Ueber die Entwickelungsgeschichte der Aecidien und Spermogonien der Uredineen.

Von Rudolf Neumann.

Mit Tafel XVI—XIX.

Einleitung.

Frank [1]) vertritt die Ansicht, dass die Uredineen „die letzten Reste von Sexualorganen und sexuellen Früchten unter den Basidiomyceten aufwiesen". Würde seine Meinung in Wirklichkeit ihr Recht behalten, so müsste man eine Anzahl Fälle zu verzeichnen haben, wo ein Vertreter der Uredineen durch sexuelle Fructificationsorgane oder mindestens durch eine bestimmte Art von Hyphencopulation sich vermehrt hätte. Dies ist aber nicht der Fall. Es findet sich in der Gesammtliteratur nichts darüber verzeichnet, ausser in einer einzigen Abhandlung von Massee,[2]) welche allerdings bisher noch wenig beachtet zu sein scheint.

Danach soll durch Vereinigung von Oogonium und Antheridium die Fruchtform des Aecidiums entstehen. Massee hat diesen eigenthümlichen Fall an Uromyces Poae beobachtet, spricht aber nicht davon, dass dieselbe Eigenthümlichkeit auch an anderen Pflanzen nachzuweisen gewesen wäre. Es ist dies auffallend, da man bei dem eingehenden Studium der Uredineen doch wahrscheinlich sicher einmal den von ihm beschriebenen Fall hätte bestätigen können. Auch die neuesten Arbeiten von Richards[3]) und Vuillemin,[4]) welche mit Sorgfalt versucht haben, Aufklärung in den Entwickelungsgang der Spermogonien und Aecidien zu bringen, sagen nichts davon.

Welche hohe wissenschaftliche Bedeutung eine derartige Entdeckung haben würde, ist leicht einzusehen und es erscheint gewiss gerechtfertigt, auf diese Angelegenheit näher einzugehen, um eventuell

[1]) Frank, Lehrbuch der Botanik II. Theil S. 152.

[2]) Massee, „On the presence of sexual organs in Aecidium". Annales of Botany 88—89 V. II. 47—61.

[3]) H. Richards: On the development of the spermogonium of Caeoma nitens (Schw.) Contributions from the cryptogamic laboratory of Harward University. January 1893.

[4]) Paul Vuillemin: Sur la fécondation des Pucciniées Comptes rendus, séance du 6. II. 93.

Massee's Ansicht zu bestätigen oder zu widerlegen. Erst dann, wenn der Gang der Entwickelung der Aecidien und Spermogonien in allen seinen Phasen genau dargestellt ist, vermag man ein richtiges Urtheil darüber zu gewinnen und man darf sich dann vielleicht der Hoffnung hingeben, wenigstens zum Theil zur Aufklärung der Entwickelungsgeschichte mit beigetragen zu haben.

Die dahingehenden Untersuchungen wurden auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. Reess in hiesigem botanischen Institut ausgeführt und brachten mich zur Annahme einer Ansicht, welche Massee's Behauptung entgegensteht, zeigten zugleich aber auch, dass von einem sexuellen Vorgange bei den Uredineen nicht die Rede sein kann.

Allgemeiner Theil.

Es sei mir zuvor über den Gegenstand selbst und Massee's Arbeit eine Bemerkung gestattet:

Die umfassenden Arbeiten, welche in neuester Zeit von Brefeld und Tavel im Gebiet der vergleichenden Mycologie geleistet worden sind, haben unbedingt dargethan, dass die Uredineen zu den höher entwickelten Pilzen gehören; das will sagen, zu denen, bei welchen absolut keine geschlechtliche Fortpflanzung mehr zu beobachten ist.

Wenn Massee doch bei den Uredineen sexuelle Organe, nämlich Antheridien und Oogonien findet, welche durch Copulation ein neues Geschlechtsproduct liefern, so würde er die Uredineen in die Nähe der Phycomyceten bringen, besser gesagt zu den Peronosporeen, da auch bei jenen Antheridien und Oogonien auf zwei verschiedenen Zellfäden entstehen und wie bei Pythium das Protoplasma des Antheridiums in das Archegonium übergeht.

Nach dieser Voraussetzung müsste sich aus dem Oogonium eine Oospore entwickeln, welche nachher auskeimt. Nach Massee fällt aber nach dem Verlauf der Befruchtung das Oogonium zusammen und bekommt nach einiger Zeit „Höckerchen", welche direct zu den Basidien des Aecidiums auswachsen sollen.

Allein dies wäre der erste Fall in der Pilzkunde, wo aus einer Oospore direct die Basidien entständen.

Das Gebilde selbst, seiner Zeichnung entsprechend, vergleicht er mit dem Conidienträger von Peziza oder dem Carpogonium der Florideen.

Der gewählte Vergleich scheint mir wenig glücklich, da weder die Conidienträger von Peziza noch das Carpogonium der Florideen Basidien erzeugen.

Es erhellt hieraus, dass sowohl nach der einen wie nach der anderen Richtung hin seine Ansicht auf Unmöglichkeiten stösst, die sich, logisch wenigstens, nicht gut rechtfertigen lassen.

Massee hat diesen Befruchtungsact nur ein einziges Mal beobachtet und dann auch nur, ohne das Eindringen des Antheridiums in das Oogonium sehen zu können. (The point of contact between the antheridium and oogonium was on the side turned away from the eye, so that I am unable to state the exact manner in which fertilisation is effected.)

Es soll durchaus kein Zweifel in seine Untersuchungen gelegt werden, und ein ungewöhnliches Gebilde mag sich vielleicht zufällig in dem Schnitt gezeigt haben, doch, wenn man für solche Eigenthümlichkeiten nicht sehr viele Bestätigungen in anderen Schnitten finden kann, so dürfte eine Uebertragung dieses vermeintlichen sexuellen Vorganges auf die ganze Familie der Uredineen etwas bedenklich erscheinen.

Bei einem eingehenden Studium mit der Entwickelungsgeschichte der Uredineen muss man bald die Ueberzeugung gewinnen, dass sie sich nur auf dem einen, ungeschlechtlichen Wege fortpflanzen, trotzdem die verhältnissmässig hochentwickelte Fruchtform der Aecidien zu mancherlei Ansichten Anlass giebt und die Meinung über das Verhältniss der Spermogonien zu den Aecidien noch keine allgemein feststehende ist.

Es ist mir bei den Tausenden von Schnitten, die in verschiedenen Pflanzen während der Arbeit gemacht worden sind, nie ein Gebilde vorgekommen, welches sich mit dem von Massee gefundenen vergleichen liesse, und es kann nur ein Irrthum in der Auffassung vorliegen, worauf ich jedoch noch später zurückkommen werde.

Eine gründliche Untersuchung wird stets meine Ansicht bestätigen und den Beweis liefern, dass ein Aecidium und Spermogonium schliesslich auch weiter nichts ist, als ein durch eine Unzahl Hyphen entstandenes und durch Verknäuelung hervorgegangenes Gebilde, durch dessen innewohnendes Vermögen Sporen als Fruchtformen abgesondert werden, ähnlich wie bei anderen höher organisirten Pilzen ohne Geschlechtsorgane, z. B. bei den Hymenomyceten, die Sporen auf dem Hymenium, einem verknäuelten Hyphengeflecht, wenn auch in anderer Weise entstehen.

Die Untersuchungen wurden in zwei auf einander folgenden Sommerperioden an lebendem Material angestellt, in der Winterperiode an Alkoholmaterial fortgesetzt und nebenbei verschiedene Umpflanzungs- und Impfversuche gemacht. Ausserdem bot sich in

dieser Zeit Gelegenheit, die überwinternden Knollen und unterirdischen Organe in Bezug auf Fortbestehen des Mycels genau zu studiren.

Die Nachforschungen selbst, erstreckten sich auf: Ficaria ranunculoides, Allium ursinum, Euphorbia Cyparissias, Falcaria Rivini, Sagittaria sagittifolia, Berberis vulgaris und Tragopogon pratensis.

Alle hier aufgeführten Wirthspflanzen eignen sich nun nicht gleich gut zur Beobachtung, und es bedarf in den meisten Fällen einer geraumen Zeit, die für die fortlaufende Entwickelung günstigsten herauszufinden. Oft werden beispielsweise die Aecidien schöner ausgebildet, während die Spermogonien etwas zurücktreten (Ficaria), während andererseits sich einige ausschliesslich zur Beobachtung der Spermogonien eignen (Tragopogon, Euphorbia, Sagittaria). Theilweise zeigt sich die Mycelverzweigung wunderschön, z. B. an Allium ursinum und Ficaria ranunculoides, während bei Berberis der Verlauf der Hyphen höchstens im Parenchym und bei Sagittaria nur in den allerjüngsten Stadien zu verfolgen ist. Später treten bei letzteren Beiden die Mycelfäden so eng an die Zellwände, dass sie der Beobachtung vollständig entgehen.

Am geeignetsten zur fortlaufenden Untersuchung sind ohne Zweifel Ficaria und Allium, da in ihnen sowohl das Mycel wie auch die Fructificationsorgane genau und deutlich zu verfolgen sind. Bei Allium beinahe noch ausgiebiger wegen der relativen Dicke der Blätter und der damit im Zusammenhang stehenden grösseren Zellen, welche auch verhältnissmässig nicht eng beisammen liegen.

Aus diesen Gründen wurden auch die Hauptzüge und Einzelheiten der Entwickelung an Allium und Ficaria verfolgt, bei letzterem schon aus dem Grunde, um dasselbe Untersuchungsmaterial zu benutzen, an welchem Massee seine Beobachtungen gemacht hat.

Ficaria wächst, befallen von Uromyces Poae, in grossen Massen in der nächsten Umgebung von Erlangen und war während der Wachsthumsperiode täglich frisch zu beschaffen.

Die Objecte wurden theils in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten, das frische Material allerdings fast ausschliesslich mit dem Rasirmesser ohne Einbettung und zwar hat letztere Methode bei diesen Untersuchungen einen doppelten Vortheil. Nämlich erstens wird es dadurch überflüssig, Färbungsmethoden anzuwenden, und zweitens ist man oft genöthigt, den Schnitt, falls er dick genug ist, um das Mycel noch weiter wachsen zu lassen, in hängenden Tropfen zu beobachten. Allerdings ist es damit oft eine missliche Sache, da sich das Mycel nicht allzu tief in das Blatt hinein verfolgen lässt, und oft ist es rationeller, lieber eine Menge Schnitte anzufertigen, unter denen man gewiss die nächstfolgende Phase auffindet, als darauf zu warten, bis das Mycel den nächsten Punkt erreicht hat.

Was die Färbungen des Alkoholmaterials anbetrifft, so sei kurz bemerkt, dass sich bei den einzelnen Versuchen, die ich in dieser Beziehung angestellt habe, Methylenblau und Fuchsin am geeignetsten erwiesen haben. Sie beide färben sowohl das Mycel, die Zellwände, Zellinhalt, Sporen u. s. w. gleichmässig schön blau resp. roth, während andere gebräuchliche Farbstoffe den einen oder den anderen Pflanzentheil ungefärbt liessen oder überfärbten, was bei der Untersuchung stets störend einwirkt. Leider ist es nicht möglich, die Präparate unverändert in Glycerin aufzubewahren. Sie erleiden, da ohnehin schon sehr zart, eine solche Aufhellung und Durchsichtigkeit, dass sie zu weiterem Gebrauch untauglich werden, während nebenbei auch der Farbstoff durch das Glycerin entfernt wird. Vorzuziehen ist in diesem Falle sicher die einfache Art, jeden einzelnen Schnitt in Spiritus aufzubewahren, wenn man nicht die Einbettung in Canadabalsam vorzieht.

Bei vorliegender Arbeit war es nothwendig, an vielen Abbildungen möglichst objectiv den Verlauf der Entwickelung zu zeigen, zumal, da auch durch eine noch so genaue Beschreibung ein klarer Einblick in die einzelnen Stufen nicht gewährt werden kann. Es wurden hierzu eine Menge naturgetreue Zeichnungen angefertigt und zwar in der Weise, dass dem Gang des Aecidiums 10, dem Gang des Spermogoniums 7 beigegeben sind. In der Hauptsache sind sie Ficaria entnommen, einige Allium, eine Euphorbia.

Nebenbei wurde versucht, auf mikrophotographischem Wege objektive Bilder darzustellen. Wenn die Technik auch wohl gelungen war, so musste doch von einer weiteren Vervielfältigung Abstand genommen werden, da der Effect und Nutzen ein weit geringerer war, als ich annahm. Dies lässt sich damit erklären, dass man nicht, es mögen die Schnitte mit dem Mikrotom so dünn wie möglich geschnitten sein, bei 900facher Vergrösserung mit Immersionssystem, Alles das, was man sehen möchte, auf eine Fläche hinwerfen kann, weil nämlich die Schnitte bei derartiger Vergrösserung immerhin noch so dick sind, dass sie mehrere Einstellungen mit der Mikrometerschraube zulassen.

Specieller Theil.

Gehen wir nun zur eigentlichen Entwickelung selbst über. Der erste Punkt, welcher hier in Betracht gezogen werden muss, ist die Frage, ob die Blätter von Ficaria ranucul. direct von den Sporen befallen werden, oder ob das Mycel in den Knollen überwintert und von dort durch den Stengel in die Blätter vordringt.

Massee behauptet, Mycel in den Knollen gefunden zu haben, nur lässt er es unentschieden, ob es von den keimenden Sporen aus den Blättern in die Knollen gedrungen sei, oder von dort entgegengesetzt sich verbreitet habe.

Ich muss hier insofern Massee's Ansicht entgegentreten, als ich während allen Wachsthumsperioden der Pflanze und des Pilzes absolut keine Spur von Mycel in den Knollen gefunden habe. Nicht einmal in den übrigen Theilen des Blattes, wo keine Fruchtformen sitzen, ist Mycel nachzuweisen, denn es breitet sich nur unmittelbar um die Aecidien und Spermogonien herum aus. Auch im Stengel finden wir dieselbe Erscheinung, dass das Mycel nur die Fruchtformen umzieht, während alle übrigen Theile normal sind.

Es geht daraus hervor, dass die Blätter jedes Jahr von Neuem wieder von den Sporen befallen werden, welche durch die Spaltöffnungen ihre Keimschläuche hineinsenden.

Diese Thatsache nimmt ausserdem an Wahrscheinlichkeit zu, wenn folgendes Experiment gelang: Pflanzen, welche stark inficirt waren, wurden in Töpfe verpflanzt und den Winter über vor irgend welcher Inficirung durch Sporen geschützt. Im nächsten Frühling erschienen zwar die jungen Triebe, jedoch ohne jegliches Anzeichen von Myceldurchwucherung.

Ein Beweis, dass das Mycel jedenfalls nicht in den Knollen überwintert ist. Die genaue mikroskopische Untersuchung der Knollen, Stengel und Blätter bestätigten dies.

Entwickelung der Aecidien.

Die Teleutosporen entwickeln bei der Keimung ein Promycel mit Sporidien, aus welchem das eigentliche Mycel des Pilzes hervorgeht. Anfänglich bemerkt man je nach der Jahreszeit, ungefähr gegen Mitte März, unter der Epidermis oder auch einige Zellreihen tiefer im Blatt wenige Hyphenfäden, nach de Bary[5]) Primordien, welche jedoch nur vereinzelt und noch unverzweigt auf eine geringe Fläche von 2—3 mm localisirt sind. Schon nach ganz kurzer Zeit, innerhalb 3—4 Tagen, verzweigen sich die Fäden und drängen sich mehr und mehr an einzelnen Punkten zusammen, wo sie alsbald die Veranlassung zur Entstehung eines Aecidiums geben. Will es der Zufall, dass dicht unter der Epidermis Gefässe liegen und die anfänglichen Hyphenfäden zwischen Epidermis und Gefässe hineingerathen, so ist ihnen der weitere Weg in das Parenchymgewebe augenblicklich versperrt und sie sind gezwungen, sich nach der

[5]) de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze. 1884, S. 296.

anderen Seite hin auszudehnen, da sie scheinbar zwischen die dicht aneinander stehenden Gefässwände nicht eindringen können. Daher kommt es auch, dass sich alsbald durch die rapide Vermehrung des Mycels die Epidermis hebt und dasselbe zu seiner Ausdehnung genügend Platz gewinnt, ohne die angrenzenden Zellen zurückdrängen zu müssen. (Fig. 1.) Sind keine Gefässe vorhanden, dann durchwuchert das Mycel auch das übrige Parenchym bis zur Pallisadenschicht, allerdings meist, ohne sich darin zu Aecidienanfängen zu vereinigen. Es ist dies eine merkwürdige Eigenthümlichkeit und es scheint in gewissen Fäden eine individuelle Beanlagung vorhanden zu sein, entweder nur Aecidien oder Spermogonien zu bilden.

Die Hyphenfäden nehmen nunmehr an Konsistenz und relativer Dicke zu, erhalten eine feinkörnige Einlagerung und winzige Vacuolen, während sie fortdauernd sich verzweigen und zwischen den Parenchymzellen weiter wandern.

Haustorien, wie sie de Bary [6]) und Richards [7]) bei Caeoma nitens angiebt, musste ich bei Ficaria als nicht vorhanden ansehen. Sie sollen dort beim Durchgang durch die Zellen schmale Einbuchtungen zeigen und sich dann dicker und knotiger heranbilden. Es ist mir nicht möglich gewesen, etwas Derartiges zu beobachten, wenn auch einzelne Stellen der Hyphen characteristische Verdickungen gezeigt haben.

Damit stimme ich jedoch mit Richards überein, dass durch das rapide Anwachsen des Mycels und die Ausdehnung, welche die Hyphenfäden zwischen den Zellen nehmen, die Mittellamelle zerreisst, die Zellwände theilweise vernichtet und die Zwischenzellenschicht bedeutend erweitert wird. Es liegt dann das Chlorophyll lose, ohne Zusammenhang mitten zwischen den Hyphen herum und die ehemaligen Zellen sind unerkennbar. Bei fortschreitendem weiteren Wachsthum verschwindet ein Theil des Chlorophylls und es ist anzunehmen, dass es zum Erhalten der Parasiten beitragen und ihm Nahrungsstoff zuführen muss; denn man kann nicht glauben, dass es nur durch den Druck, der auf ihm lastet, und durch die Regellosigkeit, mit der es im Mycel umherlagert, zu Grunde gehen sollte. Die mit der Zeit entstandene Verknäulung der Hyphen nimmt nunmehr eine rundliche Gestalt an und wird besonders an der Basis dieses so geformten Körpers bedeutend dichter. (Fig. 2.)

Dies ist der Zeitpunkt, wo in dem regelmässigen Verlauf und in der Theilung der Hyphenfäden eine Wendung eintritt. Man

---

[6]) de Bary: Morphologie der Pilze. 1884, S. 296.

[7]) Richards: On the development of the spermogon. of Caeoma nitens (Schw.) Cryptogamic laboratory of Haward University. 1893.

sieht wohl schon nach einem Tage aus dem dichten Hyphengeflecht einzelne Zellen fast zu gleicher Zeit oder wenigstens ganz kurz hinter einander hervorsprossen, welche etwas keulenförmig gestaltet sind und die in Zwischenräumen von 24 Stunden eine zweite Zelle und dann eine dritte absondern. Während des Heranwachsens legen sie sich parallel aneinander an und drängen die über ihnen befindlichen Hyphen zurück und bei Seite. (Fig. 3.)

Vuillemin [8]) hat bei Peridermium Pini nur 2 übereinander liegende Schichten gefunden, aus deren obersten die Zellen abgeschnürt werden. Dies ist ein Unterschied von Ficaria, da hier unregelmässig aus dem ganzen Hyphengeflecht die neuen Zellen hervorstossen. Wohl aber theile ich seine Ansicht, dass die durch eine Scheidewand getrennte Zelle der Anfang zur Sporenkette ist.

Allgemein bezeichnet man wohl in Lehr- und Handbüchern die abgesonderten Zellen als Basidien, da man bisher stets annahm, die Sporen würden einfach wie bei den Basidiomyceten von diesen „Basidien" ungeschlechtlich abgesondert. Nach der neuesten Arbeit von Vuillemin wird jedoch behauptet, dass die Aecidiosporen aus einer Verschmelzung zweier Zellkerne, welche in der vorhergehenden Fusszelle vorhanden sein sollen, entstehen.

Findet dies seine Bestätigung, so muss man ihm Recht geben, wenn er sagt, man kann diese Zellreihe nicht mit „Basidien" bezeichnen und man würde dann einfach von Fusszellen zu sprechen haben, welche von dem Mycel abgesondert sind und später durch Zellkerntheilung die Aecidiosporen erzeugen.

Noch sei auf eins in diesem Stadium hingewiesen. de Bary [9]) lässt es unentschieden, ob die neuhinzukommenden „Basidien" zwischen den alten sich einschieben oder von letzteren gebildet werden. — Dass die neuhinzukommenden von denen, welche schon vorhanden sind, gebildet werden, ist wohl ausgeschlossen, ebenso dass neuhinzukommende unter die anderen eingeschoben werden; denn sämmtliche, von den Hyphen abgeschnürte Fusszellen entstehen, wie schon erwähnt, fast zu gleicher Zeit und ich habe nie beobachten können, dass später noch neue Zellen aus dem Hyphengewebe hervorsprossten.

Die Hyphen unterhalb der Fusszellen, sowie in unmittelbarer Nähe um das ganze entstehende Aecidium herum, verdichten sich immer mehr und nehmen eine bräunliche Farbe an, meiner Ansicht nach einzig und allein durch die Masse der gefärbten Inhaltskörper,

---

[8]) Vuillemin: Sur la fécondation des Pucciniées. 1893. Compte rendus, séance du 6 Fevrier.

[9]) de Bary: Mycologie der Pilze. 1884, S. 296.

welche leicht zu beobachten sind. Richards[10]) behauptet allerdings, es sei braungewordenes Chlorophyll (the chlorophyll very generally changes its color, becoming yellowish or brownish) und er will vielleicht damit das Verschwinden der grünen Chlorophyllkörner auf diese Weise erklären.

Doch scheint mir die Annahme ziemlich unwahrscheinlich, denn es bleibt das Chlorophyll, wenn es nicht gänzlich resorbirt oder umgewandelt wird, bis zur völligen Ausbildung des Aecidiums immer schön grün. Eine Veränderung in der Farbe erleidet es nicht.

Meine Ansicht findet auch eine Bestätigung bei Reess,[11]) nach dessen Untersuchungen auch das Chlorophyll mit der Zeit verschwindet, aber ein Braunwerden desselben auch nicht beobachtet worden ist.

Die Fusszellen haben bereits die ersten Zellen durch eine eingeschobene Wand abgetrennt, während das Aecidium selbst noch mehr und mehr die Gestalt einer Kugel annimmt. (Fig. 4.)

Führt man jetzt, wo das über den Fusszellen liegende Hyphengewebe dicht zusammengedrängt ist, durch dasselbe oder noch besser durch die parallelstehenden Fusszellen Horizontalschnitte aus oder auch etwas schiefe Vertikalschnitte, so erscheint der Schnitt wie eine Art Pseudoparenchym, umgeben von dichtem Hyphengeflecht (Fig. 5), welches allerdings dem von Massee gezeichneten weiteren Stadium nicht unähnlich sieht, und ich möchte fast annehmen, dass er dieses durchschnittene „Hyphenpseudoparenchym" als ein weiter entwickeltes Oogonium angesehen hat. Verhältnissmässig sieht man dieses Bild nicht oft, da man gewöhnlich senkrechte Vertikalschnitte anfertigt, und es mag so kommen, dass Massee seinen Fall nur einmal gesehen hat. In frischen Schnitten ist allerdings die Täuschung leichter möglich, dass man jene Zellen als „Höckerchen" verkennt. Behandelt man jedoch denselben Schnitt mit Alkohol und färbt ihn mit Fuchsinlösung, so bemerkt man deutlich, dass das vermeintliche Oogonium nur äusserst dichtes, durchschnittenes Hyphengeflecht ist.

Zu derselben Zeit, wo die Hyphen die Fusszellen absondern, erscheinen auch gewissermaassen an der Peripherie der Hymenialschicht die ersten Anfänge von Peridienzellen. Sie sind anfänglich von den Fusszellen absolut nicht zu unterscheiden, erst nach der dritten oder vierten Theilung, wo sie an Breite beträchtlich zunehmen, kann man ihr Vorhandensein feststellen. Die Peridie wächst in dem Maasse, wie die von ihr umschlossenen Fusszellen, und ihre Zellen

[10]) Richards: Contribut. from the cryptogam. laborat. of Haward University. 1893. S. 32.

[11]) Reess: Die Rostpilzformen der deutschen Coniferen.

erhalten dann, ungefähr in derselben Zeit, wo die ersten Sporen abgeschnürt werden, ihre höchst characteristische polygonale Form nebst den zierlichen Einlagerungen. (Fig. 6.) Somit wird das Innere des Aecidiums durch die Peridie vollständig geschützt und verhindert, dass fremde Hyphen noch eindringen können. Die Ausdehnung, welche das Aecidium jetzt nimmt, ist zu gross, als dass die Lebensfähigkeit der nächst umliegenden Zellen nicht gefährdet würde. Sollten nicht etwa schon gar durch das rapide Anwachsen der Hyphen ihre Zellwände zerstört und die Zellen des Chlorophylls beraubt sein, so werden sie bis zur Unkenntlichkeit zusammengepresst, das Chlorophyll verschwindet, die Zellwände schrumpfen zusammen und es bleibt schliesslich weiter nichts davon zu sehen, als ein grosses Maschennetz. Dahinter aber umzieht das ganze Aecidium ein dichter Filz von undurchdringlichen Hyphen. (Fig. 7.)

Man ist versucht, hier an eine biologische Schutzvorrichtung zu denken, wenn man in Betracht zieht, dass durch die Aufeinanderfolge des Hyphenfilzes, der Schicht todter Zellen und der Peridie eine gewisse Garantie dafür geboten ist, dass irgend welche Einflüsse schädlicher Art nicht so leicht an die Sporen herandringen können.

Sind nach einigen Tagen die Fusszellen nebst ihren ersten Tochterzellen an das Stadium ihrer Ausbildung gekommen, so entwickeln sich die ersten Sporen. (Fig. 8.) Anfänglich noch klein, blassgelb und nicht allzuschnell. Dagegen beschleunigt jetzt die Peridie ihr Wachsthum, alle Hyphenfäden und Parenchymzellen, die sich ihr in den Weg stellen, zurückdrängend, um gleichsam für die heranwachsenden Sporen Platz zu schaffen.

Sie formt sich, da ihre Theile auf allen Seiten gleichmässig wachsen, nach oben zu rundlich und es entsteht eine Wölbung, unter welcher die Sporen zu ihrer weiteren Entwickelung genügend Platz finden. Nach 6—7 Tagen haben sich die Sporenketten so vergrössert, dass der Raum zur weiteren Vermehrung nicht mehr ausreicht und der Druck, den die Sporen auf ihre Peridie und die angrenzende Umgebung ausüben, wird zu einem ganz gewaltigen. Die Epidermis, welche am meisten hinausgepresst wird, muss nachgeben, sie zerreisst (Fig. 9), das Hyphengeflecht kann ebenfalls nicht mehr Stand halten, bis endlich auch die Zellen der Peridie auseinander getrieben werden.

Während dieser Zeit der Befreiung von dem Druck sind auch die letzten und jüngsten Sporen reif geworden und können nun gelegentlich einzeln oder in Ketten zusammenhängend abgesondert werden.

Jetzt hat das Aecidium seine grösste Ausdehnung angenommen und die nächste Umgebung macht mehr den Eindruck eines grossen Hyphenfeldes, als die eines vegetativen Blattes. Die noch verschonten Zellen des Parenchyms werden ebenfalls noch zurückgedrängt, um

die Oeffnung des Aecidiums möglichst zu vergrössern. Die Peridie reisst in einzelne Stücke, nur die Randpartien bleiben meistens stehen, bis auch die letzten Sporen vom Winde zerstreut sind. Alsdann verlieren ihre Zellen den Inhalt, sie fällt ab und der Parasit hat seinen Zweck erfüllt. Allerdings damit ist auch die vegetative Periode des Blattes besiegelt, es schrumpft zusammen und fällt ab.

Entwickelung der Spermogonien.

Betrachtet man das gegenseitige Verhältniss zwischen Aecidien und Spermogonien, so drängt sich sofort die Frage auf: Welchem Zweck dient wohl das Spermogonium? Leider ist man sich bis jetzt noch nicht einig darüber und es ist wohl auch schwer, eine definitive Antwort zu geben, da vollständige Untersuchungen darüber noch nicht gemacht sind. Als Zusammenfassung der bis jetzt bekannten Ansichten verweise ich nur auf de Bary,[12]) welcher nach einer kritischen Beleuchtung über sämmtliche gemachten Untersuchungen von Tulasne, Cornu, Stahl und Unger zu der Ansicht gelangt, dass das Verhältniss zwischen Aecidien und Spermogonien „von zweifelhafter physiologischer Bedeutung" ist und man eben kaum annehmen kann, dass das Spermogonium in sexuellem Zusammenhange mit dem Aecidiumstande steht.

Auch bei Ficaria erscheinen ja die Spermogonien zwar wohl in der Regel etwas zeitiger als die Aecidien, aber im Allgemeinen sind die Aecidien auch hier in ihrer Entwickelung bereits soweit vorgeschritten, dass sich schon die ersten Sporen absondern, wenn die Spermatien eben erst ausgestäubt werden. Oft sogar erscheinen noch Anfänge von Spermogonien, wenn die Aecidien schon beinahe mit ihrer Entwickelung zu Ende sind. Blosse Vermuthungen beweisen also nichts und man wird sich allerdings mit der Aufklärung der Bedeutung der Spermogonien noch gedulden müssen, da die Verfolgung derselben wegen ihrer winzigen Kleinheit bedeutende Schwierigkeiten verursacht. Alles, was man über den weiteren Verlauf der Spermatien weiss, fasst Tavel[13]) zusammen, indem er sagt: In den Nährlösungen keimen die Pyknosporen in den wenig untersuchten Fällen unter Anschwellung durch Austreiben eines fädigen Keimschlauches, über dessen weitere Entwickelung und Infektionstüchtigkeit nichts bekannt ist.

Im Folgenden wird also auch nur die Entwickelung der Spermogonien bis zur Reife der Spermatien gezeigt, als Seitenstück zu dem Verlauf der Aecidien und als Erweiterung der Entwickelungs-

[12]) de Bary: Morphol. und Biolog. der Pilze. 1884, S. 278—282 und S. 299.

[13]) Tavel: Vergleichende Morphologie der Pilze. 1892, S. 127.

geschichte, deren Ausarbeitung sich ja in erster Linie für oder wider die Ansicht Massee's richten sollte.

Den allerersten Anfang zur Entstehung der Spermogonien bildet auch hier das von den Sporidien erzeugte Mycel, welchem höchstwahrscheinlich das eigenthümliche Vermögen innewohnt, nur zur Erzeugung von Spermogonien thätig zu sein, wenn es auch anfänglich von dem Mycel der Aecidien nicht verschieden ist.

Die Eigenthümlichkeit kennzeichnet sich dadurch, dass es für gewöhnlich die Oberseite des Blattes, die Pallisadenzellen, aufsucht, um sich dort festzusetzen. Allerdings alleinige Regel ist es nicht und es kommen ja auch bekanntlich viele Abweichungen daran vor. — Aber es ist noch etwas Anderes, was bei längerem Untersuchen recht augenscheinlich wird und schon bei den winzigsten Anfängen erkennen lässt, ob man es mit dem Anfang eines Aecidiums oder Spermogoniums zu thun hat. Es ist die Verschlingung der Hyphen.

Erstlich ist mir aufgefallen, dass die Hyphenfäden zur Bildung von Aecidien ein wenig dicker, derber und knotiger sind, wenn man so sagen darf, während die der Spermogonien zarter, ohne viele Anschwellungen und gleichmässiger hingestreckt liegen. Zweitens aber, und das ist der Hauptpunkt, die Hyphenfäden der Aecidien bilden, wenn auch schon eine beträchtliche Verzweigung stattgefunden hat, niemals ein so dichtes Geflecht in den jüngsten Stadien, als die Hyphen der Spermogonien. Es ist bei ersteren mehr ein langsames Heranziehen aller Kräfte bis zu dem geeigneten Moment, wo sie gewissermaassen auf einmal den grossen Bau des Aecidiums beginnen und sich reichlich verflechten, während die Hyphen der Spermogonien schon bei den ersten Anfängen sich bedeutend verschlingen und erst später, weniger durch Verzweigung, als durch Heranziehen neuer Fäden, die wunderliche Bildung des Spermogoniums in's Werk setzen. (Vergl. die ersten Abbildungen der ersten Stadien von Spermogonien und Aecidien.) Ausserdem werden die Spermogonien, falls sie in die Lage kommen, sich in der Gegend von Pallisadenzellen anzusiedeln, stets ihre ersten Anfänge direct unter der Epidermis nehmen (Fig. 11—13), während, wenn sie im Parenchymgewebe ihren Sitz aufschlagen, anfänglich tiefer in das Blatt eindringen und erst bei ihrer späteren Entwickelung mehr an die Oberfläche vorgehen. (Fig. 10.) Dieselbe Erscheinung zeigt sich auch dann, wenn das Mycel Stengeltheile befällt und dort Spermogonien bildet. Im Allgemeinen muss man aber festhalten, dass Aecidien stets tiefer im Blatt sitzen als Spermogonien, worauf schon Reess[14]) aufmerksam gemacht hat.

[14]) Reess: Die Rostpilzformen der deutschen Coniferen S. 99.

Sind die ersten Hyphenfäden in die Unterseite des Blattes eingedrungen, so lagern sie sich gewöhnlich direct unter der Epidermis an dem oberen Grenzungspunkt zweier Pallisadenzellen. (Fig. 11.) Die Vermehrung geht rasch von statten, wobei das Mycel stets das Bestreben zeigt, weiter in das Blatt vorzudringen, während die Epidermiszellen anfänglich immer unverletzt bleiben.

Dagegen werden die Pallisadenzellen stark in Mitleidenschaft gezogen und sie müssen dem rapiden Andringen des Mycels weichen. Auch hier tritt derselbe Fall ein, wie bei der Bildung der Aecidien, dass nämlich die Mittellamelle der Zellwände gesprengt wird. Das Mycel wuchert dann ungehindert in die Zellen selbst ein, resorbirt das Chlorophyll und nachdem der Weg durch die Pallisadenzellen gefunden ist, hat es leichtes Spiel, auch das Parenchymgewebe zu zerstören. (Fig. 12.) Die Pallisadenzellen setzen den Hyphen offenbar einen grossen Widerstand entgegen, denn das Parenchymgewebe unterliegt meistens eher dem Kampf, als die Pallisadenzellen. Besonders wenn letztere voll von Chlorophyll sind, ist ihre Lebensdauer eine viel längere. Demnach scheint aber auch das Chlorophyll, worauf ich schon bei der Aecidienbildung hinwies, im gewissen Sinne eine Nahrungsquelle für das Mycel zu sein und sobald Alles resorbirt ist, geht auch die Zelle zu Grunde. Am längsten erhält sich der Zellkern, während auch die Zellwände nach seinem Tode verschwinden. Bei der Aecidienentwickelung finden wir in den späteren Stadien eine ganze Schicht todter, zusammengedrückter Zellen um die Fruchtform herum, hier keine einzige, woraus man schliessen muss, dass die Hyphen bei der Bildung der Spermogonien ihre Lebensweise mehr nach Art eines Resorptionssystems als Verdrängungssystems eingerichtet haben.

Wird in dem gebildeten Hyphengewebe die Verzweigung des Mycels und der Druck auf die Epidermis zu gross, dann fängt sie an, sich zu heben. (Fig. 13.)

Die Hyphen durchbrechen wohl auch die Epidermiszellen, berauben sie des Chlorophylls, dringen aber nie in diesem Stadium durch die Cuticula.

Nach der Basis zu erweitert sich unterdessen das Hyphengewebe, nimmt eine mehr rundliche Gestalt an und bildet an der Peripherie des runden Körpers, gleichsam wie eine schalige Umhüllung, einen Kranz, wenn man so sagen will, oder eine dichte, stark verschlungene Schicht von Hyphen (Fig. 14), ohne dass das Innere dieses Körpers einen anderen Habitus annimmt. Die Peridie, wie bei den Aecidien, fehlt hier vollständig.

Erst wenn jenes Hyphengewebe das ganze Gebilde vollständig umzogen hat, wird der Charakter ein anderer. An dem oberen

Theil des Spermogoniums sondern sich jetzt aus den verschlungenen Hyphen sterile Hyphen ab, welche sich nach und nach parallel an einander legen und den Körper nach oben abschliessen. An der Basis findet etwas später derselbe Vorgang statt, nur insofern abweichend, als die vom unteren Hyphengeflecht abgeschnürten Fäden nicht zu sterilen, sondern zu fertilen Hyphen, den sogenannten Spermogonbasidien, werden (Fig. 15), welche man meist als Sterigmen bezeichnet. Was sich an der Basis vollzogen hat, vollzieht sich auch an den Seiten der Kranzschicht. Die fertilen Hyphen werden auch hier abgesondert und verdrängen mehr und mehr das alte Hyphengewebe, indem sie das Bestreben haben, sich parallel und äusserst eng aneinander zu legen.

In diesem Zeitpunkt löst sich die Epidermis und wird von dem obersten Theil des Spermogoniums durchbrochen. (Fig. 16.) Stets ist hierbei zu bemerken, dass die Epidermis sich bis zur vollen Ausbildung des Spermogoniums mit emporhebt und erst dann zerreisst; ja sie ist so fest mit den daransitzenden Hyphen verbunden, dass zuletzt, wenn nach Entleerung der Spermatien die sterilen Hyphenfäden ausfallen, auch immer 2—3 Zellen der Epidermis mit losgerissen werden.

Im Innern des Spermogoniums richten sich die Basidien alle dem Mittelpunkte zu und dann ist der Zeitpunkt gekommen, wo die Spermatien abgesondert werden. (Fig. 17.) Tavel[15]) nennt die Spermatien Pyknosporen. Dieselben bleiben anfänglich in der durch das Zurückweichen der Sterigmen entstandenen Höhlung, bis sich durch die sterilen Hyphenfäden ein Weg gebahnt hat, durch welchen die Spermatien hindurchschlüpfen können. Letzteres wird nach de Bary[16]) bewirkt, wenn die die Spermatien umgebende gallertige Hülle Wasser aufnimmt.

Sind die Spermatien entleert worden, dann ist der Zweck und die Vegetationsperiode des Spermogoniums erreicht und das Blatt stirbt bald darauf ab.

Die hier geschilderte Entwickelung von Ficaria-Spermogonien stimmt mit der von Spermogonien anderer von mir untersuchten Pflanzen überein, allein nicht mit allen übrigen. Richards[17]) berichtet, dass die Bildung von Caeoma nitens auf Rubus villosus in Bezug auf die Spermogonien anders ist, und zwar insofern, als dort sich die Sterigmen nicht nach der Mitte wenden, sondern, allerdings auch parallel, sämmtlich direct die Oberfläche des Blattes zu er-

[15]) Tavel, Morphologie der Pilze. 1892, S. 126.

[16]) de Bary, Pilze S. 299.

[17]) Richards: On the development of the spermogon. of Caeoma nitens. Harward University. 1893.

reichen suchen und dort unmittelbar unter der Epidermis die Spermatien absondern. Auch soll der von mir erwähnte Mycelkranz fehlen.

Ich habe den Fall leider selbst nicht verfolgen können, doch mag dem sein, wie ihm wolle, wenn auch in der weiteren Ausbildung des Spermogoniums kleine Abweichungen sich vorfinden mögen, der Anfang bleibt derselbe und es bestätigt sich wenigstens dies eine, dass von einem sexuellen Vorgange auch hier nicht die Rede ist.

Zum Schluss sei mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Reess für die vielfache Anregung und Unterstützung bei der Arbeit den verbindlichsten Dank auszusprechen, ebenso wie ich auch Herrn Dr. Bruns für das freundliche Entgegenkommen bei den Untersuchungen bestens danke.

Figuren-Erklärung.

Tafel XVI.

Fig. 1. Allium ursinum Linn. Jüngster Anfang eines Aecidiums.
Das Mycel hat die Epidermis gehoben, kann jedoch nicht in die Gefässbündel eindringen.

Fig. 2. Allium ursinum Linn. Junges Stadium eines Aecidiums.
Die Entwickelung ist etwas weiter vorgeschritten. Die Zellwände sind theilweise vernichtet und das Chlorophyll liegt lose zwischen dem Mycel umher. Die Mycelfäden verdichten sich und das ganze Gebilde nimmt eine rundlichere Gestalt an.

Fig. 3. Allium ursinum Linn. Junges Stadium eines Aecidiums.
In dieser Phase werden oben vom Mycel die ersten Zellen abgesondert (Basidien), welche später zur Erzeugung der Sporenkette dienen.

Tafel XVII.

Fig. 4. Ficaria ranunculoides Dill. Vorgeschrittenes Stadium eines Aecidiums.
Die Fusszellen haben durch Querwände die erste Zelle abgeschnürt. Das Mycel wird dunkler.

Fig. 5. Euphorbia Cyparissias Scop. Schiefer Vertikalschnitt durch das dichte Mycel unterhalb der Fusszellen bei einem weiter vorgeschrittenen Stadium.
Der Schnitt zeigt das Aussehen eines Pseudoparenchyms.

Fig. 6. Ficaria ranunculoides Dill. Peridie eines reifen Aecidiums.
Das Bild veranschaulicht die Entstehung der Peridienzellen. Die untersten sind von den „Fusszellen" nicht verschieden.

Fig. 7. Ficaria ranunculoides Dill. Ein reifes Aecidium mit der dasselbe umgebenden Hyphenschicht.
Chlorophyll ist nur noch minimal vorhanden. Der Mycelfilz ist undurchdringlich und umgiebt unmittelbar die Schicht der zusammengepressten Zellen.

Tafel XVIII.

Fig. 8. Ficaria ranunculoides Dill. Ein Aecidium, welches die ersten Sporen hervorbringt.

Der Schnitt ist schief ausgeführt, er zeigt noch die Schicht todter Zellen, darunter die Peridie und die Abschnürung der ersten Aecidiosporen.

Fig. 9. Ficaria ranunculoides Dill. Völlig ausgebildetes Aecidium.

Die Epidermis ist eben zerrissen und das Mycel beginnt sich aufzulösen. Ueber die obersten, ältesten Sporen ragt noch ein Stück Peridie.

Fig. 10. Allium ursinum Linn. Anfangsstadium eines Spermogoniums.

Das Spermogonium bildet sich hier im Parenchymgewebe, daher liegt es tiefer im Blatt.

Fig. 11. Ficaria ranunculoides Dill. Jüngstes Stadium eines Spermogoniums.

Die Mycelfäden sammeln sich zuerst an dem Grenzpunkt zweier Pallisadenzellen. Die Epidermis ist nur zufällig zerrissen.

Tafel XIX.

Fig. 12. Ficaria ranunculoides Dill. Anfangsstadium eines Spermogoniums.

Einige von den Pallisadenzellen sind schon theilweise zerstört. Das Mycel wird dichter.

Fig. 13. Ficaria ranunculoides Dill. Weiter fortgeschrittenes Stadium eines Spermogoniums.

Der Druck des Mycels wird zu stark. Die Epidermis hebt sich infolge davon.

Fig. 14. Ficaria ranunculoides Dill. Vorgeschrittenes Stadium eines Spermogoniums.

Der Kranz oder die dichte Schicht von Mycel hat sich eben um die Peripherie des Spermogoniums gebildet.

Fig. 15. Ficaria ranunculoides Dill. Weiter vorgeschrittenes Spermogonium.

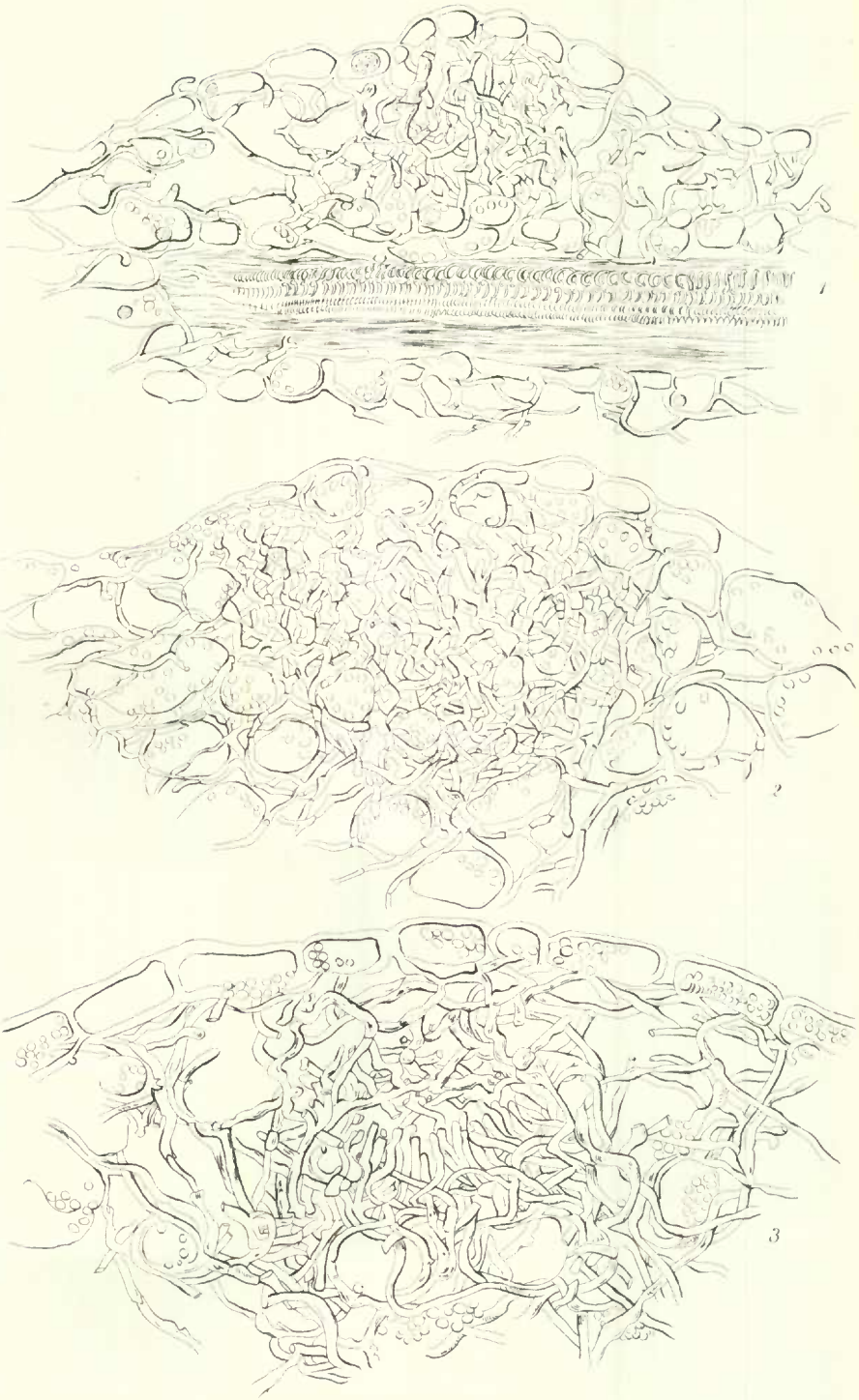
Aus dem Mycelinnern haben sich oben sterile Hyphen abgesondert, an der Basis jedoch fertile Hyphen, die zu Sterigmen werden.

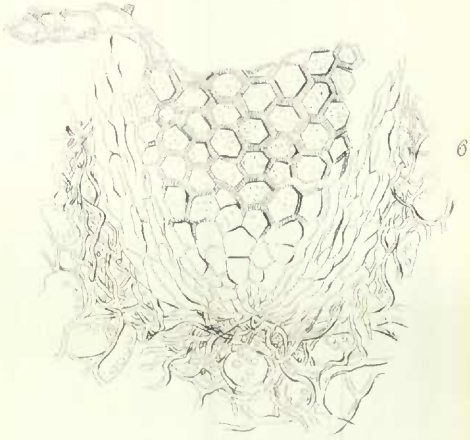
Fig. 16. Ficaria ranunculoides Dill. Weit vorgeschrittenes Spermogonium.

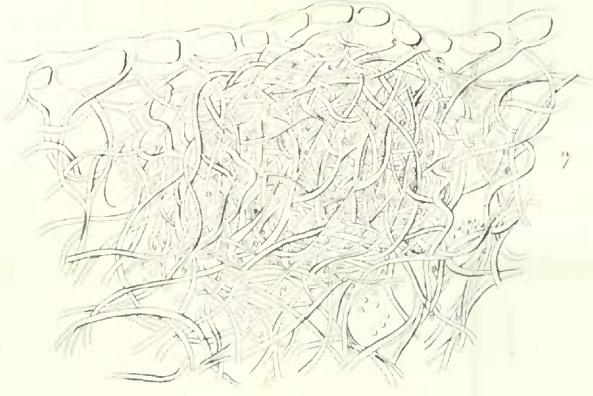
Alle Spermogonbasidien (Sterigmen) haben sich parallel an einander gelegt, die Epidermis ist durchbrochen und der oberste Theil des Spermogoniums tritt aus.

Fig. 17. Ficaria ranunculoides Dill. Ausgebildetes Spermogonium.

Von den Enden der Sterigmen schnüren sich die ersten Sporen ab.

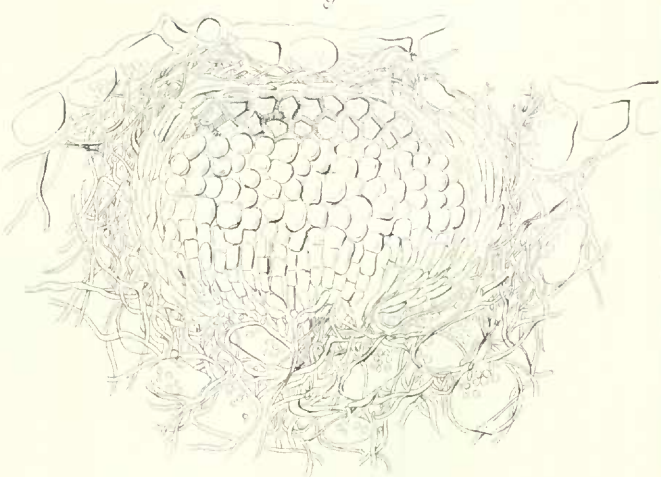

1
2
3





Del. R. Neumann.

8



9

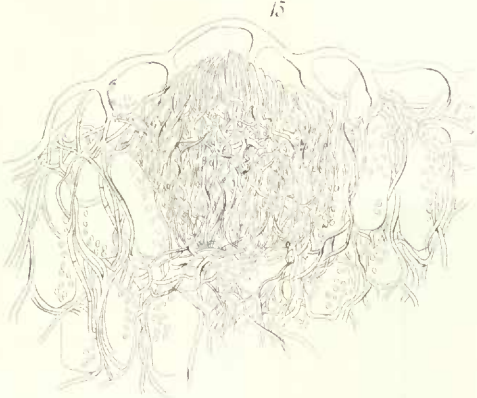
11

10

12

13

15



14

16

17

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): Neumann Rudolf

Artikel/Article: Ueber die Entwickelungsgeschichte der Aecidien und Spermogonien der Uredineen. 346-361