrung bedeutet auch für viele Algen den Beginn einer Sporenbildung. Die Oospore oder Zygote keimt „fruktifikativ“ aus, wie man zu sagen pflegt. Die Frage über eine hierbei stattfindende Chromosomenreduktion ist theoretisch äußerst interessant, bleibt aber sowohl für Algen als auch für niedere Pilze nicht völlig geklärt. Daher lassen wir diese Frage beiseite, um so mehr da unser Objekt *E. lactiflua* gleichfalls keine günstige Gelegenheit bietet, ähnliche Fragen zu entscheiden.

Aus dem Angeführten ergibt sich also die Zulässigkeit der Hypothese, daß die Zygoten von *E. lactiflua* und *E. Ludwigii* fruktifikativ keimen, d. h. indem sie unmittelbar einige oder viele Sporen bilden. Eine zweite mögliche Hypothese wäre

diejenige, nach welcher die Zygote ähnlich wie die Zygosporen (und Chlamydosporen) der *Mucorineen* auskeimt.

Schon lange ist bekannt, daß bei den *Mucorineen* die Zygospore nach einer längeren Ruheperiode selten direkt zur Mycelbildung übergeht, d. h. vegetativ auskeimt, sondern daß sie sofort ein Sporangium (Carposporangium) bildet, welches vermittelt eines kurzen ungegliederten Keimschlauches der Zygote direkt aufsitzt. De Bary (1884, l. c. p. 158, fig. 74 c) hält diese Erscheinung für typisch bei der Zygotenkeimung der *Mucorineen*. Er schreibt: „Die reife Zygospore endlich treibt, nach mehrmonatlichem Ruhestand, einen oder einige starke Keimschläuche, welche sich sofort, ohne Mycelbildung¹⁾, zu den für die Spezies charakteristischen, typischen Gonidienträger (= Sporangienträger) entwickeln“ (l. c.).

Bezeichnen wir nun, um Mißverständnisse zu vermeiden, bei Anwendung sowohl der ersten als auch der zweiten Hypothese diejenigen Sporenbehälter, welche sich bei fruktifikativer Keimung der Zygote (Zygospore oder Oospore) bilden, als Carposporangien²⁾ und die Sporen, resp. Zoosporen, welche in letzteren entstehen, als Carposporen³⁾, resp. Carpozosporen. Es ist leicht verständlich, daß ein solches Carposporangium bei den *Mucorineen* morphologisch nicht immer von gewöhnlichen Sporangien unterschieden werden kann, welche am Mycel direkt entstehen. Der Unterschied liegt hier nur in der Entstehungsweise (ontogenetisch). Dangeard (1907) legt besonderes Gewicht auf den Umstand, daß die Kerne des Carposporangiums (sporogone) das Resultat einer mehrfachen Teilung eines Doppelkernes ist. Er schreibt: „La considération attentive de ce développement nous montre donc l'existence d'un second sporange ou sporogone qui possède tous les attributs du premier sauf que les noyaux résultent des bipartitions successives d'un noyau double“ (l. c. p. 23).

Übertragen wir nach dem Beispiel von Oltmanns (1905) den Begriff des Carposporangiums und der Carposporen auch auf andere Gruppen der Sporenpflanzen, wie z. B. auf die Archegoniaten, so ist klar, daß bei letzteren die morphologisch stark differenzierten sogenannten Sporangien und Sporen, als Homologa der Carposporangien und Carposporen bei den Thallophyten erscheinen und in keinem Falle mit gewöhnlichen Sporangien und Sporen zu vergleichen sind.

Im Grunde genommen ist aber zwischen der fruktifikativen Keimung der Zygoten (Oosporen und Zygosporen) der Algen und einiger *Peronosporaceen* und zwischen solcher bei den *Mucorineen* kein so großer Unterschied, wie es anfangs scheinen möge. Die

¹⁾ Gesperrt von mir.

²⁾ Diese Bezeichnung ist genauer als der Ausdruck „Sporocarp“ De Barys oder „sporogone“ Dangeards und entspricht dem „Diplosporangium“ Lotsys, ohne jedoch unbedingt die Chromosomenzahl zu berühren.

³⁾ Diese Bezeichnung ist schon in demselben Sinne von Oltmanns (1905) benutzt worden.

Wände der Keimschläuche, aber auch des jungen Carposporangiums bei den *Mucorineen* erscheinen als direkte Fortsetzung der inneren Zygosporangienwand. Wir können sagen, daß ein Teil der schlauchartig ausgekeimten Zygospore sich von letzterer durch eine Quéerwand abtrennt und Carposporen bildet, während der andere Teil unverbraucht im Carposporangienstiel zurückbleibt. An Stelle dessen, daß bei einigen Algen und einigen Peronosporaceen die Zygoten oder Oosporen selbst zu Carposporangien werden, verwandelt sich hier bei den *Mucorineen* nur ein Teil des Keimschlauches in letztere. Das Carposporangium ist nach Abtrennung durch die Querwand zur Tochterzelle der Zygote geworden. Bei sehr kurzem Keimschlauch sitzt bisweilen auch das Carposporangium unmittelbar auf der Zygote. Ein solcher Vergleich mag vielleicht etwas paradox erscheinen; jedoch wenn wir dem Medium, in dem der Organismus lebt, auch einen gewissen Einfluß auf die Form der Befruchtungsorgane zugestehen, in dem Sinne, daß ihre Funktion sich dem Medium anpaßt (z. B. Verwandlung der Sporangien in Konidien bei den *Perenosporaceen*), so wird es nicht schwer fallen, Übergangsformen zwischen den Carposporangien der genannten beiden Typen zu finden. So ist z. B. die Zygote (Oospore) bei den Algen und *Perenosporaceen*, indem sie direkt zum Carpozoosporangium wird, dem Leben im Wasser angepaßt, woselbst die Carpozoosporen sofort nach allen Richtungen fortschwimmen können. Bei anderen Formen, wie z. B. bei einigen *Chytridiaceen*, keimen die Chlamyosporen oder Cysten, die wahrscheinlich auch geschlechtlich entstehen können, folglich Zygoten vorstellen, auf zweierlei Art. In einem Falle verläßt der vereinte Gameteninhalt sofort die Zygote, um Carpozoosporen zu bilden [*Polyphagus* nach Nowakowski (1878)]; im anderen Falle bildet die Cyste erst einen Keimschlauch, welcher den Inhalt bis zur Peripherie der Wirtspflanze führt, und dort erst im Wasser verwandelt sich das anschwellende Ende des Keimschlauches zum Carpozoosporangium. Ein solcher Keimschlauch kann beträchtliche Länge haben. Schließlich treibt die Zygote (aber auch die Chlamyospore) bei den *Mucorineen* einen ebenfalls langen Keimschlauch (Carposporangienträger) aus, um das sich entwickelnde Carpozoosporangium aus dem Substrat in die Luft zu befördern, wo die der Verbreitung durch die Luft angepaßten und daher auch unbeweglichen Carposporen sich leicht verbreiten können.

Nachdem wir auf diese Weise den Begriff des Carposporangiums und der Carposporen bei den *Phycomyceten* festgelegt haben, können wir leicht unter Hinzuziehung der Gattungen *Dipodascus* und *Eremascus* (vielleicht auch *Endomyces*) zu den echten *Ascomyceten* übergehen.

Juel (1902) und Dangeard (1907) zeigten, daß bei der Gattung *Dipodascus* die Zygote sofort nach stattgefundener Kernverschmelzung (Karyogamie) eine sackartige Erweiterung erfährt, in welcher (Carposporangium) aber nicht der ganze Inhalt zur Sporenbildung verwendet wird, sondern nur ein Teil desselben.

Der übrige Teil nebst den ebenfalls aus den Gameten (Game-tangien) übergetretenen, unnützen Kernen wird zu anderen Zwecken verbraucht. Die erste und zweite Teilung des aus der Zygote in das Carposporangium übergetretenen Doppelkernes hat nach D a n g e a r d (l. c. Pl. II, fig. 3) große Ähnlichkeit mit der Sporenbildung im Ascus der *Ascomyceten*. *Eremascus fertilis* stellt nach S t o p p e l (1907) einerseits einen einfacheren Fall vor, wie bei *Dipodascus*, da nach der Gametenkopulation und Karyogamie dortselbst in der Zygote die Sporenbildung vor sich geht; aber andererseits tritt hier schon der Charakter des Ascus deutlich hervor, indem die Zahl der aufeinanderfolgenden Teilungen beschränkt ist und statt zahlreicher Carposporen wie bei *Dipodascus*, hier nur echte Ascosporen gebildet werden. Folglich können wir hier das Carposporangium mit dem Ascus und die Carposporen mit den Ascosporen homologisieren. Falls die noch für *Eremascus* ausstehenden cytologischen Untersuchungen zeigen sollten, daß in dem „Ascus“ von *Eremascus* ein für die *Ascomyceten* typische Sporenbildung vor sich geht, d. h. vermittelt Chromosomenreduktion und Herausschneiden der Cytoplasmapartien durch Kinoplasmastrahlen, so wären offenbar alle Asci der *Ascomyceten* mit den Carposporangien der *Phycomyceten* vergleichbar. Dann würden auch die Angaben einiger Forscher, daß die Bilder, welche man bei dem Herausschneiden der Ascosporen erhält, sehr der Zoosporenbildung gleichen, auch eine gewisse Bedeutung bei der Homologisierung der Carpozoosporangien der *Oomyceten* mit dem Ascus haben.

Die Behauptung, daß die Asci den Carposporangien der *Phycomyceten* homolog sind, haben schon D a n g e a r d (1907), L o t s y (1907, p. 446 u. 468) und andere aufgestellt und ich führe diese Tatsachen in meiner Darstellung hier an, um zu zeigen, welchen Platz *E. lactiflua* in bezug auf die *Ascomyceten* einnimmt.

Es wird aber nötig sein, zu diesem Zweck noch auf einen Umstand näher einzugehen, der als wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen Ascus und Carposporangium angesehen werden könnte. Bei *Eremascus*, aber auch bei allen übrigen *Ascomyceten* mit bekanntem Befruchtungsprozeß, ergibt die Kopulation der dünnwandigen Gameten einen oder mehrere d ü n n w a n d i g e Asci, während bei den *Phycomyceten* mit der Carposporangienbildung ein Ruhestadium in Form einer d i c k w a n d i g e n Oospore oder Zygosporie zusammenfällt, resp. ihr vorausgeht. Bei den oogamen *Phycomyceten* und bei *Mucor* verwandelt sich die befruchtete Gamete selbst oder beide sich vereinigenden Gameten in ein solches Ruhestadium, dagegen ist es bei *Piptocephalis*, um so mehr bei *E. lactiflua*, schon die T o c h t e r z e l l e der Gameten. Wir sind eigentlich nicht berechtigt, die dickwandige Spore bei *Piptocephalis* oder bei *E. lactiflua* Zygote zu nennen. Die Zygote existiert nur in dem Momente, wo beide Gameten sich vereinigen. Sie ist „transitorisch“, wie d e B a r y sich ausdrückt, und nach Bildung der ruhenden Spore nicht mehr vorhanden. Bei den *Ascomyceten* bildet weder die befruchtete Zelle

noch die Synkarionzelle, welche als eine der Tochterzellen der Gameten auftritt, ein dickwandiges Ruhestadium. Dafür sehen wir solche meist dickwandige Gebilde in den Sporen der dünnwandigen Asci. Im Gegensatz hierzu sind bei *Mucor* mit seinen dickwandigen Zygoten, die Carposporen in den Carposporangien äußerst zart und dieselben keimen sofort. Eine solche Übertragung des Ruhestadiums von einem Moment im Entwicklungsgang auf einen anderen darf aber nicht als wesentlicher morphologischer Unterschied angesehen werden. Es ist dieses eher ein biologischer Unterschied, der infolge Anpassung an bestehende äußere Verhältnisse zustande gekommen ist. Denn in der Tat hat eine Oospore oder überhaupt eine Zygote, welche zersprungen ist und bei der Keimung im Wasser daselbst Zoosporen bildet, ihre Funktion als schützendes Organ erfüllt. Bei *Mucor* gehört hierzu noch eine gewisse Zeit, bis das junge Carposporangium aus dem Substrat in die freie Luft gelangt ist. Wie die Keimung der Zygote bei *E. lactiflua* vor sich geht, ist zwar unbekannt; zur besseren Ausbildung der von Hyphen eingehüllten Zygote ist aber das Ruhestadium auf die Tochterzelle der weiblichen Gamete übertragen worden. Diese Zygoten sind wegen ihrer unterirdischen Lebensweise noch in einen besonderen Fruchtkörper eingeschlossen. Bei den Ascomyceten bedürfen weder die Gameten noch die Tochterzellen besonderer Schutzvorrichtungen, da ihre Entwicklung im Innern eines vielschichtigen differenzierten Fruchtkörpers stattfindet und nur die Sporen, welche bisweilen aus letzterem auf größere Entfernungen weggeschleudert werden, besitzen dicke Membranen. Einige Ausnahmen von dieser allgemeinen Regel dienen ihr gerade zur Stütze und beweisen die Zulässigkeit einer solchen biologischen Anschauungsweise. Einerseits ist bei *Dipodascus*, welcher wohl kaum zu den Ascomyceten gerechnet werden kann, sondern eher zu den *Phycomyceten*, ein solches Ruhestadium in einer dickwandigen Zygote nicht bekannt. Dafür sind die Sporen ähnlich den Ascosporen mit festeren Membranen versehen. Andererseits sind z. B. bei den *Erysiphaceen* die Ascosporen nicht zu längerem Aufenthalt bei ungünstigen Bedingungen befähigt; dafür hat aber der Fruchtkörper selbst, das sogenannte Perithecium, die Aufgabe des Überwinterungsorganes übernommen, während die Ascosporen endgültig sich nur im Frühjahr kurz vor ihrer Befreiung und Keimung ausbilden. Bei *Claviceps* hat das Sclerotium die Bedeutung des überwinternden und daher dickwandigen Organes usw. Folglich sind die Ruhestadien, ebenso wie bei den höheren Pflanzen, nicht unmittelbar an den Befruchtungsprozeß gebunden, und daher auch nicht immer homolog.

Wenn es daher gelänge, nachzuweisen, daß die Zygoten von *E. lactiflua* fruktifikativ auskeimen, d. h. Sporen innerhalb ihrer dicken Membranen bilden, wie es bisher, aber leider vorzeitig angenommen wurde, oder wenn man beweisen könnte, daß sie mit einem Keimschlauche austreiben, welcher nach Art der *Mucorineen* mit einem Carposporangium endigt, und schließlich, wenn man noch überzeugendere Übergänge zwischen Carposporen-

bildung innerhalb des Carposporangiums und Ascosporenbildung innerhalb des Ascus auffinden würde, als wir bisher in *Dipodascus* haben, dann würde anerkannt werden müssen, daß eine Homologie zwischen einem Carposporangium, welches sich unmittelbar aus der Zygote bildet, und einem Ascus besteht, welches einer Karyogamie seinen Ursprung verdankt. Wir kehren auf diese Weise scheinbar wieder zu den Ansichten Brefelds zurück, der die Sporangien der *Phycomyceten* und die Asci der *Ascomyceten* für homolog hielt, aber diese Rückkehr ist nur eine scheinbare, denn wir vergleichen den Ascus nicht mit einem gewöhnlichen Sporangium, sondern nur mit einem Carposporangium, d. h. mit einem Sporangium, welches sich entweder unmittelbar in der Oospore (einige *Peronosporaceen*) oder in der Zygote (*Endogone*?) bildet, oder mit einem Sporangium, welches letzterer entsproßt (*Mucor*, *Endogone*?). Folglich ist hier der Schwerpunkt auf den Geschlechtsakt zu legen, d. h. der Vereinigung zweier Geschlechtskerne in einen, aus welchem durch aufeinanderfolgende Teilung wiederum viele Kerne entstehen.

Bei einem solchen Vergleich, der viel eher den Ansichten de Barys und Woronins entspricht, gemäß welchen der Ascus ein Teil eines geschlechtlich oder apogam gebildeten Sporokarps ist, drängt sich auch der Gedanke an eine andere Homologie auf, nämlich auf die der Azygosporenbildung bei den *Mucorineen* und der apogamen Ascusbildung bei den *Ascomyceten*, welche bei letzteren scheinbar sehr verbreitet ist. Genaue Untersuchungen von Blackman und Fraser (1906) und anderer Forscher stellten bei *Humaria granulata* und bei einigen anderen *Ascomyceten* das Fehlen eines Antheridiums und die apogame Ascusbildung fest, wobei aber eine Karyogamie erhalten bleibt. Auch bei den *Exoascineen* soll Karyogamie vorkommen bei gleichzeitiger Abwesenheit von Gameten (Dangeard 1894, Sadebeck 1884, 1886, 1893, Ikeno 1901, 1903). Eine ähnliche Apogamie mit Kernvereinigung hat scheinbar Henckel (1906) bei den *Mucorineen* und auch Vuillemin (1900) bei *Entomophthora gloeospora* gefunden, woselbst letzterer Azygosporen mit nur einem, dem Kopulationskern, gesehen haben will. Ob diese Erscheinung eine Eigentümlichkeit der betreffenden Arten ist, ob sie die Bedeutung eines den Geschlechtsakt ersetzenden Vorganges hat oder ob es eine rein vegetative Erscheinung ist — wie Vuillemin glaubt, alle diese Fragen bleiben fürs erste unentschieden. Wie dem auch sei, bei *E. macrocarpa* und *E. microcarpa* sind die Chlamydosporen, welche ich der ähnlichen Zygotenmembranen wegen für Azygosporen zu halten geneigt bin, von Beginn ihrer Bildung an mehrkernig und auch in den reifsten meiner Exemplare wird die Kernzahl nicht verringert.

Beim Versuch, die Sporenbildung bei den *Ascomyceten* und *Phycomyceten* in Übereinstimmung zu bringen, um die Hypo-

these der Abstammung der *Ascomyceten* von den *Phycomyceten* zu stützen, sind wir nun zum Schluß gekommen, daß das in dieser Beziehung bei *Endogone* Entdeckte durchaus nicht einer solchen Anschauung widerspricht, obgleich auch hierbei kein besserer Beweis erbracht wurde, als die schon bei anderen *Phycomyceten* bekannten Tatsachen. Anders läge der Fall, wenn die Zygoten von *E. lactiflua* bei der fruktifikativen Keimung Ascis mit typischen Ascosporen bilden würden.

Hier möchte ich noch auf eine Ähnlichkeit hinweisen, welche im Falle des fruktifikativen Auskeimens der *Endogone*-Zygoten zwischen diesen und dem „Ascus“ von *Thelebolus* sich ergeben würde. Beide Organe sind von Hyphen umhüllt und haben an ihrem Grunde Anhängsel, welche aber bei *Endogone* die leere weibliche Gamete vorstellen, während dies bei *Thelebolus* nach Ramlow (1906, Tab. IV, Fig. 35, 37) eine Zelle der ascogenen Hyphe sein soll.

Schreiten wir nun zur Beantwortung der anderen, nicht minder wichtigen Frage von der Möglichkeit, den Befruchtungsprozeß selbst bei diesen beiden Pilzgruppen in Einklang zu bringen. In dieser Hinsicht gibt, meiner Ansicht nach, der Befruchtungsprozeß bei *E. lactiflua* wesentlichere Anhaltspunkte dafür, daß ein solcher Übergang zwischen der verhältnismäßig einfachen Befruchtungsweise der *Phycomyceten* und derjenigen der *Ascomyceten* möglich ist.

So verschieden auch die Ansichten sein mögen über die Herkunft der beiden Kerne in der Synkarionzelle, welche zwecks Bildung des jungen Ascus sich vereinigen, so erkennt doch die Mehrzahl der Forscher an, daß diese Vereinigung (Karyogamie Dangeard's) in gewissem Zusammenhang mit der Befruchtung steht, sei es als Schlußmoment in diesem Prozeß, sei es als Rudiment eines solchen. Bei *Eremascus* (vielleicht auch bei *Endomyces*) fällt die Karyogamie mit der Gametenkopulation zusammen und ist die Befruchtungerscheinung dermaßen analog mit den anderen gleichwertigen Prozessen im Pflanzen- und Tierreich, daß über ihre Bedeutung kein Zweifel entstehen kann. Bei anderen *Ascomyceten* aber finden wir scheinbar zweimal Kernfusionen. Das erstemal (Harper's Fusion) im Ascogon nach Verbindung mit dem Antheridium, das zweitemal (Dangeard's Fusion) in der Synkarionzelle, welche den Ascus hervorbringt. Eine solche zweimalige Kernfusion stimmt nicht mit den Ansichten derer überein, welche das Hauptmoment im Geschlechtsakt in der einmaligen Vermischung väterlicher und mütterlicher Elemente sehen wollen, und daher ist mehrmals schon der Versuch gemacht worden, diese merkwürdige Erscheinung zu erklären. Die einen verneinen bis heute eine solche zweimalige Kernfusion und behaupten, daß eine Fusion die Möglichkeit der Existenz einer zweiten ausschließt (Dangeard) oder daß nur eine von ihnen die eigentliche Vereinigung des männlichen und weiblichen Kernes ist (Karyogamie), während bei der Vereinigung der Geschlechtsorgane nur eine Annäherung (Konjugation) zweier Geschlechts-

kerne stattfindet, worauf ihre gemeinsame Teilung immer in konjugiertem Zustande beginnt, bis die ascogene Hyphe gebildet ist (Maire 1905, Claussen 1907)¹⁾. Andere Forscher sind geneigt, eine echte Kernfusion im Ascogon anzuerkennen, wobei aber nach Lotsy die noch nicht zur völligen Vermischung gelangten elterlichen Kernelemente sofort wieder auseinandertreten, die Kerne der ascogenen Hyphen hervorbringen und erst in der Ascusanlage endgültig verschmelzen. Nur Harper gibt eine echte erste und zweite Kernfusion zu, so daß hierdurch die Notwendigkeit zweimaliger Reduktionsteilungen im Ascus nach der Karyogamie involviert wird. Trotz der zahlreichen Versuche, das Vorhandensein oder das Fehlen einer solchen zweimaligen Fusion und zweimaligen Reduktion nachzuweisen, muß diese Frage augenblicklich dennoch als offen gelten.²⁾ Jedoch alle Autoren außer Harper sind darin einig, daß abgesehen von *Eremascus* (vielleicht auch *Endomyces*) die endgültige Kernfusion (Karyogamie) bei allen *Ascomyceten* nicht unmittelbar mit einer Gametenkopulation zusammenhängt, sondern bis auf einen späteren Zeitpunkt im Entwicklungsgang verschoben ist. Zwischen der Gametenkopulation bei *Sphaerotheca* und *Ascodesmis* (Claussen 1905) und zwischen der Karyogamie bei diesen Pilzen liegt ein verhältnismäßig kurzer Abschnitt im Entwicklungsgang. Eine, zwei oder drei Kernteilungen und Bildung ebensovieler Querwände in der einfachen ascogenen Hyphe trennen diese beiden Prozesse voneinander. Bei anderen *Ascomyceten* (z. B. *Pyronema*) sind die ascogenen Hyphen viel länger; sie sind bisweilen vielzellig, verzweigt und bilden viele Asci. Dieser Typus ist offenbar der verbreitetere, besonders in Verbindung mit Apogamie, wo die Bildung der Geschlechtsorgane aus dem Entwicklungszyclus ausgeschlossen ist. Folglich liegt die charakteristische Eigentümlichkeit der Befruchtung bei den *Ascomyceten* nicht in der Querwandbildung und Zellbildung mit einem oder mehreren konjugierten Kernen, sondern hauptsächlich in dem Umstande, daß der männliche und weibliche Kern oder ihre Descendenten mehr oder weniger längere Zeit in konjugiertem und nicht kopulierten Zustande verbringen. Soviel mir bekannt, ist dieser Gedanke bereits von Raciborski (1896) in bezug auf die *Ascomyceten* während eines Vergleiches mit dem von ihm untersuchten *Basidiobolus ranarum* ausgesprochen worden. Auch bei letzterem fällt die endgültige Verschmelzung der Geschlechtskerne nicht mit dem Moment der Gametenkopulation zusammen.

Ich glaube die Frage wegen Zusammenhanges dieser Erscheinung mit der Lehre vom Generationswechsel, so wie er bei den Archegoniaten und anderen Pflanzen bekannt ist, hier über-

¹⁾ Vergl. mein Referat „Die Grundlagen der heutigen Systematik der *Ascomyceten* 1910“ [russisch].

²⁾ Durch die neue *Pyronema*-Arbeit von Claussen (Zeitschr. f. Bot. 1912), welche ich erst während der Korrektur dieses Bogens erhielt, scheint alles wohl zu Gunsten der Claussenschen Anschauung zu sprechen und die Angaben Harpers müssen einer erneuten Untersuchung unterzogen werden.

gehen zu können. Mir lag es nur daran, hinzuweisen, daß beim Vergleich des Gesagten mit den Befunden bei unserer *E. lactiflua* die Verlegung der Kernfusion auf ein späteres Stadium hier sofort in die Augen fällt. Bevor die endgültige Verschmelzung der Geschlechtskerne stattfindet, bemerkt man ein Auswachsen der befruchteten Gamete in eine neue Zelle, welche in gegebenem Falle zur Zygote wird. Es ist wahr, bei *Endogone* findet hierbei keine simultane Teilung der konjugierten Kerne statt, wie bei den *Ascomyceten* (nach Clausen, Maire und anderen), sondern die Kerne werden gemeinsam in die neue Tochterzelle übergeführt, während die alte Zelle (Gamete) zu funktionieren aufhört. Hier sitzt die Synkarionzelle, in der die faktische Kernfusion stattfindet, direkt der Gamete auf, d. h. sie ist mit letzterer nicht durch eine besondere ascogene Hyphe verbunden. Ein anderes Unterscheidungsmerkmal würde für *E. lactiflua* die Verwandlung der Synkarionzelle in ein Ruhestadium sein, welches hier, obgleich nicht ganz glücklich, Zygote genannt wird.

Wir haben also im Entwicklungsgang von *E. lactiflua* ein charakteristisches Merkmal — die Übertragung der Kernfusion (Karyogamie) in die Tochterzelle der Gamete gefunden. Dieser Umstand weist darauf hin, daß die *Ascomyceten* im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung diese Eigentümlichkeit übernahmen und augenblicklich mehr oder weniger kurze ascogene Hyphen bilden. Daher ist es möglich, einfache Formen, wie *Eremascus*, mit komplizierteren *Ascomyceten* phylogenetisch zu verbinden. Auch die Umhüllung der Carposporangien durch sterile Hyphen und Ausbildung eines Fruchtkörpers nähert *Endogone* den *Ascomyceten*, obgleich dieses Merkmal, dessen Auftreten man schon bei einigen anderen *Mucorineen* (z. B. *Mortierella* und andere) finden kann, auch infolge der unterirdischen Lebensweise als selbständig erworbene Anpassung angesehen werden kann.

Wenn aber in einigen Beziehungen *E. lactiflua* Berührungspunkte mit den *Ascomyceten* aufzuweisen hat, um so mehr, da sie heterogam ist, so lassen andere Merkmale keinen Zweifel darüber aufkommen, daß sie eine besondere Gruppe echter *Phycomyceten* bildet, die einen besonders charakteristischen Fruchtkörper in Form eines Zygosporocarpiums besitzt. *Eremascus* (vielleicht auch *Endomyces*) und *Dipodascus* verbinden in anderen Beziehungen zweifellos besser die *Ascomyceten* mit den *Phycomyceten* als *Endogone*, aber das Auffinden eines neuen Pilzes, welcher Merkmale beider Gruppen in sich vereint, beweist wiederum, daß die Theorie von der Entstehung der *Ascomyceten* aus den *Phycomyceten*, welche schon lange von de Bary, Woronin, Brefeld und anderen aufgestellt worden war, eine positive Grundlage besitzt.

Es würde zu weit führen, an diesem Orte eine Kritik zu üben an den übrigen Theorien und Hypothesen, welche die monophyletische oder polyphyletische Abstammung der *Ascomyceten* behandeln. Es ist zwar die Möglichkeit einer Verwandtschaft der

Ascomyceten mit den *Florideen* vermittelt der *Laboulbeniaceen* (Sachs, Meyer und anderen) nicht völlig ausgeschlossen, da ein gewisser Anklang im Befruchtungsprozeß vermittelt Spermation bei einigen Formen wirklich vorliegt, aber positive und überzeugende Tatsachen zur Stütze dieser Behauptung liegen nicht vor, da bisher bei keiner *Floridee* ein Ascus oder eine ihm ähnliche Sporenfruktifikation gefunden worden ist. Noch weniger begründet ist die Verwandtschaft der *Ascomyceten* unmittelbar mit den Bakterien, wie unlängst eine solche von Mereschkowsky (1910 p. 278 u. ff.) behauptet wurde, worüber ich bereits Gelegenheit gehabt habe, mich kritisch zu äußern¹⁾.

VIII.

Theoretische Bemerkungen in Betreff des Kernes und seiner Bedeutung für die Zelle.

Das eigentümliche Schicksal der Kerne im Befruchtungsprozeß und bei der Zygotenbildung von *E. lactiflua* veranlaßt mich, neben der Morphologie und Systematik dieses Pilzes noch in Kürze einige allgemeinere Fragen zu berühren. Daher füge ich meinen Untersuchungen noch einige zellphysiologische Notizen hinzu. Das neuerdings erschienene schöne Werk von Nemeč (1910) über Befruchtungsprobleme mit zahlreichen Beobachtungen und Hinweisen aus dem gesamten Pflanzenreich lenkte meine Aufmerksamkeit auch auf einige Verhältnisse, die gerade bei *E. lactiflua* besonders schön zu beobachten waren. Ich berühre hier nur einige dieser Fragen: über die Beziehung der Kern- und Gametenkopulation zum Generationswechsel, über die Einflußsphäre des Kernes in der Zelle und über die Beziehung zwischen Kerngröße und Zellgröße.

Die erste Frage steht im Zusammenhang mit der verschobenen Vereinigung des männlichen und weiblichen Kernes bei *E. lactiflua*. Es fragt sich hier, wann vollzieht sich eigentlich die Befruchtung? Bei der Vereinigung der weiblichen und männlichen Gamete oder aber bei der Kernfusion in der Zygote? Auf diese Frage, welche schon von Raciborski (1896) berührt wurde, ist sehr schwer zu antworten, da man hierzu Hilfhypothesen heranziehen muß. Für die Anhänger der Theorie von der Praevalenz des Kernes bei der Befruchtung ist es klar, daß die faktische Befruchtung erst im Moment der Karyogamie stattfindet. Durch die Untersuchungen der letzten Jahre ist es aber wahrscheinlich gemacht, daß hierbei nicht eine einfache Verschmelzung der Kernmassen vor sich geht, sondern daß hierbei nur einzelne Kernelemente, welche Chromosomen, Protochromosomen etc. genannt werden, in gegenseitige enge Beziehungen treten. Nach den herrschenden Vererbungstheorien bleibt die Individualität der Chromosomen in der diploiden Generation, ungeachtet der Kern-

¹⁾ Acta horti botan. Univ. Imp. Jurjewensis. Vol. XII. 1911. p. 52—60. [Russisch.]

fusion erhalten. Folglich existiert keine völlige Verschmelzung, sondern nur eine temporäre Vermischung, welche unsere heutigen optischen Hilfsmittel wohl kaum imstande sind, zu analysieren. Eine gegenseitige Beeinflussung der elterlichen Elemente, welche hierbei offenbar vorhanden ist, kann aber auch bei Kernkonjugation in den Gameten stattfinden, wenn beide Kerne, das sogenannte Synkarion, sich in konjugiertem Zustande zu teilen fortfährt. Wir wissen nicht, worin diese engen Relationen zwischen den Elementen der konjugierten Kerne bestehen; ob sie qualitativ oder quantitativ von den Relationen bei völliger Verschmelzung (Karyogamie) verschieden sind. Wenn es aber nur quantitative Unterschiede sind, weshalb sollte man nicht die Kernannäherung in den Gameten und die Bildung eines Synkarions als entscheidenden Moment in der Befruchtung betrachten und von diesem Moment an den Beginn der zweiten, diploiden Generation rechnen? Zu einem ähnlichen Schluß kommen auch Maire (1901) und Vuillemin (1908). Folglich können wir den Entwicklungsabschnitt, in welchem die elterlichen Kerne in konjugiertem (Synkarion), aber noch nicht kopuliertem Zustande sich befinden, als diploide Generation ansehen, welche mit dem Reduktionsprozeß endet. Ferner folgt hieraus, daß auch bei *E. lactiflua*, wo die konjugierten Kerne aus der Gamete in die Zygote übergeführt wird, die Existenz einer allerdings äußerst schwach entwickelten diploiden Generation angenommen werden kann.

Was die übrigen erwähnten theoretischen Fragen anbetrifft, so wissen wir jetzt, dank den ausgezeichneten Untersuchungen Gerasimows (1900, 1901, 1904,) und anderer, daß zwischen Kern und den anderen Zellteilen eine dynamische Kernplasmarelation besteht, welche die Kernlage im gegebenen Moment bestimmt. In zweikernigen vegetativen Zellen von *Spirogyra* ist außerdem noch eine abstoßende Kraft zwischen beiden Kernen vorhanden. Nemeč kommt fast zu denselben Schlußfolgerungen, ist aber geneigt, die hauptsächlichste Kraftquelle, welche die Kernlage bestimmt, nicht so sehr in dem Kern selbst, als vielmehr in der abstoßenden Fähigkeit der äußersten Protoplasmaschicht zu suchen. Der Kern spielt seiner Meinung nach eine mehr passive Rolle, obgleich er auch eine gewisse Wirkungssphäre besitzt. Die Intensität dieser Kernplasmarelation vergrößert sich mit der Zunahme von Kern- und Protoplasmanasse.

Die Erscheinungen, welche ich in den Progameten, Gameten und Zygoten bei *E. lactiflua* beobachtet habe, stehen in guter Übereinstimmung mit einer solchen Anschauungsweise.

Die zahlreichen Kerne in den Hyphen sind anfangs mehr oder weniger gleichmäßig im wandständigen Plasma verteilt. Die Einflußsphäre der einzelnen Kerne kann wegen ihrer Kleinheit nicht groß sein. Die abstoßende Kraft erreicht kaum den nächstgelegenen Kern und wegen der schnellen Plasmaströmung in den Hyphen kann ein dynamisches Gleichgewicht zwischen Kernen und wandständigem Plasma nicht zustande kommen.

Jedoch, die Plasmaströmung hört auf am Hyphenende, welches zur Progamete wird, der Turgor vergrößert sich unter dem Druck des nachströmenden Plasmas, die Membran wird gedehnt, und die Kerne verteilen sich mehr oder weniger regelmäßig längs der Progametenwand. Es beginnt die Relation zwischen den Kernen, welche sich zuerst in dem Zustandekommen von gleichen Kernabständen untereinander und von der Zellperipherie und in simultaner Kernteilung äußert, wobei die Spindeln der sich teilenden Kerne senkrecht zur Peripherie gerichtet werden. Die Vergrößerung der Kernzahl und Kernmasse bringt mit sich eine Annäherung der Kerne untereinander, und mit dem peripherischen Plasma, was wiederum neben dem Turgor Ursache zu einer Anschwellung der Progamete sein kann (im Sinne G e r a s s i m o w s). Unbekannt bleibt, auf welche Weise einer der zahlreichen Kerne in das Zentrum der Progamete gelangt. Irgendein Coenocentrum, welches wahrscheinlich eine diesbezügliche Bedeutung bei den *Peronosporeen* hat, konnte ich nicht feststellen. Ein solches ist auch bei den *Mucorineen* bisher nicht gesehen worden. Doch wie dem auch sei, während der Hauptkern an Masse und Oberfläche zunimmt, vergrößert er auch seinen Einfluß auf die übrigen Kerne. Dieser Einfluß äußert sich darin, daß er sie aus dem verbreiterten Ende der Progamete in den unteren Teil derselben hinausstößt. Aber der Einfluß des heranwachsenden Hauptkernes erstreckt sich auch auf die Progametenwand; denn kaum haben sich die letzten überflüssigen Kerne dem Einfluß des Hauptkernes entzogen, so bildet sich in gleicher Entfernung von letzterem eine Querwand. Die Gamete ist einkernig geworden und infolge gleichartiger Wechselbeziehung zwischen Kern und peripherischem Plasma, nimmt der Kern seine zentrale Lage ein. Hierauf folgt parallele Vergrößerung sowohl des Kernes als auch der ganzen Gamete. In gleicher Weise und zu gleicher Zeit geht wohl dasselbe in der anliegenden männlichen Gamete vor sich, aber die gegenseitigen Wechselbeziehungen zwischen dem männlichen Kern und den Gametenwänden müssen hier etwas andere sein, wodurch sich die andere Form der männlichen Gamete erklären läßt.

Wenn wir die Existenz von abstoßenden Kräften in den peripherischen Plasmaschichten annehmen, so müssen das Gleichgewicht und die zentrale Lage des Kernes sich ändern, sobald die Gametenkopulation eintritt und eine Öffnung in der Wand gebildet wird. Falls die dynamischen Beziehungen in jeder der Gameten ganz gleiche wären, so müßten die Kerne sich einander entgegen zur Öffnung bewegen (völlige Isogamie). Dieses findet aber bei *E. lactiflua* nicht statt infolge abweichender dynamischer Eigenschaften beider Geschlechter. Der männliche Kern wird in die weibliche Gamete hinübergestoßen und dem weiblichen Kern genähert. Die gegenseitig abstoßenden Kräfte der Kerne, welche G e r a s s i m o w in vegetativen Zellen der *Spirogyra* beobachtete, sind hier in den Geschlechtszellen offenbar schwächer geworden, jedoch nicht ganz geschwunden, wie es in Fällen typischer Kopulation bei anderen Pflanzen zu sein pflegt.

Infolge Übertritts des männlichen Kernes in die weibliche Gamete und infolge Ausbleibens der Kernfusion verändert sich die Kernplasmarelation. Die Kernmasse nimmt zu und hauptsächlich vergrößert sich ihre Kernoberfläche (sie wird als besonders dynamisch angesehen) und dementsprechend vergrößert sich auch der Zellenumfang der weiblichen Gamete. Die erhöhte dynamische Wirkung der konjugierten Kerne (Synkarion) äußert sich hier darin, daß der weibliche Gameteninhalt sich aus der zu dieser Zeit schon fest und unnachgiebig gewordenen Zellwand zu befreien sucht. Dieses führt zur Zygotenbildung, in welche zuletzt auch beide Kerne übergeführt werden. Die anfangs dünnwandige Zygote wächst so lange, bis das dynamische Gleichgewicht zwischen Kernmasse und den peripheren Plasmaschichten wieder hergestellt ist.

Wenn auch eine derartige Erklärung des Befruchtungsprozesses bei *E. lactiflua* gut mit den cytologischen Befunden übereinstimmt, so ist hierbei nicht zu vergessen, daß zu diesem Versuch Übereinstimmung herbeizuführen, eine ganze Reihe von Hilfs-hypothesen notwendig waren. N e m e c warnt vor Übereilung in solchen Fällen. Er schreibt: „Überhaupt ist es sehr mißlich, auf Grund der formalen Verhältnisse gleich zu physiologisieren“ (l. c. p. 497). Das letzte Wort hat hierbei, wie auch in vielen anderen derartigen Fällen, das Experiment zu sprechen.

Stets aber kann man auf Tatsachen hinweisen, welche nicht in den Rahmen der Hypothese hineinzupassen scheinen. Ein Beispiel hierfür bietet jener Fall im Befruchtungsprozeß von *E. lactiflua*, von dem ich schon im Abschn. III gesprochen und auf Taf. V, Fig. 37 abgebildet habe. Hier kann der männliche Kern wegen Enge der Kopulationsöffnung nicht in die weibliche Gamete gelangen. Man müßte annehmen, daß das weitere Schicksal der weiblichen Gamete infolgedessen geändert werden würde, da die normale Relation zwischen Kernmasse und Protoplasma gestört worden ist. Wir beobachten aber das Gegenteil. Die weibliche Gamete, obgleich nur einen Kern enthaltend, bildet eine Zygote in gleicher Weise, als ob eine wirkliche Befruchtung stattgefunden hätte. Wie ist diese merkwürdige Erscheinung zu erklären? Es ist augenscheinlich, daß der Körper des männlichen Kernes nicht unbedingt notwendig ist für die Weiterentwicklung der weiblichen Gamete. Man könnte gewiß diesen Fall als Parthenogenese ansehen, wenn nicht die Möglichkeit anderer Erklärung vorläge. Einerseits könnte eine dynamische Fernwirkung des männlichen Kernes durch die Öffnung in die andere Zelle angenommen werden, oder andererseits könnte man als wesentliches Element bei der Befruchtung nicht den Kern der männlichen Zelle, sondern das Plasma ansehen, da in diesem Fall nur letzteres in die weibliche Gamete übertreten konnte. Für beide Voraussetzungen können Stützen gefunden werden. Die Hypothese der Fernwirkung, welche auf den Untersuchungen von G e r a s s i m o w und N e m e c beruht, haben wir oben schon mehrfach benutzt. Für die Ansicht, daß nicht der Kern allein eine Rolle

bei der Befruchtung und Vererbung spielt, erheben sich in letzter Zeit mehrfach autoritative Stimmen, so z. B. Godlewski jun. auf zoologischem Gebiet, Nemeč auf botanischem. Nemeč kommt auf Grund seiner Versuche, Kernverschmelzungen in den Wurzeln der Pflanzen künstlich hervorzurufen, zum Schluß, daß möglicherweise die Kernverschmelzung bei der Befruchtung gar nichts mit dem Wesen dieses Prozesses zu tun hat, sondern ein autoregulativer Vorgang ist, der in jeder beliebigen mehrkernigen Zelle stattfinden kann (l. c. p. 486). Die Zukunft wird lehren, ob dem so ist. Bei *E. lactiflua* aber haben wir es jedenfalls mit folgenden Möglichkeiten zu tun, erstens, daß der Übertritt des männlichen Kernes in die weibliche Gamete nicht unbedingt zu ihrer Weiterentwicklung nötig ist — zweitens, wenn der Fall nicht als Parthenogenese betrachtet werden soll —, daß der Kern eine dynamische Wirkung auf verhältnismäßig große Entfernung (bis in die Nachbarzelle) ausübt oder aber drittens, daß die Cytoplasmavereinigung im Befruchtungsprozeß wichtiger als die Kernfusion ist.

Diese hier berührten theoretischen Fragen können natürlich auf Grund unserer Untersuchungen von *Endogone* nicht gelöst werden, ohne wiederum zu immer neuen Hilfshypothesen Zuflucht zu nehmen. In unseren Beispielen haben wir unter anderem stillschweigend die Hypothese zugelassen, daß der Scheitel der Progameten sich durch irgend etwas von gewöhnlichen Hyphenenden unterscheidet. Sonst bliebe es unverständlich, weshalb nicht jedes Hyphenende infolge derselben Relationen in Progameten verwandelt wird. Ferner nahmen wir an, daß die männliche Gamete sich in irgend etwas von der weiblichen unterscheidet, daß der männliche Kern andere dynamische Einwirkungen ausübt als der weibliche. Sonst wäre es unverständlich, weshalb der männliche Kern zum weiblichen übertritt und nicht umgekehrt. Endlich ließen wir die Hypothese zu, daß die abstoßende Kraft des Kernes im Progametenstadium größer ist und darauf bei der Kopulation schwindet. Sonst bliebe es völlig unverständlich, weshalb der zentrale Progametenkern alle übrigen Kerne hinausstößt, selbst aber zum Kern des anderen Geschlechts sich anders verhält usw.

Es wiederholt sich die allgemeine Erscheinung in der Natur: Was uns einfach erschien, erweist sich als zusammengesetzt und verlangt seinerseits wieder Erklärung in elementarerer Erscheinungen und so vielleicht ohne Ende.

Auch diese Untersuchung kann nicht beanspruchen, sich in dieser Beziehung von anderen zu unterscheiden. Trotz Aufklärung einiger neuer Tatsachen haben sich hierbei mehrere neue Fragen ergeben, die zu entscheiden der Zukunft überlassen werden muß.

Literatur.¹⁾

- Baccarini, P., Sopra alcuni microorganismi del Disodile di Mellili. (Bull. Accad. Gioenia, Catania. LXIV. 1900. p. 3.)
- Sopra i caratteri di qualche *Endogone*. (Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. X. 1903. p. 79—92.)
- de Bary, A., Vergl. Morphologie u. Biologie der Pilze. Leipzig 1884.
- Berkeley, J. M., Notices of British hypogaeous Fungi. (Ann. and Magaz. of Natur. History. Vol. XVIII. 1846. p. 81.)
- Flora Tasmaniae. — Fungi. (Hookers Botany of the Antarctic Voyage. Part. III. Vol. II. 1860. p. 270.)
- Berlese, A. N., Über die Befruchtung und Entwicklung der Oosphäre bei den Peronosporeen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. 1898. p. 159. tab.)
- Blackman, V. H., On the fertilization, alternation of generation and general cytology of the Uredineae. (Ann. of Bot. Vol. XVIII. 1904. p. 323—373. tab.)
- and Fraser, H. C. J., On the sexuality and development of the ascocarp of *Humaria granulata* Quél. (Proc. Roy. Soc. Ser. B. 77. N. B. 1906. p. 518.)
- Blakeslee, A. F., Sexual reproduction in the *Mucorineae*. (Proc. of the Americ. Acad. of Arts a. Scienc. XL. 1904. p. 203—321. tab.)
- Brefeld, O., Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft IV. 1881. p. 84.
- Untersuchungen a. d. Gesamtgeb. der Mycologie. Heft VI. 1884.
- Dasselbe. Heft IX. 1891. p. 118.
- Bucholtz, F., Hypogaeen aus Rußland. (Hedwigia. XL. 1901. p. 313.)
- Beiträge zur Morphologie und Systematik der Hypogaeen (Tuberaceen und Gastromyceten pr. p.) nebst Beschreibung aller bis jetzt in Rußland angetroffenen Arten. (Aus d. Naturhist. Museum d. Gräfin K. P. Scheremetjeff in Michailowskoje, Gouvernem. Moskau. I. 1902. p. 80—83. Taf. II. 11—13; IV, 1—3; V, 3, 4.) Mit 5 Taf. [Russ. mit deutsch. Resumé.]
- Zweiter Nachtrag zur Verbreitung der Hypogaeen in Rußland. (Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. 1907. p. 447, 448.)
- Zur Entwicklungsgeschichte des Balsamiaceen-Fruchtkörpers nebst Bemerkungen zur Verwandtschaft der Tuberineen. (Annales mycolog. Vol. VIII. 1910. p. 121—141. tab.)
- Die Grundlagen der heutigen Systematik der Ascomyceten. (Acta horti bot. Univ. Imp. Jurjewensis. T. XI. 1910. p. 97—116.) [Russisch.]
- Über die Befruchtung von *Endogone lactiflua* Berk. Vorl. Mitt. (Annales mycolog. Vol. IX. 1911. Heft 4.)
- Neue Beitr. z. Morph. u. Cytologie d. unterird. Pilze T. I. Die Gattung *Endogone* Link. (Aus d. Nat.-hist. Museum d. Gräfin K. Scheremetjeff in Michailowskoje, Gouv. Moskau. Lfg. IX. Riga 1911. pp. 108 mit 8 Taf. [Russisch mit deutsch. Resumé.]

¹⁾ Da das russische Manuskript dieser Arbeit bereits im Mai 1911 fertig war und dieselbe schon im August 1911 im Druck erschien, so konnten einige neuere diesbezügliche Abhandlungen nicht mehr berücksichtigt werden. Auch bei dieser deutschen Ausgabe, welche bereits im Herbst 1911 dem Druck übergeben wurde, habe ich keine Veranlassung Änderungen vorzunehmen, obgleich z. B. Krüger (1910) im Centralbl. f. Bakteriologie, Moreau (1911) im Bull. Soc. myc. de France und vor allem Claussen (1912) in Zeitschr. f. Bot. mehrere angeregte Fragen über die Kernverhältnisse bei den *Phycomyceten* und *Ascomyceten* behandeln. Verf.

- Chmielewsky, W., Zur Frage der Kopulation der Kerne beim Geschlechtsprozeß der Pilze. (Mém. d. Neuruss. Naturf.-Gesellsch. Odessa. XIII. 1888. p. 113.) [Russisch.]
- Materialien zur Morphologie u. Physiologie des Sexualprozesses bei den niederen Pflanzen. (Arbeit. d. Naturf.-Gesellsch. an der Univ. Charkow. T. XXV. 1890—1891. p. 89—168. tab.) [Russisch.]
- Christman, A. H., Sexual reproduction in rusts. (Bot. Gaz. Vol. 39. 1905. p. 267—275. tab.)
- Alternation of generation and the morphology of the sporeforms in rusts. (Bot. Gaz. Vol. 44. 1907. p. 81—101.)
- Claussen, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Boudiera*. (Bot. Ztg. Bd. 63. 1905. p. 1. tab.)
- Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. (Vorläuf. Mitt.) (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXV. 1907. p. 586—590.)
- Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*. (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXV. 1908. p. 144. tab.)
- Corda, A. C. J., Icones fungorum. T. V, 1842. p. 25. T. VI. tab. IX. fig. 94.
- Anleitung zum Studium der Mycologie. Prag 1842. p. LXXIX et 100 (inter *Pisocarpiaceas*).
- Dangeard, P., La reproduction sexuelle des Ascomycètes. (Le Botaniste. Sér. IV. 1894.)
- La fécondation nucléaire chez les Mucorinées. (Compt. Rend. Acad. d. Sc. Vol. 142. 1906. p. 645—646.)
- Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. (Le Botaniste. Sér. X. 1907.)
- Davis, M., The fertilization of *Albugo candida*. (Bot. Gaz. Vol. 29. 1900. p. 297. tab.)
- Oogenesis in *Saprolegnia*. (Bot. Gaz. Vol. 35. 1903. p. 233. tab.)
- Oogenesis in *Vaucheria*. (Bot. Gaz. Vol. 38. 1904. p. 81.)
- Ferguson, M. C., Contributions to our knowledge of the life history of *Pinus* etc. (Proc. Wash. Acad. of Sc. V. VI. 1904.)
- Fischer, Alfr., Phycomycetes (Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich u. der Schweiz. Bd. I. Pilze. Abt. IV. Leipzig 1892).
- Fischer, Ed., Hemiascineen und Tuberineen. (Rabenhorsts Kryptogamenflora etc. Bd. I. Pilze. Abt. V. 1897. p. 124.)
- Fries, El., Systema mycologium. Vol. II. Lundae 1823. p. 295, 296.
- Gerassimow, I. I., Über die Lage und Funktion des Zellkerns. (Bull. Soc. Imp. d. Naturalistes de Moscou. Année 1899. p. 220—267.) Ersch. 1900.
- Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (Bull. Soc. Imp. d. Naturalistes de Moscou. 1901. p. 185—220. tab.)
- Zur Physiologie der Zelle. (Bull. Soc. Imp. d. Naturalistes de Moscou. 1904. p. 1—134. tab.)
- Über die Größe des Zellkerns. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XVIII. 1904. p. 45—118. tab.)
- Gruber, E., Über das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporien von *Sporodinia grandis*. (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 19. 1901. p. 51.)
- Guignard, L., Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. (Bull. de la soc. bot. de France. T. 34. 1890.)
- Hagem, O., Untersuchungen über norwegische Mucorineen. I. (Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. Math.-Naturw. Kl., 1907.)

- Hagem, O., Untersuchungen über norwegische Mucorineen. II. (Videnskabs-Selskabets Skrifter, I. Math.-Naturw. Kl. 1910.)
- Häcker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. (Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 37. N. F. 30. 1902. p. 297—400.)
- Henckel, A., Einige Beiträge zur Histologie der *Mucoraceae*. (Scripta botan. Vol. XXIII. 1905—1906. p. 124—132. [Russisch mit deutsch. Resumé.]
- Harkness, H. W., Californian hypogaeous Fungi. (Proceed. California Acad. of Scienc. Ser. III. Botany. Vol. I. 1899. p. 280.)
- Heidinger, W., Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 26. 1908. p. 313, tab.)
- Hennings, P., Beiträge zur Pilzflora Südamerikas. II. (Hedwigia. Bd. 36. 1897. p. 190—246, tab.)
- Hennings, P., Lindau, G., u. Neger, F., Kryptogamenflora d. Mark Brandenburg. Bd. VII. Pilze. Heft I. 1905. p. 3—5.
- Hesse, R., Die Hypogaeen Deutschlands. Bd. II. 1894. p. 77. Anm.
- Jaczewsky, A., Mykologische Flora des europäischen und asiatischen Rußlands. T. I. Die Peronosporaceen. Moskau 1901.
- Ikeno, S., Studien über die Sporenbildung bei *Taphrina Johansonii* Sad. (Flora. Bd. 88. 1901. p. 229—231, tab.)
- Die Sporenbildung der *Taphrina*-Arten. (Flora. Bd. 92. 1903. p. 1—31, tab.)
- Juel, H. O., Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. (Flora. Bd. 91. 1902. p. 47.)
- Kasanowsky, V., *Aphanomyces laevis* de Bary. I. Entwicklung der Sexualorgane und Befruchtung. (Ber. D. Bot. Ges. Bd. XXIX. 1911. p. 210 bis 228, tab.)
- Klebahn, H., Über die Zygosporen einiger Conjugaten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1888. p. 160—166.)
- Kunze, G. und Schmidt, J. K., Mykologische Hefte. Vol. II. Leipzig. 1823. p. 113.
- Kurssanow, L., Zur Sexualität der Rostpilze. (Zeitschr. f. Botanik. Bd. II. 1910. p. 81—93, tab.)
- Über die Teilung der Kerne bei *Vaucheria*. (Биологический журналъ Т. II. кн. 1-ая. Москва 1911.)
- Léger, M., Structure et développement de la zygospore du *Sporodinia grandis*. (Rev. gén. de Bot. VII. 1895. p. 481—496, tab.)
- Lendner, Alf., Les Mucorinées de la Suisse. (Matériaux pour la Flora cryptogamique Suisse. Vol. III. Fasc. 1. Berne 1908.)
- Link, H. Fr., Observationes in ordines plantarum naturales. Dissertatio I. (Magaz. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin. Bd. III. 1809. p. 33. tab. II. fig. 52.)
- Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. I. Algen u. Pilze. Jena 1907.
- Ludwig, F., Entomologische Mitteilungen. (51. u. 52. Jahresber. d. Gesellsch. v. Freunden d. Naturw. in Gera, Reuß. Sep.-Abz. p. 6, 7.)
- Magnus, P., Über die Membran der Oosporen von *Cystopus Tragopogonis* [Pers.]. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XI. 1893. p. 327, tab.)
- Maire, R., L'évolution nucléaire chez les Urédinées et la sexualité. (Extr. du Compt. rend. du congrès internat. de bot. à Expos. univers. de 1900. Lons-le Saunier 1901.)
- Recherches sur quelques Ascomycètes. (Annales mycolog. Vol. III. 1905. p. 123—154, tab.)

- Mattirolo, O., Elenco dei „Fungi hypogaei“ raccolti nelle foreste di Vallombroso negli anni 1899—1900. (Malpighia. XIV. 1900. p. 14, 15.)
- Mereschkowsky, K., Die Theorie zweier Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. (Biolog. Centralbl. 1910. p. 278 u. ff.)
- Miyake, K., The fertilization of *Pythium de Baryanum*. (Ann. of Bot. Vol. XV. 1901. p. 653, tab.)
- Nawaschin, S., Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledoneen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVIII. 1900. p. 224, tab.)
- Nawaschin, S., Über die Befruchtung bei Kompositen und Orchideen. (Bull. de l'Acad. d. sc. à St. Petersburg. XXIII. 1905—1906. p. 335—340.) [Russisch.]
- Nees v. Esenbeck, Chr. G., Das System der Pilze und Schwämme. 4^o. Würzburg. 1817 p. 158—159. Fig. 145.
- Nemec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910.
- Nowakowski, L., Przyczynek do morfologii i systematyki skoczkw (*Chytridiaceae*). (Pamiętnik Akad. Umiejętności w Krakowie. Wydział matem.-przyrodn. T. IV. 1878. p. 174—198, tab.)
- Olive, E. W., Cytological studies on the *Entomophthoraceae*. (Bot. Gaz. Vol. 41. 1906. p. 192, 229.)
- Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. (Ann. of Bot. Vol. 22. 1908. p. 331—360.)
- Oltmanns, Fr., Über die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. (Flora. Bd. 80. 1895. p. 388.)
- Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I/II. 1904/05.
- Pace, L., Fertilization in *Cypripedium*. (Bot. Gaz. Vol. 44. 1907.)
- Pampaloni, L., Microflora e microfauna nel Disodile di Melilli in Sicilia. (Rendic. Accad. Lincei. Cl. fis.-mat. e nat. ser. 5. Vol. XI. 1902. p. 248—253.)
- I resti organici nel Disodile di Melilli in Sicilia. (Palaeontographia ital. VIII. 1902. p. 121—130, tab.)
- Patouillard, N., Champignons de la Guadeloupe. (Bull. Soc. myc. France. T. XVIII. 1902. p. 171—186.)
- Note sur le genre *Paurocotylis* Berk. (Bull. Soc. myc. France. Vol. XIX. 1903. p. 339—341.)
- Popta, C., Beiträge zur Kenntnis der *Hemiasci*. (Flora. Bd. 86. 1899.)
- Raciborski, M., Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum*. (Flora. Bd. 82. 1896. p. 107—132.)
- Ramlow, G., Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelebolus stercoreus* Tode. (Bot. Ztg. Bd. 64. 1906. p. 85—99, tab.)
- Riddle, L. W., Contributions to the cytology of the *Entomophthoraceae*: Preliminary communication. (Rhodora. Vol. VIII. 1905. p. 67, 68.)
- On the cytology of the *Entomophthoraceae*. (Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. XLII. 1906. p. 177—197, 3 tab.)
- Ruhland, W., Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigoni* und einiger *Peronosporeen*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 135.)
- Saccardo, P. A., Fungi veneti vel critici vel mycologiae Venetae addendi. Ser. VI. (Michelia. Vol. I. 1877. p. 1.)

- Saccardo, P. A. e Cavara, F., Funghi di Vallombroso. I. (Nuov. Giorn. bot. ital. Vol. VII. 1900. p. 296.)
- Sadebeck, R., Untersuchungen über die Pilzgattung *Exoascus* etc. (Jahrb. d. wiss. Anstalt. z. Hamburg. 1883. p. 93—124, tab.)
- Über die im Ascus der *Exoasceen* stattfindende Entwicklung der Inhaltsmassen. (Sitzungsber. d. Ges. f. Botan. Hamburg. H. I. 1886. p. 5. Bot. Centralbl. Bd. XXV. 1886. p. 123.)
- Sadebeck, R., Die parasitischen Exoascaceen. Eine Monographie. (Jahrb. d. wiss. Anstalt. Hamburg. X. 1893.)
- Schröter, J., Über die auf Hutpilzen vorkommenden Mucorineen. (64. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kult. 1886. p. 183.)
- Die Pilze Schlesiens. I. Hälfte. (Cohn, Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. III. 1889. p. 259, 260.)
- *Hemiascineae*. (Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamil. T. I. Abt. I. 1894. p. 148.)
- Spegazzini, C., Las trufas argentinas. (Anal. soc. cientif. Argentina. XXIV. 1887. p. 120—128.)
- Fungi argentini novi vel critici. (Anal. de Mus. Nacion. de Buenos Aires. 1899. p. 81—365, 2 tab.)
- Stevens, F. L., The compound oosphere of *Albugo Bliti*. (Bot. Gaz. Vol. 28. 1899. p. 149, tab.)
- Gametogenesis and fertilization in *Albugo*. (Bot. Gaz. Vol. 32. 1901. p. 77. tab.)
- Stoppel, R., *Eremascus fertilis* nov. spec. (Flora. Bd. 97. 1907. p. 332 bis 346, tab.)
- Thaxter, R., The *Entomophthoreae* of the United States. (Memoirs Boston Soc. of Natur. Hist. IV. N. VI. 1888. p. 134, 8 tab.)
- Trow, A. H., Biology and cytology of *Pythium ultimum* nov. sp. (Ann. of Bot. Vol. XV. 1901. p. 269.)
- On fertilization in the *Saprolegnia*. (Ann. of Bot. Vol. XVIII. 1904. p. 541, tab.)
- Tulasne, L. R. e Tulasne, C., Fungi nonnulli hypogaei novi v. minus cognit. (Giorn. botan. Ital. Vol. II. 1845. part. 1. p. 63.)
- Fungi hypogaei. Ed. I. Paris. 1851. Ed. altera. 1862. p. 181, 183. Tab. XX. fig. I, II.
- Vuillemin, P., Sur un cas particulier de la conjugaison des Mucorinées. (Bull. Soc. Bot. France. XXXIII. 1886. p. 236.)
- Développement des azygospores d'*Entomophthora*. (Compt. Rend. T. 130. 1900. p. 522.)
- Recherches morphologiques et morphogéniques sur la membrane des zygosporos. (Bull. soc. sci. Nancy. Sér. 3. T. IV. 1903. p. 239—267, tab.)
- Les bases actuelles de la systématique en mycologie. (Progress. rei botan. Vol. II. 1908. p. 1—170.)
- Wager, H., Observations on the structure of the nuclei in *Peronospora parasitica* and on their behaviour during the formation of the oospore. (Ann. of Bot. Vol. 4. 1889. p. 127.)
- On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lév. (Ann. of Bot. Vol. X. 1896. p. 295, tab.)
- On the fertilization of *Peronospora parasitica*. (Ann. of Bot. Vol. XIV. 1900. p. 263—279, tab.)

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen von Präparaten, welche mit einem Mikroskop von Zeiss (Ob. DD und Apochromat 2 mm mit 1,30 Apertur und Okular 2 und 4) und Reichert (Ob. 6 b, 7 a und Okul. 2 und 4) untersucht wurden.

Tafel III.

Endogone lactiflua Berk.

- Fig. 1. Eine den Fruchtkörper durchziehende, einem fremden höheren Pilz angehörige Hyphe.
,, 2. Die den Fruchtkörper zusammensetzenden Hyphen.
,, 3. Hyphe mit Querwand und umgebogenem Ende.
,, 4—10. Anschwellungen der Hyphen an den Enden und an den Seiten, wahrscheinlich Progametenanlagen vorstellend.
,, 11—13. Junge Progameten verschiedener Herkunft und Geschlechts, einander berührend.
,, 14. Einzelne Progamete.
,, 15. Zwei Progameten mit wurmförmigen Anhängseln.
,, 16. Sich berührende Progameten mit zahlreichen Kernen längs den Wänden.
,, 17 u. 18. Querschnitt durch junge Progameten mit in Teilung begriffenen Kernen längs den Wänden.
,, 19. Weibliche Progamete mit anliegender, männlichen; in ersterer ein zentraler und mehrere peripherische Kerne.
,, 20 u. 21. Zurückströmende Kerne in der weiblichen Progamete.
,, 22. Weibliche Progamete mit wandständigen Kernen.

Fig. 1, 2, 4—14, 16—22 von Material 21; Fig. 3 von 7; Fig. 15 von 15. — Fig. 1, 16—22 sind Mikrotomschnitte. — Vergrößerungen: Fig. 1, 16—22—950 fach; Fig. 2, 9, 13—350 fach; Fig. 3, 15—250 fach; Fig. 4—8, 10—12, 14—600 fach.

Tafel IV.

Endogone lactiflua Berk.

- Fig. 23. Auftreten der Querwand in der männlichen Progamete.
,, 24. Bildung der Kopulationsöffnung zwischen beiden Gameten.
,, 25. Ungleichmäßig reifende Gameten.
,, 26. Gamete mit Kernen, die sich nicht rechtzeitig in den Suspensor zurückgezogen haben.
,, 27. Gameten im Momente der Kopulation.
,, 28. Sekundäre Querwandbildung im Suspensor.
,, 29. Zwei charakteristisch eingebogene Kopulationszellen.
,, 30. Übertritt des männlichen Kernes in die weibliche Gamete; Querschnitt.
,, 31. Weibliche Gamete mit beiden Kernen.
,, 32. Eingebogene weibliche Gamete in Zusammenhang mit den Hyphen.
,, 33. Charakteristische Form des weiblichen Suspendors.
,, 34 u. 35. Beginn der Zygotenbildung.
,, 36. Kopulationsäste mit Zygotenanlage.

Fig. 23—25 von Material 21; Fig. 36 von 18. — Fig. 23—31, 33—35 sind Mikrotomschnitte. — Vergrößerungen: Fig. 23—31, 33—950 fach; Fig. 32—350 fach; Fig. 34, 35—550 fach; Fig. 36—450 fach.

Tafel V.

Endogone lactiflua Berk.

- Fig. 37. Zygotenbildung ohne männlichen Kern.
,, 38—42. Verschiedene Stadien des Kernübertrittes in die Zygote.

Fig. 43. Verschuß der Zygotenöffnung durch ein Häutchen.

„ 44 u. 45. Junge Zygoten mit beiden Kernen.

Fig. 37—45 von Material 21. — Alle Figuren sind Mikrotomschnitte. — Fig. 37—39, 41, 42, 44, 45 vergrößert 950 fach; Fig. 40, 43—550 fach.

Tafel VI.

***Endogone lactiflua* Berk.**

Fig. 46. Hyphen, die junge Zygote einhüllend.

„ 47. Entstehung der Hyphenhülle an der Zygote.

„ 48 u. 49. Zygote mit quer durchschnittener Hyphenhülle.

„ 50. Eine aus der Hyphenhülle herausfallende Zygote.

Fig. 46—50 von Material 21. — Fig. 46—49 sind Mikrotomschnitte. — Fig. 46, 47 vergrößert 950 fach; Fig. 48, 49—550 fach; Fig. 50—350 fach.

Tafel VII.

***Endogone lactiflua* Berk.**

Fig. 51. Reife Zygote mit gespaltener Membran und „Flammenkrone“.

„ 52. Zygote mit „Flammenkrone“ in Verbindung mit der Gamete.

„ 53 u. 54. Zwei Typen der Zungenbildung an der „Flammenkrone“.

„ 55. Anormale Wandverdickung der Gamete und Zygote (Flammenkrone nicht ausgezeichnet).

„ 56—58. Reife Zygoten mit herausfallendem Inhalt und Kopulationsästen.

Fig. 51, 58 von Material 21; Fig. 52, 55, 56 von 18; Fig. 53, 54 von 17; Fig. 57 von 16. — Fig. 51—55 sind Mikrotomschnitte. — Vergrößerungen: Fig. 51, 52, 55—550 fach; Fig. 53, 54—950 fach; Fig. 56, 57—250 fach; Fig. 58—350 fach.

Tafel VIII.

***Endogone lactiflua* Berk.**

Fig. 59 u. 60. Zygoten mit Kopulationsästen.

„ 61. Reife Zygote mit beiden, nicht verschmolzenen Kernen; Hülle nicht gezeichnet.

***Endogone macrocarpa* Tul.**

Fig. 62 u. 63. Junge Chlamydosporen.

„ 64. Junge Chlamydospore mit rückströmendem Plasma.

„ 65. Junge Chlamydospore mit einströmendem Plasma.

„ 66. Desgl., oberer Teil nicht ausgezeichnet.

„ 67. Desgl., mit eingedrückten Wänden.

„ 68 u. 69. Chlamydosporen und Hyphenfusionen.

„ 70. Hyphen mit falschen Querwänden.

Fig. 59 von Material 7; Fig. 60 von 16; Fig. 61 von 18; Fig. 62—67, 70 von 26; Fig. 68, 69 von 25. — Fig. 61, 65—67 sind Mikrotomschnitte. — Vergrößerungen: Fig. 59, 60, 62—64, 68—70—250 fach; Fig. 61, 65, 66—550 fach; Fig. 67—450 fach.

Tafel IX.

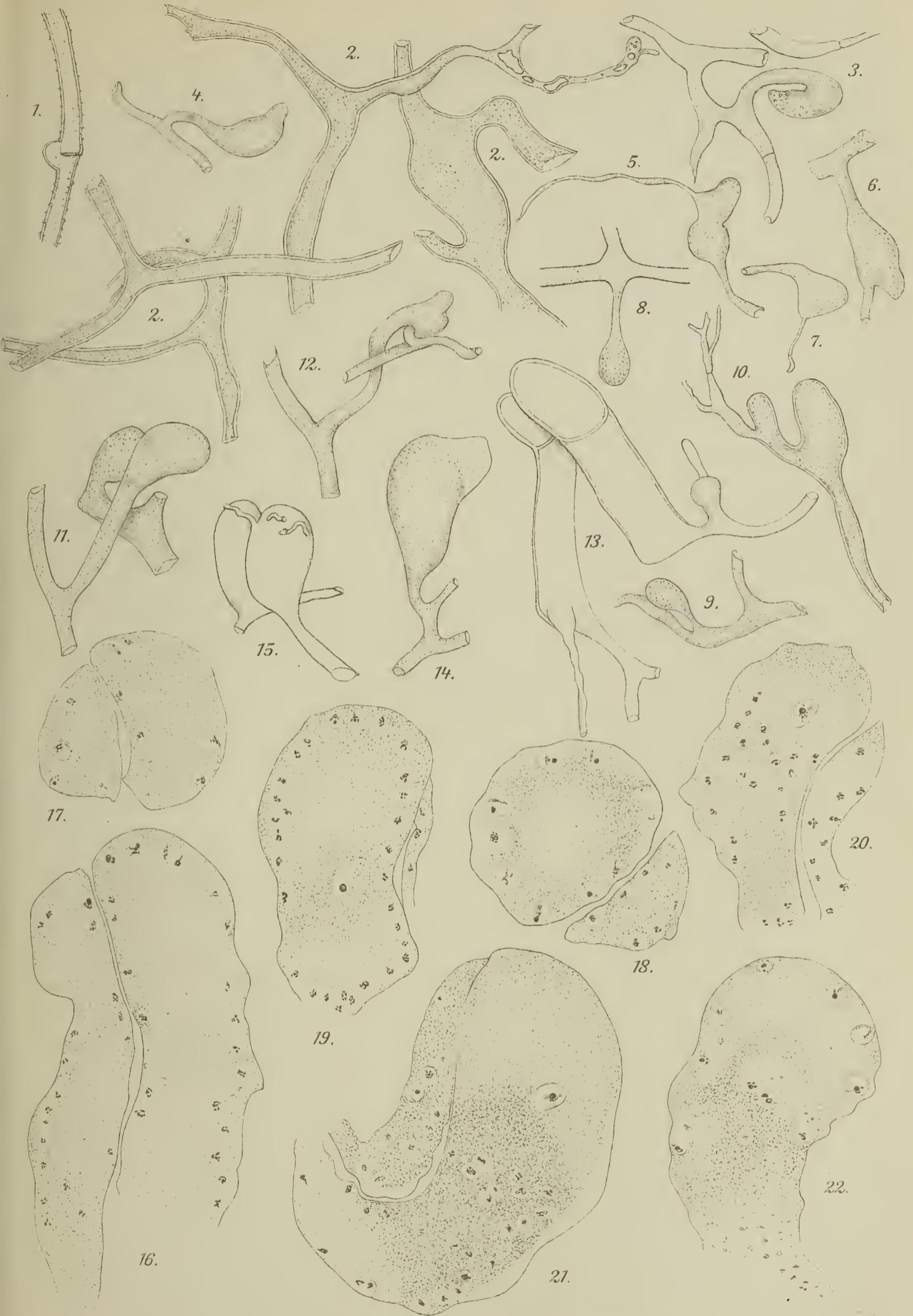
***Endogone macrocarpa* Tul.**

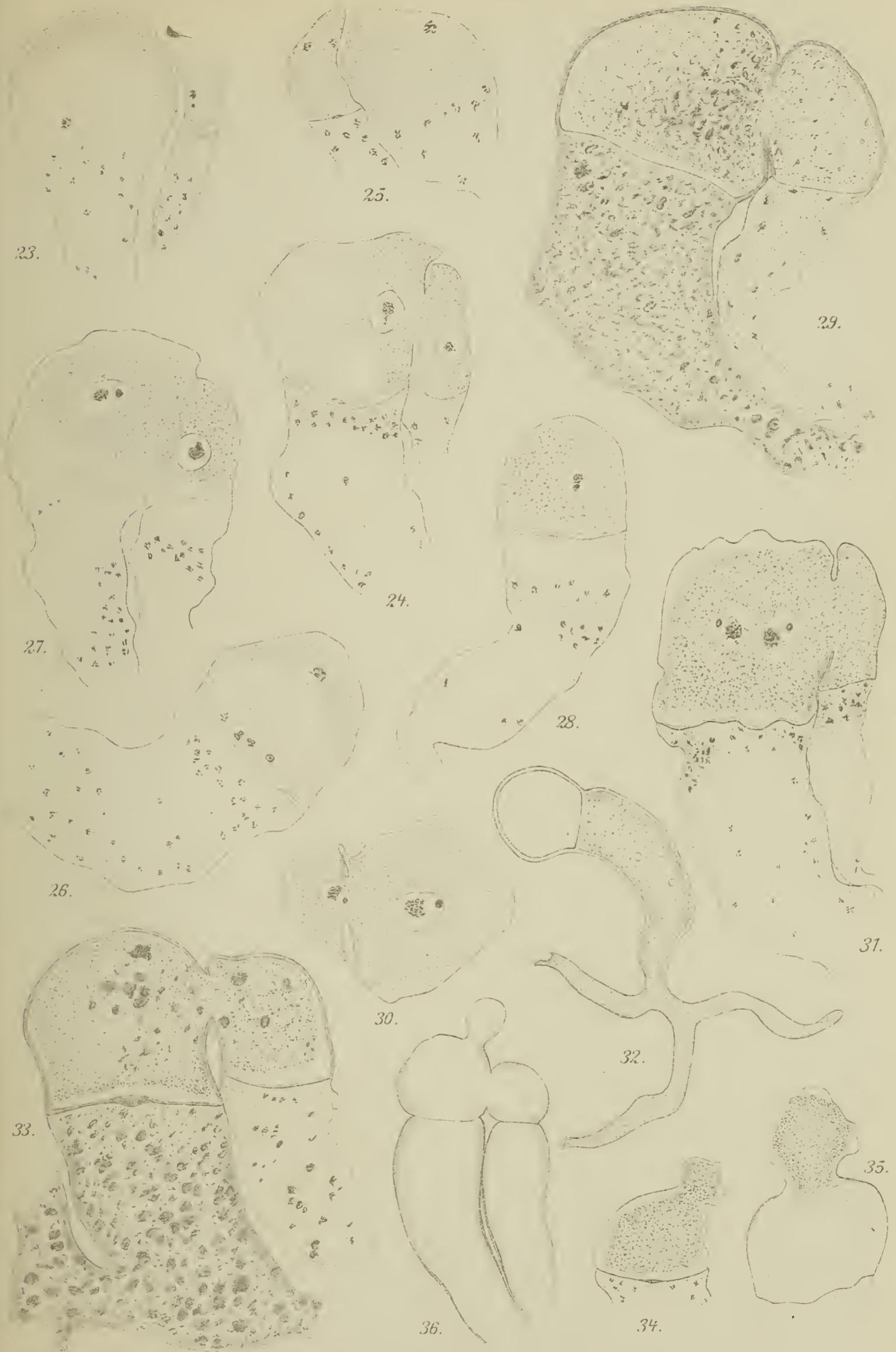
Fig. 71. Chlamydosporenwand und Querwand im Stiel.

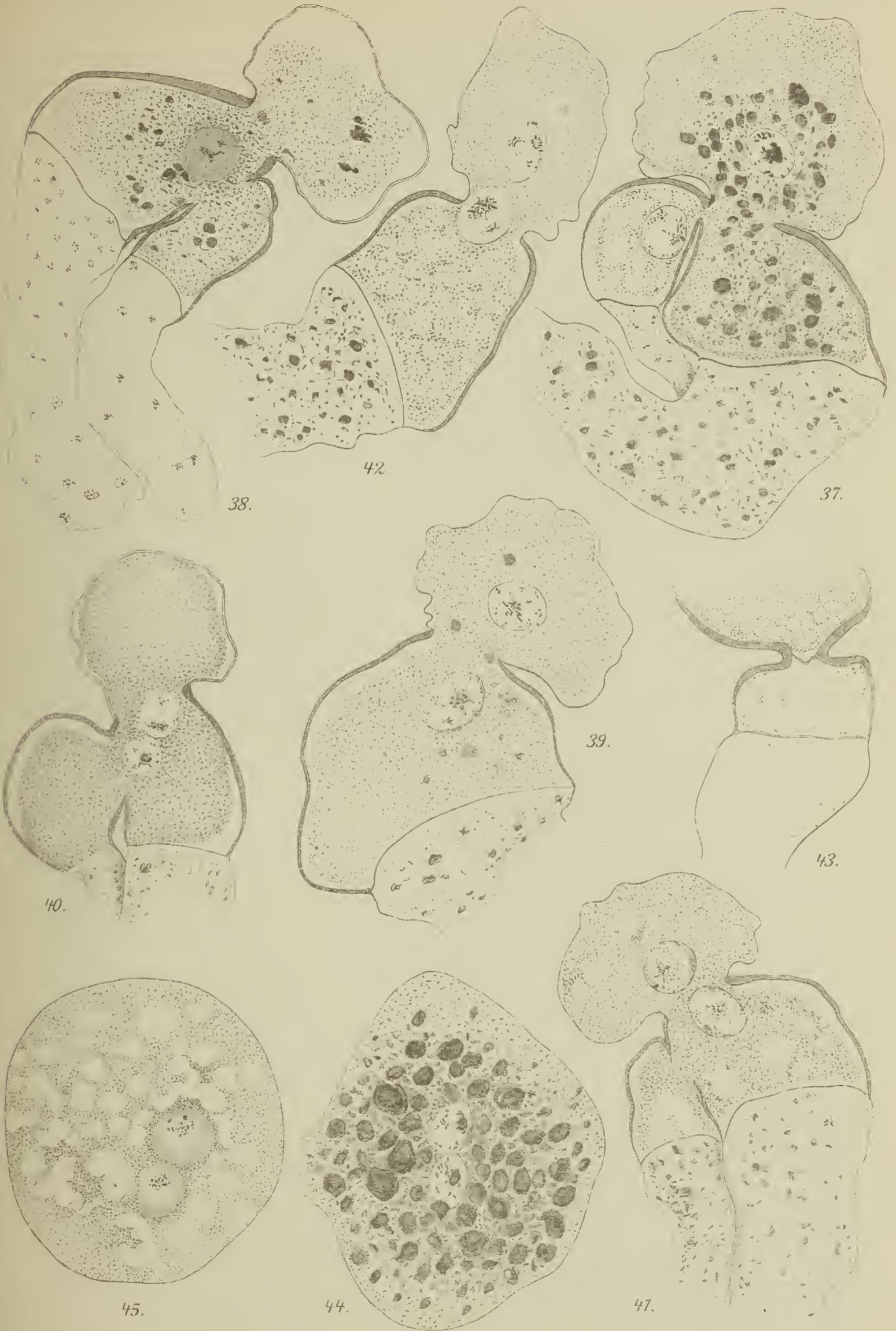
„ 72. Zwei Chlamydosporen an einem Ast.

„ 73. Porenkanäle in der Chlamydosporenwand.

„ 74. Junge Chlamydospore mit einströmenden Kernen.









46.

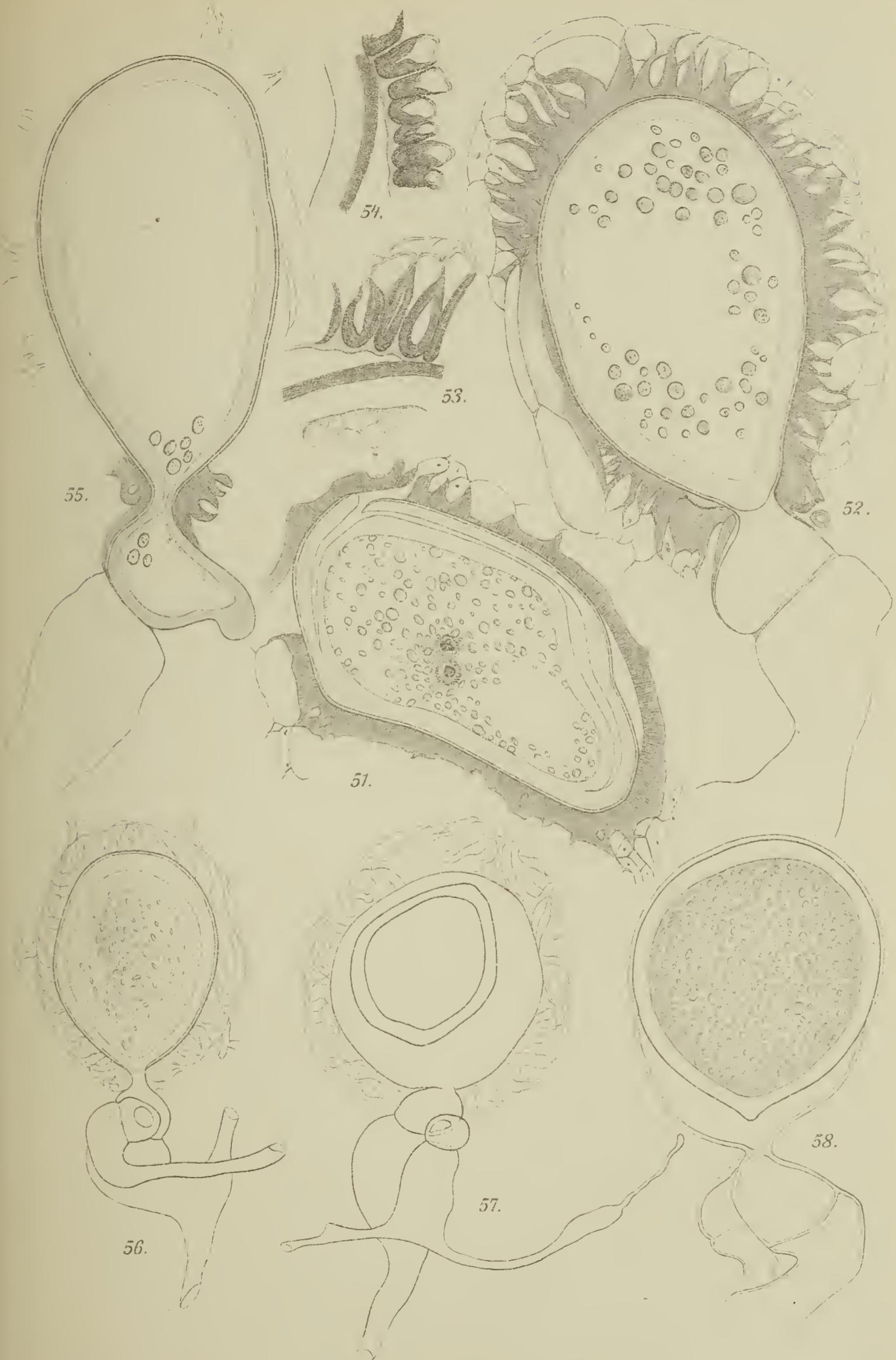
47.

48.

49.

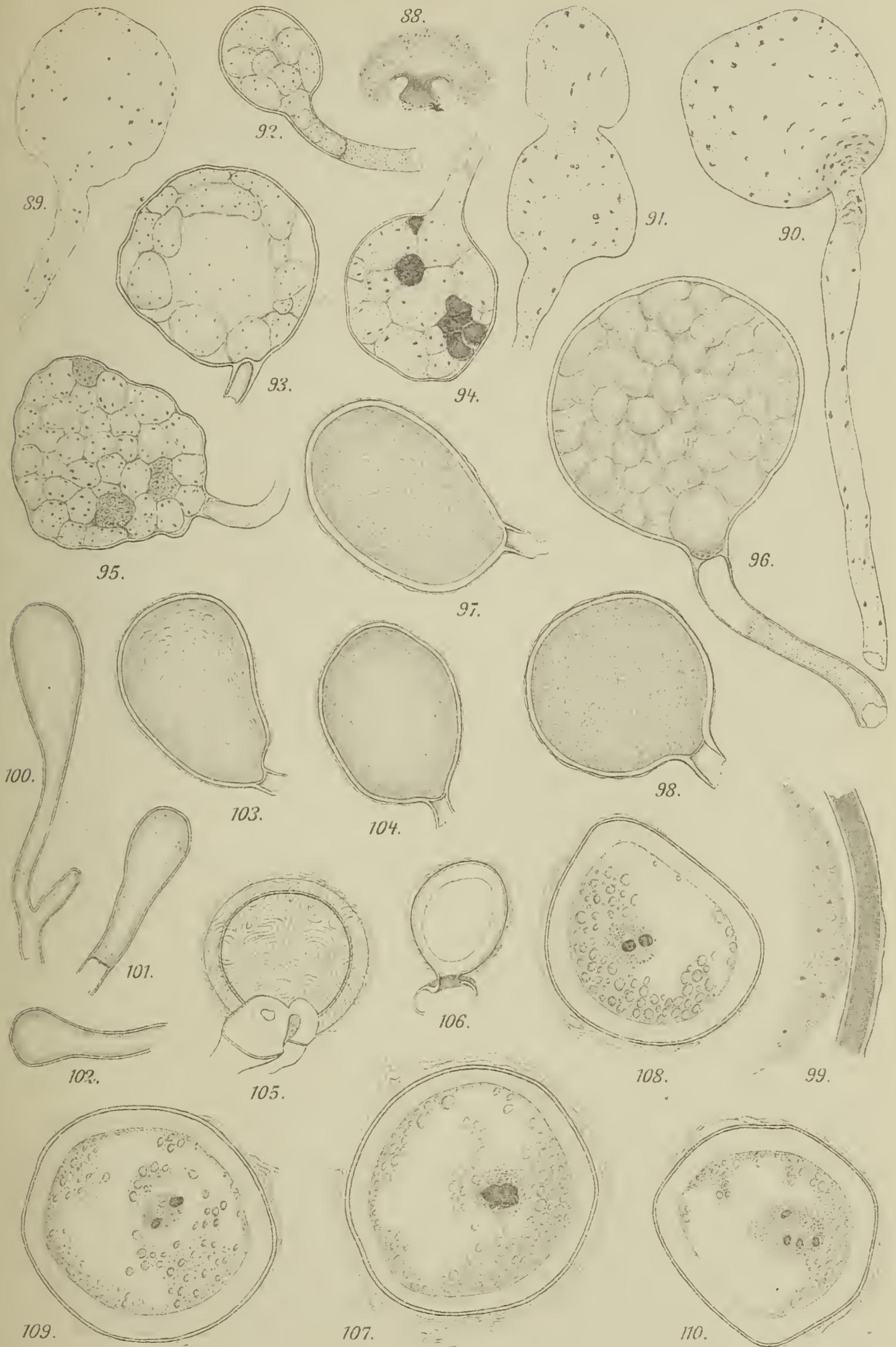
50.











***Endogone microcarpa* Tul.**

- Fig. 75. Chlamydospore mit Stiel.
„ 76. Querschnitt durch eine Chlamydospore, die gefärbten Kerne zeigend.

***Endogone Ludwigii* nov. sp.**

- Fig. 77. Hyphe von der Fruchtkörperoberfläche.
„ 78. Hyphe aus dem Innern des Fruchtkörpers mit charakteristischen Verbreiterungen und falschen Querwänden.
„ 79 u. 80. Zygoten mit Kopulationsästen.
„ 81. Aus der Zygote herausfallende „Spore“.
„ 82. Aus der Zygote herausgedrängte „Spore“.
„ 83, 85, 86. Zygotenquerschnitte mit fusionierten Kernen.
„ 84. Zygotenquerschnitte mit noch nicht fusionierten Kernen und gespaltener Membran.
„ 87. Zygotenquerschnitt vor der Kernfusion.

Fig. 71—73 von Material 26; Fig. 74 von 25; Fig. 75, 76 von 7; Fig. 77—79, 82—85 von 1; Fig. 80, 81, 86, 87 von 2. — Fig. 71, 73, 74, 76, 78, 83—87 sind Mikrotomschnitte. — Vergrößerungen: Fig. 71, 73—76, 78, 83—87—550 fach; Fig. 72, 77—250 fach; Fig. 79—82—450 fach.

Tafel X.

***Endogone pisiformis* Link.**

- Fig. 88. Fruchtkörper, Längsschnitt.
„ 89 u. 90. Junge Sporangien.
„ 91. Doppelsporangium.
„ 92. Sporenbildung in einem Teil des Stieles.
„ 93—95. Aufeinanderfolgende Stadien der Sporangienbildung.
„ 96. Ganzes Sporangium.

***Endogone lignicola* Pat.**

- Fig. 97 u. 98. Sporangien (?) von außen.
„ 99. Schnitt durch ein Sporangium und seiner Membran.

***Endogone (Paurocotylis) fulva* (Berk.).**

- Fig. 100—102. Hyphenenden in der Rinde des Fruchtkörpers.
„ 103 u. 104. Sporangien (?).

***Endogone lactiflua* Berk. var.**

- Fig. 105. Zygote mit Kopulationsästen.
„ 106. Schnitt durch Zygote und weibliche Gamete.
„ 107. Schnitt durch eine Zygote mit fusionierten Kernen.
„ 108, 109. Desgl., vor Fusion der Chromatinmassen.
„ 110. Desgl. mit vier Chromatinkörpern. Beginnende Kernteilung?

Fig. 88—94 von Material 2; Fig. 95 von 1; Fig. 105—110 von 15. — Fig. 89—95, 99, 107—110 sind Mikrotomschnitte. — Vergrößerungen: Fig. 88—12 fach; Fig. 89—96, 99, 107 bis 110—550 fach; Fig. 97, 98, 100—106—250 fach.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [BH_29_2](#)

Autor(en)/Author(s): Bucholtz Fedor

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Gattung Endogone Link. 147-225](#)