Ueber Sclerotinienbildung in Alnus-Früchten.

(Sclerotinia Alni mihi.)

Von Richard Maul.

(Mit Tafel XI und XII.)

Unter Sclerotien versteht man bekanntlich das Dauermycelium eines Pilzes, welches nach einer gewissen Ruhepause auf Kosten der aufgespeicherten Reservestoffe sich in verschiedenen Fruchtformen weiter entwickelt.

Sie sind uns zuerst genauer bekannt geworden durch eine 1843 erschienene Arbeit Léveille's. 1853 brachte dann Tulasne[1]) durch seine Untersuchung des Mutterkorns neue Aufklärung. Seitdem haben sich neben vielen anderen, vor Allem Kühn[2]), de Bary[3]), Brefeld[4]) mit Erforschung ihrer Lebensverhältnisse beschäftigt, so dass wir von einer ziemlichen Anzahl der bis jetzt ungefähr 80 betragenden Arten deren Entwickelung, besonders der ihnen zugehörigen Fruchtträger kennen, während uns andere minder genau, oft nur im fertigen Sclerotienzustande, bekannt sind. Es rührt dies besonders von dem häufigen Polymorphismus der Fructificationsorgane, oft noch verbunden mit dem Wechsel der Lebensbedingungen bezw. des Wirthes her, so dass wir manche Conidienträger, z. B. Botrytis, Isaria etc. als besondere Pilze beschrieben finden, deren Zusammenhang mit anderen Erscheinungsformen, hier Sclerotinia Fuckeliana, Cordyceps, sich erst nachträglich herausgestellt hat.

Da nun aber die Sclerotien nur einen vegetativen, verhältnissmässig auch wenig differencirten Zustand darstellen, so können sie hiernach allein zu keiner besonderen Gruppe zusammengefasst werden, wenigstens würde dies bis jetzt äusserst schwierig sein.

[1]) Tulasne: „Memoire sur l'Ergot des Glumacées." An. d. Sc. nat. 3. Série T. XX. p. 5.

[2]) J. Kühn: „Die Krankheiten der Kulturgewächse." Berlin 1859.

[3]) A. de Bary: „Morphologie und Biologie der Pilze." 1884.

Derselbe: „Ueber einige Sclerotinien und Sclerotienkrankheiten." Bot. Zeitung 1886.

[4]) O. Brefeld: „Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze." Heft IV.

Stellen wir die Fructificationsorgane, vor Allem natürlich die am höchsten entwickelten, in den Vordergrund, so müssen wir die Sclerotien den verschiedensten Klassen der Pilze zutheilen. Sehen wir dabei ab von den blossen sogenannten sclerotienartigen Körpern, so sind uns von den Basidiomyceten vornehmlich Agaricus, Coprinus und Typhula beschrieben. Von den Ascomyceten gehören hierher, neben den unter die Pyrenomyceten fallenden Claviceps- und Cordycepsarten, insbesondere die den Discomyceten untergeordneten Pezizen. Soweit Letztere Sclerotien bilden, bezeichnet man sie als Sclerotinia; und von diesen unterscheidet von Tavel[5]) wieder je nach den Nebenfruchtformen solche, die als einzige kleine, kuglige, keimschwache Conidien, zum Theil schon im Ascus, abschnüren, wie z. B. Sclerotinia Sclerotiorum. Bei einer anderen Reihe hält er die als Botrytis bekannte Conidienform für charakteristisch. Einer dritten sollen endlich ausser Conidien noch Chlamydosporen eigenthümlich sein. Von letzterer Reihe sind uns die die Vaccinienbeeren befallenden Sclerotien am besten bekannt.

Berücksichtigen wir ausser dieser rein fructificativen Eintheilung die Lebensbedingungen der Sclerotien, so können wir sie nach de Bary theilen in:

1. reine Saprophyten,
2. facultative Parasiten,

d. h. in solche, die ihren Entwicklungsgang normaler Weise als Saprophyten, anderseits aber auch vollständig oder theilweise als Parasiten durchmachen,

3. obligate Parasiten,

welche zur Erreichung ihrer vollständigen Entwickelung auf den Parasitismus beschränkt sind.

In der ersten Klasse findet die Sclerotienbildung selbstverständlich, in der zweiten vornehmlich auf todten Geweben statt, während bei der dritten namentlich die Blüthen resp. Früchte phanerogamer Pflanzen, und dann meist endophytisch, angegriffen werden.

Von den Letzteren sind uns mit Ausnahme der schon oben erwähnten Clavicepsarten von Sclerotinia auch nur die Vaccinienselerotien in ihrer vollständigen Entwickelung bekannt, und zwar durch Woronin[6]), nachdem schon Schröter[7]) auf diese hingewiesen hatte.

Woronin stellt am Schluss seiner diesbezüglichen Arbeit die Vermuthung auf, dass auch bei anderen Pflanzen analoge Sclerotien-

[5]) von Tavel: „Vergleichende Morphologie der Pilze." 1892. S. 105.

[6]) M. Woronin: „Ueber die Sclerotienkrankheit der Vaccinien-Beeren." Mem. de l'Acad. imp. des Sc. de St. Petersbourg. VII. Série. Tom. XXXVI. No. 6. 1888.

[7]) J. Schröter: „Weisse Heidelbeeren." Eine Pilzkrankheit der Beeren von Vaccinium Myrtillus L. Hedwigia 1879.

Krankheiten vorhanden seien. So hat er auf den Kirschenbäumen „mumificirte" Früchte gefunden, welche Kirschendürre oder Bräune auch von Braun[8]) und von v. Thümen[9]) beschrieben wurde. Ebenso beobachtete er diese Erscheinung bei Prunus Padus und Sorbus Aucuparia und glaubt, dass auch an anderen Obstgewächsen, zumal Drupaceen, sich analoge Sclerotinien sicher finden werden. Er rechnet hierzu auch die als blosse Gonidienzustände solcher Pilze gedachten Torula (-Monilia, Oidium) fructigena und ähnliche Formen. Schliesslich sind ihm auch noch zwei Amentaceen: Alnus und Betula bekannt, in denen ebenfalls Sclerotienkörper zur Entwickelung kommen, er hat aber an Alnus weder Gonidien noch Becherfrüchte gefunden.

In jüngster Zeit ist nun die Sclerotienkrankheit der Birkenfrüchte von Nawaschin[10]) beschrieben und als „Krankheit der Birkenkätzchen" bezeichnet, weil in der Regel sämmtliche Früchte eines Kätzchens inficirt sind.

Obgleich nun, wie in der oben versuchten Eintheilung gezeigt wurde, die Verwandtschaft der Sclerotien unter einander eine geringe zu sein scheint, ist es doch zweckmässig, neue Formen auf annähernd analoge zu beziehen, resp. damit zu vergleichen. Fassen wir deshalb die Entwickelungserscheinungen einer obligat parasitischen Sclerotinia, die Vaccinien-Sclerotien in ihrer Reihenfolge kurz zusammen.

Während der Blüthezeit findet häufig neben der Pollenbestäubung noch eine Uebertragung von Sclerotinia-Gonidien auf die Narben statt. Hier keimen die Gonidien und dringen, dem Weg der Pollenschläuche folgend, in die Frucht ein. Durch Verzweigungen und Anastomosen bilden nun die wachsenden Pilzhyphen unter Zerstörung des Gewebes ein dichtes Mark, welches schliesslich, von der Mitte aus schwindend, nach der Peripherie hin in die Elemente der Rinde übergeht, und so an dem durch immer dichtere Verflechtung der Mycelmasse sich ausbildenden Sclerotium die eigentliche Fruchtform nachahmt.

Ende Sommer fallen die nun reifen Sclerotien ab und bleiben in diesem Zustande, ohne merkliche Veränderung, den ganzen Winter hindurch liegen. Im Frühjahr entwickeln sie dann auf Kosten der Reservestoffe, die sie sich angeeignet haben, ein oder mehrere langgestielte Becherfrüchte. Die von Letzteren ejaculirten Ascosporen inficiren nun die jungen Triebe ihrer Wirthspecies, und zwar dringt

[8]) A. Braun: „Ueber einige neue oder wenig bekannte Krankheiten der Pflanzen, welche durch Pilze erzeugt werden." Berlin 1854.

[9]) F. von Thümen: „Die Bekämpfung der Pilzkrankheiten unserer Kulturgewächse. Versuch einer Pflanzentherapie." Wien 1886.

[10]) Nawaschin: „Die Sclerotienkrankheit der Birkenfrüchte." Zeitschrift: Das russische Forstwesen. I. Jahrgang. 1892.

der entstehende Pilz in die Gefässbündel ein, tödtet das umgebende Gewebe und bildet schliesslich nach aussen hin stromaartige Polster, auf denen Conidienketten in Form eines dichten schimmelartigen Anfluges entstehen. Diese können nun wiederum auf die Blüthen übertragen werden. Es kommt hier also, neben verschiedenen Fruchtformen, noch eine Lipoxenie, ein Verlassen des Wirthes, vor.

Im Folgenden will ich versuchen, die durch die Sclerotienkrankheit bei den Alnusfrüchten beobachteten Veränderungen zu beschreiben. Bei einer späteren Vergleichung mit dem eben gegebenen kurzen Entwickelungsgange werde ich dann noch einige oben nicht erwähnte Einzelheiten nachholen müssen.

Das von mir untersuchte Material wurde zuerst von Reess im Jahre 1869 von den bei Reinhardsbrunn wachsenden, zur Familie der Betulaceen gehörigen Wiesenerlen, Betula Alnus Var. glutinosa L. gefunden. Hier war es an einzelnen Bäumen in grosser Menge vorhanden. Während jedoch normaler Weise die im September-Oktober ausgereiften Nüsschen erst im Winter bis Frühjahr ausfallen, begannen sich die die inficirten Früchte umschliessenden Zapfen schon Ende September zu sperren und warfen die Sclerotien aus. Diese waren dem äusseren Ansehen nach entweder von gesunden kaum zu unterscheiden, oder theils nur vergrössert, theils wulstig deformirt. Häufig waren sie auch etwas verfärbt und erschienen dann gelblich.

Es mag hier zunächst eine Beschreibung der gesunden Früchte, insbesondere deren anatomische Verhältnisse, soweit ich sie untersucht habe, folgen.

Die weiblichen Blüthen erscheinen zu je zweien, umgeben von vier Vorblättern, im Februar-März vor dem Laubausbruch in den Achseln der an der gestielten Kätzchenspindel kreiselförmig gestellten Deckschuppen. Das nacktsitzende, dimere Gynaeceum ist mit zwei kurzen Narben versehen und bildet sich zu einer Schliessfrucht aus. Die Vorblätter verwachsen mit dem Tragblatt zu einem verholzenden Schuppen. Im Winter fallen die reifen Früchtchen aus dem Zapfen und stellen dann kleine, zusammengedrückte, fünfeckige Nüsschen dar, welche an der rechtwinkeligen oder stumpfkantigen Spitze die Narben noch theilweise erhalten haben. Am Rande sind sie nicht oder doch nur undurchscheinend geflügelt. Ihre Farbe ist eine gleichmässige, hellbraun-glänzende.

Durchschnitten zeigen sie eine dünne, harte, dunkelgefärbte Schale, die einen grossen weissen Samen umschliesst.

Bei mikroskopischer Betrachtung sehen wir an dem durch die Mitte geführten Querschnitt (Fig. 1) zu äusserst die dünne, wenig

differencirte Cuticula, dann das Exocarpium mit drei Schichten von lang gestreckten, schmalen, tafelförmigen und stark gebräunten Zellen, Pigmentschicht. Es folgt das Mesocarp, drei bis vier Reihen farbloser, polyedrischer Steinzellen von sehr engem Lumen, Hartschicht. Zwischen Pigment- und Hartschicht findet sich an den beiden Flügelenden eine Anhäufung von lockerem, inhaltsleerem Parenchym, durchsetzt mit unregelmässigen, stark lichtbrechenden, gelben Massen, welche sich durch Eisenchlorid schwarz färben. Das Endocarp stellt ein schmales, strukturloses, braunes Band dar, welches mit der Testa durch eine Reihe quadratischer, inhaltsleerer Zellen verbunden ist. Die Samenschale selbst besteht aus zwei bis drei Schichten dichtgefüllter Zellen und umschliesst die beiden frei in ihr liegenden, gleichhälftigen Cotyledonen. Zuweilen ist noch zwischen Endocarp und Testa, an die eine Flügelseite gedrängt, die verkümmerte Anlage eines zweiten Samens zu erkennen.

Der Längsschnitt durch die Mitte der Schmalseite (Fig. 2) zeigt, dass das Exocarp sich in die Narbe verlängert und diese bildet. Ein parenchymatisches Gewebe wie an den Flügelseiten ist an Basis und Spitze fast nicht vorhanden. Der Embryo hat das nach oben gerichtete, zapfenförmige Würzelchen ziemlich ausgebildet, die zwischen den grossen, gegenständigen und dicht mit Reservestoffen angefüllten Cotyledonen liegende Keimaxe ist unentwickelt.

Aus anders geführten Schnitten, namentlich auch von jüngerem Material, sehen wir, dass ursprünglich zwei anatrope, hängende Samenanlagen vorhanden sind, wovon eine abortirt und schliesslich ganz verdrängt wird.

Häufig, bis zu 50 %, verkümmern beide Samenanlagen; es entstehen sogenannte taube Früchte (Fig. 3).

Vom Pericarp ist das Endocarp meist verschwunden, und der ganze Innenraum wird von lockerem Parenchym erfüllt, aus welchem sich die Mittelsäule mit den beiden Ovulis häufig noch durch kleinzelligeren Bau und gelbliche Färbung abhebt.

Wenn ich jetzt zu den Alnus-Sclerotien übergehe, so muss ich an dieser Stelle vorausschicken, dass das mir zur Verfügung stehende Material nur aus reifen, abgefallenen Früchten bestand, wo also die Sclerotien schon ihren vegetativen Abschluss erreicht hatten. Ich habe daher ihre Entwickelung nicht an lebenden Nüsschen beobachten können, sondern muss auf Grund der vorliegenden Präparate und analoger Beispiele Rückschlüsse machen.

Erörtern wir zunächst die Frage, ob die Verpilzung sich nur auf die Früchte beschränkt. Es wurden dazu von den frischen, noch grünen Deckschuppen, welche die Sclerotien umschlossen, Längs- und Querschnitte gemacht. Diese zeigten ein fast inhalts-

leeres Parenchym mit centralem Holzbündel, niemals aber Mycel. Ebenso wurde im Stiel der weiblichen Aehre, namentlich an der Basis, welche die Sclerotien trug, kein Pilz gefunden. Dasselbe war auch an anderen Theilen des Kätzchens der Fall. Der Pilz müsste sich also entweder nur im Fruchtknoten bilden, oder das Mycel müsste nachträglich in allen anderen Organen abgestorben sein. Dieser Inficirung durch Hyphenfäden von aussen steht entgegen, dass die übrigen Theile des Kätzchens normal waren, ebenso die äusseren Wandungen der Früchte. Da jedoch, wie bemerkt, ungefähr die Hälfte der Alnusfrüchte taub war, so wäre es eine weitere Frage, ob der Pilz in gesunde oder taube Früchte eindringt, d. h. ob neben einer Uebertragung der fructificativen Glieder des Sclerotiums noch eine Pollenbestäubung stattfindet oder nicht. Ich neige mich der ersteren Ansicht zu, denn im fertigen Sclerotium war nur eine und zwar stärker entwickelte Samenanlage zu erkennen. Es ist dies gleichzeitig ein Beweis dafür, dass der Pilz nicht erst in der fertig ausgebildeten Frucht entsteht. Aus alle dem geht hervor, dass der Pilz zugleich mit dem Pollen auf die Narbe übertragen wird, dass sich beide nach Analogie des Vaccinium-Sclerotium zusammen entwickeln, bis der Pilz die Oberhand gewinnt, das umgebende Gewebe tödtet und schliesslich ein Pseudoparenchym bildet, welches vom erhaltenen Pericarp umgeben ist. Ob sämmtliche Früchte eines Kätzchens befallen werden wie bei Betula, wurde nicht erwiesen.

Wie schon erwähnt, erschienen die inficirten Nüsschen wenig verändert, etwas deformirt und verfärbt. Eine vergleichende Messung mit gesunden ergab in Millimetern als Mittel:

Gesunde Früchte

Längsschnitt 2,2, Querschnitt 2,3.

Verpilzte Früchte

Längsschnitt 3,5, Querschnitt 4,1.

Das Wachsthum war also durch die Mycelbildung um fast das Doppelte gesteigert. Durchschnitten zeigten die Sclerotien eine dunkler gefärbte Rinde und ein bröckelndes, markähnliches Gewebe. Wegen dieser Brüchigkeit konnten genügend dünne Schnitte (5 μ) nur durch Einbetten in Paraffin und Schneiden mit dem Mikrotom hergestellt werden. Zur Erkennung der Hyphenfäden wurde am Zweckmässigsten eine Ueberfärbung durch Safranin mit nachherigem Auswaschen angewendet.

Der mediane Querschnitt (Fig. 4) zeigte, wie gesagt, eine ungefähr die Hälfte der Frucht einnehmende Samenanlage, welche zwar auch ganz von Hyphen erfüllt war, jedoch durch die Reste des Integuments und durch gelblichere Färbung noch angedeutet wurde. Auch war hier die Mycelmasse dichter gedrängt und die einzelnen Hyphen von engerem Lumen, ohne dass aber der Ueber-

gang in die Fruchtschale ein differencirter gewesen wäre, wie bei den Vaccinienbeeren. Es geschah dies vielmehr allmählich, die Hyphen blieben weniger verflochten, wurden dünnwandiger und drängten sich mit grösseren Interstitien an das Mesocarp, welches noch vollständig erhalten war und von dem ganz normalen Exocarp umgeben wurde. An den Flügelseiten hatten sich die Fäden durch die Steinzellen geschoben und füllten den Zwischenraum vollständig aus, die dort in dem jetzt zerstörten Parenchym lagernden formlosen Massen noch einschliessend. Auch an einzelnen anderen Stellen hatten sie zwischen Meso- und Exocarp weiteres Mycel erzeugt, theilweise auch einzelne Epidermiszellen aufgelöst, namentlich an deformirten Früchten, doch waren immer noch die äussersten Rindenschichten erhalten. Längsschnitte (Fig. 5) zeigten dieselben Bilder, sie liessen zuweilen an der Basis noch die Mittelsäule erkennen.

Wir haben hier also ein Sclerotium vor uns, dessen Mark, wenn ich die Unterscheidung in Mark und Rinde hier überhaupt anwenden darf, von fast gleichmässigem Mycel gebildet wird, das in der Mitte etwas dichter gedrängt und dicker ist und an den Zellresten noch undeutlich die Fruchtform erkennen lässt, dessen Rinde jedoch aus normalem Exocarp, theilweise auch Mesocarp besteht. Es steht dies im Gegensatz zu anderen bekannten Dauermycelien, namentlich den saprophytisch ernährten oder den parasitisch auf dem Substrat oder im Inneren von lockeren und nachträglich verfaulenden Geweben schmarotzenden. Hier muss sich das Sclerotium zu seinem Schutze selbst mit einer aus eng verklebten Hyphen gebildeten, meist anders gefärbten Rinde umgeben, während bei den Alnusfrüchten die harte Fruchtschale eine natürliche Hülle bildet. Auch eine Unterscheidung in innere und äussere Markzone, wie bei den Vaccinienbeeren, findet nicht statt, da die dünne und weiche Samenschale der Verbreitung des Mycels keinen besonderen Widerstand entgegensetzt.

Die Hyphen selbst sind kurze, cylindrische, septirte, vielfach verzweigte und anastomosirende, nach allen Richtungen durcheinander geflochtene Fäden, daher auf dem Durchschnitt des Sclerotiums die verschiedensten Formen, namentlich doppelt conturirte Kreise zeigend. Nach der Mitte zu sind sie mit dickerer, nach aussen weniger dicker, farbloser Membran umgeben, welche Farbstoffe leicht aufnimmt, aber durch Jod und Schwefelsäure und durch Chlorzinkjod nicht gefärbt wird. Auch trat die Errera'sche Glycogenreaction mit Jod-Jodkalium nicht ein. Gegen Säuren sind die Hyphen sehr widerstandsfähig, durch schwache warme Kalibehandlung werden sie isolirbar und quellen beim Kochen stark an. Der Zellinhalt ist ein körniger, wahrscheinlich aus Fetttröpfchen bestehender, an den äussersten Verzweigungen sind sie jedoch mit farblosem Plasma an-

gefüllt. Schnallenbildungen wurden nicht beobachtet, ebenso nicht die als Oxydationsproducte bei dem Vegetationsprocess der Pilze häufigen Abscheidungen von oxalsaurem Kalk. Das Wachsthum scheint intercellular zu sein, soweit es wenigstens noch an den Steinzellen bemerkt wurde.

Um zu erkennen, auf welche Weise die Alnus-Sclerotien fructificiren, wurde eine Anzahl von Versuchen durch Aussäen auf feuchten Sand angestellt. Bei der einen Versuchsreihe geschah dies im Herbst, bei einer anderen, entsprechend der winterlichen Ruhepause, die die Sclerotien in der Natur durchmachen, im Frühjahr. Bei beiden Reihen wurden sowohl Früchte derselben Vegetationsperiode, als auch von früheren Jahrgängen benutzt.

A. Herbstaussaat.

Hierzu wurden verwendet:

1. zwei Jahr alte,
2. vorjährige,
3. diesjährige Früchte,

und zwar geschah die Aussaat Ende October. Hierbei ist zu bemerken, dass 1 und 2 in ihrem äusseren und anatomischen Verhalten bis jetzt noch keine weiteren Veränderungen gegen 3 zeigten.

Nach einigen Tagen fing 3 an, anzuschwellen und glänzend schwarz zu werden. 1 und 2 waren unverändert. Vierzehn Tage nach der Aussaat war in allen drei Versuchsreihen, abgesehen von der Fruchtwand bei 3, im Inneren noch keine anatomische Veränderung eingetreten. Nach weiteren acht Tagen erschien bei 3 auf einer Anzahl von Exemplaren ein weisser, später glaukwerdender, penicilliumartiger Schimmel, der jedoch nicht gleichmässig die Nüsschen bedeckte, sondern meist in Längspusteln hervorbrach und über dessen Herauswachsen aus der Fruchtschale kein Zweifel schien. Das weisse Gewebe der Früchtchen bräunte sich, wurde brüchig und schwer schneidbar. Die schimmelartige Bildung wurde fortschreitend reichlicher, und Anfang December waren auch diejenigen Früchtchen, welche noch keine solche Bedeckung äusserlich trugen, beträchtlich geschwollen. Die meisten Exemplare waren jetzt mit einem theils weissen, theils grünen Ueberzuge versehen, wobei Letzterer lediglich den sporenreichsten Zustand vorstellte. (Ich muss hier etwas dem Gang der Beschreibung vorgreifen, wenn ich, wie später noch zu beweisen, die schimmelartige Bildung als die Conidienträger des Sclerotiums auffasse.) Bis im Mai des folgenden Jahres zeigte 3 noch eine dichte Entwickelung von Conidienbüscheln, einzelne Früchtchen schwollen neuerdings an und selbst Mitte Juni wurde noch zuweilen Schimmelbildung beobachtet. 1 und 2 blieben überhaupt unverändert.

Dieselben Versuche wurden Anfang December wiederholt und zwar mit gleichem Resultate; die diesjährigen Früchte schwollen nach ein paar Tagen an, wurden schwarz und bedeckten sich nach einiger Zeit wie oben mit Schimmel. Die übrigen (vorjährigen und vorvorjährigen) veränderten sich gleicherweise nicht.

B. Frühjahrsaussaat.

Sie wurde in derselben Weise wie bei A mit Früchten verschiedener Jahrgänge, 1, 2 und 3, Mitte Mai angestellt.

Nach zehn Tagen war bei 3, vom vorangegangenen Herbst, eine Veränderung bemerkbar, indem auch hier die Früchte, zunächst erst einige, braun wurden und anschwollen. 1 und 2 blieben unverändert. Mitte Juni trat bei 3 theilweise eine geringe Conidienbildung ein, doch veränderten sich jetzt die meisten Früchte und bedeckten sich, wenn auch später, mit dem gleichen, früher beobachteten, penicilliumartigen Ueberzuge.

Kurze Zeit darauf wurden auch diese Versuche mit demselben Erfolge erneut. Es mag hier bemerkt werden, dass bei allen Versuchsreihen gleichzeitig gesunde Früchte und Deckschuppen mit ausgesät wurden, niemals aber, selbst wenn sie in innige Berührung mit den Sclerotien gebracht wurden, Veränderungen an ihnen beobachtet wurden.

Fassen wir die gewonnenen Resultate zusammen:

1. Nur die derselben Vegetationsperiode angehörenden Sclerotien scheinen lebensfähig zu sein.

Es stimmt dies mit vielen bisherigen Erfahrungen überein, wenn auch von Brefeld die Entwickelungsfähigkeit auf „mehrere Jahre" angegeben wird.

2. Die Aussaaten des Herbstes (A) entwickeln nach kürzerer Zeit, reichlicher und ausdauernder Fructificationsorgane als die des Frühjahrs (B).

Es könnte hieraus geschlossen werden, dass bald nach dem Abfallen der Früchte die günstigste Zeit zur Conidienbildung sei. Ob jedoch dafür obige Versuche beweiskräftig genug sind, wage ich nicht zu entscheiden. Denn erstens fanden die Aussaaten des Novembers und Decembers bei einer im Vergleich zu den in der Natur schon oft unter Schnee und Eis liegenden Früchten sehr verschiedenen Temperaturen statt, und andererseits war das Material der Maiaussaaten den Winter über trocken aufbewahrt worden, während es draussen unter den Blättern feucht gelegen hätte Vielmehr neige ich mich der Ansicht zu, dass unter natürlichen Verhältnissen das Umgekehrte der Fall ist, nämlich, dass im Herbst bezw. Winter keine oder doch nur geringe Conidienbildung eintritt, im Frühjahr dagegen eine reichlichere. Es kann diese Verschiebung darauf zu-

rückgeführt werden, dass, wie bei Claviceps nachgewiesen, die Entwickelungserscheinungen der Sclerotien durch Aenderung der äusseren Bedingungen abgekürzt werden können. Auch von Sclerotinia Sclerotiorum sagt de Bary, dass die Fruchtbildung bei hinreichender Wärme und Wasserzufuhr zu jeder Jahreszeit, am leichtesten im Spätsommer und Herbst eintreten kann.

3. Weitere Fructificationsorgane als die bisherigen penicilliumartigen Conidienträger wurden nicht beobachtet.

Ob dies nun die einzige Fruchtform ist, oder ob noch die nach analogen Sclerotien erwarteten Ascusfrüchte, wenn auch seltener, vorkommen, will ich an dieser Stelle nicht weiter erörtern, sondern werde später darauf zurückkommen. Ich muss jedoch hier gleich bemerken, dass eine directe Erzeugung von Conidien aus Sclerotien bis jetzt nur bei Sclerotinia Fuckeliana von de Bary nachgewiesen wurde und zwar, wenn die Sclerotien bald nach ihrer Entstehung auf feuchte Erde gelegt werden. Haben sie jedoch eine mehrmonatliche Ruhe durchlebt, so bilden sie nur Ascusfrüchte. Auch soll es von Einfluss sein, ob sie unbedeckt oder unter der Erde liegen. Es handelt sich hier also anscheinend nur um Ausnahmefälle, während bei den Alnus-Sclerotien immer nur Conidien erzeugt wurden.

Ich bin nun den Beweis schuldig, dass die schimmelartige Bildung wirklich die Conidienfructification des Sclerotiums darstellt. Wie erwähnt, waren die ausgesäten Früchte weiter geschwollen, äusserlich dunkler geworden und an einzelnen Stellen mit diesem Schimmel bedeckt. Auf dem Durchschnitt waren sie schwarzfettglänzend, bei feineren Schnitten war das lockere, graue Mark von einer dünnen, schwarzen Rinde umgeben. Unter dem Mikroscop zeigte sich, dass in der Mitte die Hyphen weniger dicht als früher verflochten, theilweise sogar ganz verschwunden und nach der Steinzellschicht hin gedrängt waren (Fig. 6) Fast überall war durch das noch erhaltene Mesocarp der Pilz gedrungen und hatte sich an das meist noch gut erhaltene Epicarp gelagert (Fig. 7). Nur an einzelnen Stellen hatte das Mycel das Exocarp halbkreisförmig nach aussen gedrängt und in der Mitte brachen dann die Fruchtfäden durch, sich fächerförmig ausbreitend, ohne aber sich zu einem Coremium oder Stroma zu vereinigen (Fig. 8). Aus der Rinde (Exocarp) selbst entstanden nie Conidienträger, obgleich sie sonst häufig bei den Sclerotien an der Fruchtbildung betheiligt ist. Es erscheint dies selbstverständlich, da ja hier die Rinde nicht aus Hyphen gebildet ist. Eine vegetative Sprossung von innen heraus wurde nirgends beobachtet. Die Cuticula löste sich in auffallender Weise von der Epidermis ab. Ohne Zweifel bricht der Schimmel aus dem Mark heraus und hat hier seine Abstammung, denn die

Fruchtträger sind im Sclerotiumgewebe eine Strecke weit zu verfolgen und gehen hier durch allmähliche Erweiterung in Hyphen über, die von denen des Sclerotiums jedenfalls nicht zu unterscheiden sind. Auch trat der Schimmel stets rein und unvermengt auf und gelang die Uebertragung auf nichtschimmelnde Sclerotien nicht. (Selbstredend ist hier der immer angewandte Ausdruck „Schimmel" in sinngemässer Weise zu verstehen.)

Die Fruchthyphen selbst (Figur 9) waren aufrecht, septirt und reich verzweigt. Die obersten Zweige waren wirtelförmig angeordnet und endigten meist in gleicher Höhe. Am Scheitel schnürten sie eine grosse Menge ovaler Conidien in succedaner Reihenfolge ab, die sich häufig zu grossen Klumpen zusammenballten. Die Conidien keimten nicht in Wasser, auch nicht unter Luftabschluss in Zuckerlösung. Bei Luftzutritt bildeten sie in der Nährflüssigkeit schmale, reich verzweigte Keimschläuche.

Aus den bisherigen Untersuchungen geht mit Sicherheit hervor, dass die Alnus-Sclerotien nur im Fruchtknoten gebildet werden, mit einiger Wahrscheinlichkeit, dass sie sich nur durch Conidien vermehren. Wir hätten dann einen bis jetzt noch nicht vorgekommenen Fall vor uns, dass ein sclerotienbildender Pilz seine vegetativen und fructificativen Formen auf demselben Wirth ohne Wechsel der Lebensweise und ohne Reproduction weiterer Fruchtformen verbringt. Trotzdem halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass bei weiterer Beobachtung und Cultivirung neue Entwickelungsglieder, vielleicht schon bekannte und für sich beschriebene, auftreten. Vor Allem fehlt mir der directe Nachweis, dass die Conidien, auf die Narben übertragen, sich hier zu Sclerotien ausbilden, und damit scheint mir der Weg für weitere Forschungen angedeutet. Leider bereitet die Beschaffung des Materials wegen der Kleinheit und der geringen Auffälligkeit grosse Schwierigkeiten.

Wie schon in der Einleitung gesagt wurde, zeichnen sich die Sclerotien durch den Pleomorphismus ihrer Fructificationsorgane aus. Neben den höchst entwickelten Fruchtformen Ascus und Basidie, welche gewöhnlich den Abschluss der Entwickelung des Pilzes darstellen, erscheinen als Nebenformen die Conidien in ihren verschiedenen Abstufungen und die Chlamydosporen (Gemmen, Oidien), und zwar entweder als transitorische Zwischenglieder oder als Vorläufer auf demselben Thallus. Es erscheint als selbstredend, dass nicht alle diese Formen im Entwickelungskreis gleich häufig auftreten, sondern durch Abänderung der Lebensverhältnisse bedingt werden. Namentlich erscheint die Ascusfrucht (bezw. Basidie) als die morphologisch am höchsten stehende und zuletzt kommende relativ am seltensten.

Ausnahmsfälle sind es jedoch, wenn überhaupt nur eine Fruchtform gebildet wird, wie dies von Peziza Sclerotiorum durch Brefeld bekannt ist, wonach nur Ascusfrüchte aus den Sclerotien hervorgehen, wenn man die aus dem Mycel zuweilen, doch relativ selten vorkommenden „zweifelhaften Spermatien" (de Bary, Morph. S. 262) hier nicht in Betracht zieht. Aber nur ein einziges Mal ist die directe Bildung von Conidien aus den Sclerotien beobachtet worden, und zwar von de Bary (Morph. S. 40), an Sclerotinia Fuckeliana, welche mehrere Jahre hindurch Botrytisconidien ohne Pezizenfrucht reproducirte. Anderseits giebt Brefeld an, dass auch hier aus den Sclerotien Ascusfrüchte entstehen, deren Sporen Mycel erzeugen, welches nach Bildung von Botrytisconidien wieder in Dauermycel verwandelt wird. Wir hätten also in den Alnussclerotien den zweiten Fall vor uns, wo direct aus den Sclerotien Conidien entstehen, ohne dass aber hier weitere Fruchtformen nachgewiesen werden konnten. Es liesse sich dies vielleicht dadurch erklären, dass die äussersten Hyphenfäden ebenso wie im einfachen Mycel zu Conidienträgern heranwachsen, da sie ja hier nicht zur Rindenbildung Verwendung finden.

Es muss nun dahingestellt sein, ob uns hier nur eine lückenhaft bekannte Species vorliegt, oder ob sie der Ascusfructification derzeit wirklich entbehrt, und zwar könnte dieser eventuelle Mangel abzuleiten sein von einem Verlust oder noch nicht erlangtem Besitz. Ausserdem sind ja viele pleomorphe Species bekannt, welche unter sonst ganz gleichen Bedingungen eine ausgesprochene Tendenz zu gleichförmiger Reproduction besitzen, welche schliesslich zur Trennung ursprünglich zusammengehöriger Formen führen können.

Zum Schluss will ich noch erwähnen, dass Brefeld diese directe Bildung von Conidien aus den Sclerotien der Peziza Fuckeliana, worin wir bei den Alnus-Sclerotien ein analoges Beispiel gefunden haben, nur referirend anführt.[11])

Es lässt sich das nicht vereinigen mit seiner früher ausgesprochenen Vermuthung,[12]) dass alle bekannten Sclerotien sich als Endresultat ihrer Entwickelung in einen Fruchtkörper mit Sporen umwandeln, welcher als die durch geschlechtliche Zeugung entstandene zweite Generation aufzufassen wäre. Da aber der Geschlechtsact vor die Bildung der Sclerotien fallen soll, hält er es für höchst wahrscheinlich, dass alle Sclerotien Fruchtkörper im unentwickelten Zustande darstellen, an denen der Dauerzustand, der früher ihre Bezeichnung als Dauermycel begründete, nicht von wesentlicher Bedeutung, viel-

[11]) Brefeld, Schimmelpilze. Heft IV. S. 139.
Derselbe. Heft X. S. 315.

[12]) Derselbe. Heft II. S. 71. Anm.

mehr eine blosse Variation, eine Unterbrechung im Entwickelungsgange der zweiten Generation sei. Es würden dann die conidienbildenden Sclerotien allerdings auch eine Unterbrechung im Entwickelungsgange vorstellen, wenn auch im anderen Sinne, nämlich der ersten Generation.

Vorstehende Abhandlung wurde ausgeführt im botanischen Institut der Universität Erlangen. Ich halte mich an dieser Stelle für verpflichtet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. M. Reess, für die mannigfaltige Unterstützung und Anregung, die er mir hat zu Theil werden lassen, vor Allem durch gütige Ueberlassung von Notizen und Vorarbeiten, die er selbst über diesen Gegenstand aufgenommen hatte, meinen gebührenden Dank zu sagen. Ebenso bin ich dem Assistenten, Herrn Dr. Bruns, für das rege Interesse, welches er an dieser Arbeit gezeigt hat, sehr verbunden.

Figurenerklärung.

Figur 1. Normale Frucht im optischen Querschnitt, 1 : 35.

c Cotyledonen,
t Testa,
en Endocarpium,
m Mesocarpium,
ep Exocarpium,
SA abortirter Samen,
PG parenchymatisches Gewebe.

Figur 2. Dieselbe im optischen Längsschnitt, 1 : 35.

Sp Spitze,
B Basis,
ra radicula,
pl plumula.

Figur 3. Taube Frucht im optischen Querschnitt, 1 : 35.

MS Mittelsäule,
PG parenchymatisches Gewebe.

Figur 4. Verpilzte Frucht im optischen Querschnitt, 1 : 20.

SA Samenanlage,
My Pseudoparenchym,
m Mesocarp,
ep Exocarp.

Figur 5. Dieselbe, längsdurchschnitten.

MS Mittelsäule.

Figur 6. Conidientragende Früchte im optischen Querschnitt, 1 : 20.

CT Conidienträger,
My Pseudoparenchym,
z Hohlräume.

Figur 7. Theil des Pseudoparenchyms einer conidientragenden Frucht, 1 : 400.

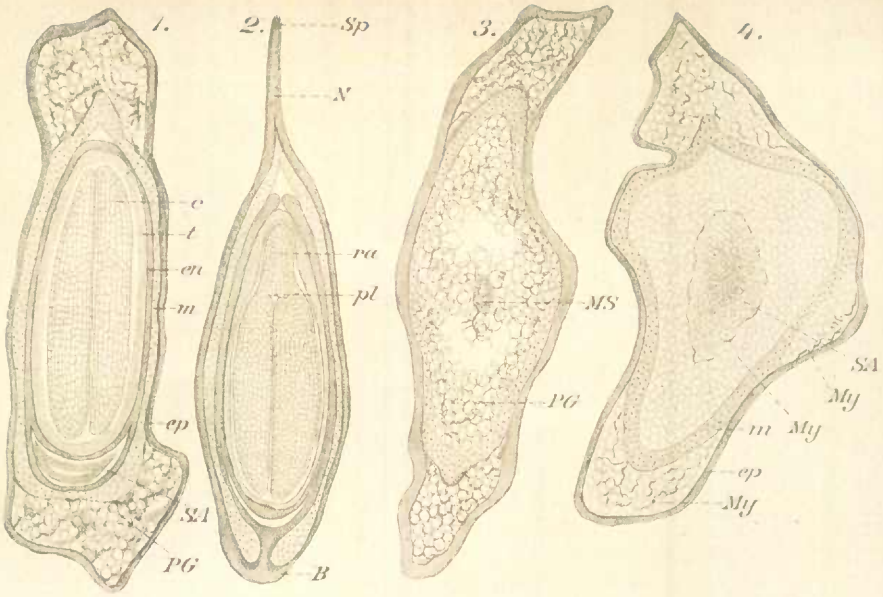
Figur 8. Conidienträger, die Fruchtwandung durchbrechend, 1 : 200.
m Mesocarp,
ep Exocarp,
ct Cuticula, welche sich losgelöst hat,
CT Conidienträger,
Co Conidien, häufig zu grossen Klumpen vereinigt.

Figur 9. Conidienträger, 1 : 400.

Figur 10—13. Mycelfäden, 1 : 800.

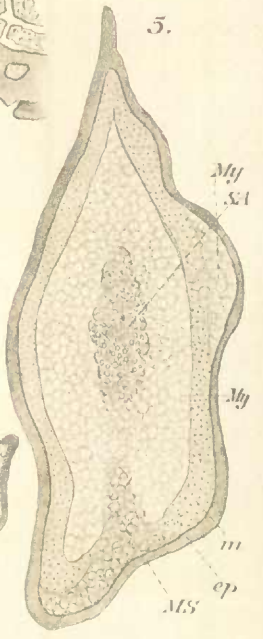
Figur 14. Verzweigungen der Conidienträger, 1 : 800.

Figur 15. Conidien, 1 : 1000.


1.
c
t
en
m
ep
SA
PG
2.
Sp
N
pa
pl
B
3.
MS
PG
4.
SA
Myf
m
Myf
ep
Myf

7.

5.


Myf
SA
Myf
m
ep
MS

6.

z
Myf
CT

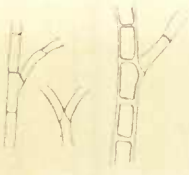
8.
Co
CT
cl
ep
m

10.

11.

12.

13.


14.

15.

9.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Hedwigia

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 33_1894

Autor(en)/Author(s): Maul Richard

Artikel/Article: Ueber Sclerotinienbildung in Alnus-Früchten. 215-228