

Stammesgeschichtlicher Formenwandel und Gestaltungstypen im Reich der Pilze.

Von Bruno Schussnig (Wien).

Einleitung.*)

Unter den niederen Pflanzen begegnet man bei der Analyse des Formenwandels im Bereich der Pilze, bei aller äusserer Mannigfaltigkeit, einer spezifischen Gestaltungsgesetzlichkeit, welche zur Ausprägung bestimmter Gestaltungstypen geführt hat. Sie treten uns in der Gegenwart als erbtypisch gebundene, von bestimmten Vorfahrenszentren ausgehende Entfaltungsabläufe entgegen, die, in Übereinstimmung mit einer gegebenen physiologischen Konstitution und den ökologischen Bedingtheiten, zur Ausgestaltung pflanzlicher Organismen von charakteristischem Gepräge und relativ niedriger Organisationshöhe, eben zu dem, was man allgemeinhin Pilze nennt, geführt haben. Obwohl die Pilze als Organismen pflanzlicher Art angesprochen werden können, weichen sie in ihrem stammesgeschichtlichen Ursprung wie auch in ihrer gegenwärtigen Formenausprägung und Lebensweise so sehr von allen übrigen autotrophen niederen Pflanzen ab, dass eine gesonderte Behandlung in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Beziehung, wie auch eine Sonderstellung im System der Pflanzen überhaupt, gerechtfertigt erscheinen.

Eine grundsätzliche Schwierigkeit bei der Analyse der Entfaltungsabläufe innerhalb des Pilzreiches liegt darin, dass, zum Unterschiede der meisten Algenklassen, die stammesgeschichtlichen Beziehungen der pilzartigen Organismen zu ihren mutmasslichen Vorfahren nicht mit Sicherheit zu ermitteln sind. Zwei Anschauungen stehen sich da gegenüber. Die eine geht von der Vorstellung aus, dass die noch submers im Wasser lebenden Pilzreihen von Algentypen, unter Verlust ihres photosynthetischen Assimilationsapparates und Erlangung der heterotrophen Lebensweise, hervorgegangen sein können. Die andere knüpft

*) Der vorliegende Aufsatz stellt bloss eine kurzgefasste, kritisch-dialektische Studie dar, in welcher nur die Grundgedanken ausgesprochen sind. Eine ausführliche Darstellung dieses Stoffes, in vergleichendem Zusammenhang mit den gesamten niederen Pflanzen, wird in der in Vorbereitung begriffenen zweiten Auflage meiner „Vergleichenden Morphologie der niederen Pflanzen“ erscheinen. Hier werden auch die bildlichen Belege sowie die vollständige Literatur zu finden sein.

an die Vorstellung an, dass die mit begeisselten Schwärmern versehenen Pilztypen von heterotrophen Flagellaten mit ähnlicher Begeisselung, herzuleiten sind. Von diesen zwei Alternativen hat zweifellos die letztere den weitaus grösseren wissenschaftlichen Wahrscheinlichkeitswert. Sie soll den folgenden Betrachtungen zu Grunde gelegt werden.

Vorausgeschickt muss Folgendes werden. Die Flagellaten, die im Wege eines bestimmten, entwicklungsgeschichtlich rekonstruierbaren Gestaltungswandels in Richtung zu den unbeweglichen Protophyten geführt haben, weisen im Bauplan ihrer Zellen, in Zahl und Struktur der Geisseln, in der Insertionsweise derselben und im intrazellulären kinetischen Apparat genotypisch fixierte Merkmale auf, die eine Unterscheidung natürlicher Entwicklungsreihen innerhalb des Flagellatenreiches gestatten. Somit ist die Übereinstimmung in Zellbau und Begeisselungsart der Algen- und Pilzschwärmer mit entsprechenden freilebenden Flagellatentypen zweifellos der Ausdruck eines stammesgeschichtlichen Zusammenhanges, der sowohl bei entwicklungsgeschichtlich-organogenetischen als auch bei systematischen Fragestellungen in Rechnung gezogen werden muss. Die früher erwähnte Anschauung von einer etwaigen Ableitung der wasserbewohnenden, Schwärmer entwickelnden Pilze von autotrophen Algentypen (spez. Chlorophyceen) ist deshalb als undiskutabel auszuschneiden, da kein einziger Pilzschwärmertypus den Bau und die Begeisselung der Chlorophyceenschwärmer bzw. der freilebenden Phytomonadinen aufweist. Es muss vielmehr festgestellt werden, dass die Schwärmer der niederen Pilze ihrer Gestalt, Struktur und Begeisselungsart nach nicht einheitlich erscheinen, sondern mehrere verschiedene, erbtypisch fixierte Gestalten erkennen lassen, die somit auf eine polyphyletische Herkunft der, primär wasserbewohnenden, Archi- und Phycomyceten hinweisen. Fasst man nun die morphologische und dynamische Übereinstimmung zwischen Algen- und Pilzschwärmern einerseits, und bestimmten Typen freilebender Flagellaten andererseits als den Ausdruck eines verwandtschaftlichen Zusammenhanges auf, dem bestimmte stammesgeschichtliche Abläufe zugrunde liegen, so ergibt sich in unserem Falle die Aufgabe, unter jenen Flagellatenreihen Umschau zu halten, deren Zellbau, Kernstruktur und Konstruktionstypus des kinetischen Apparates mit den homologen Strukturen der Schwärmer der rezenten niederen Pilze die weitestgehende vergleichbare Ähnlichkeit zeigen. Dabei kann es sich wohl nur um heterotrophe Flagellaten handeln, die in den erwähnten Strukturen und Gestalttypen eine weitgehende Mannigfaltigkeit aufweisen und somit ebenfalls heterogen, polyphyletisch erscheinen.

Diese Heterogenität erschwert den Überblick über die entgegengesetzte Mannigfaltigkeit der Gestaltungstypen, was sich u. a. auch in dem durchaus provisorischen, „unnatürlichen“ Charakter der systema-

tischen Gliederung, namentlich der Protomonadinen, ausdrückt. Dazu kommt noch der Umstand, dass planmässige Untersuchungen über den geschlossenen Entwicklungszyklus und die Cytologie solcher Flagellaten nur in unzureichender Anzahl vorliegen. Nicht viel besser liegen die Verhältnisse bei den niederen Pilzen, wo wir, namentlich was die Genese und die cytologische Struktur ihrer Schwärmer anbelangt, vielfach bloss auf kasuistische Befunde angewiesen sind. Der Versuch, die bei den niederen Pilzen vertretenen und charakteristisch ausgeprägten Schwärmertypen zu bestimmten Formentypen der freilebenden heterotrophen Monaden in Beziehung zu bringen, stösst somit auf nicht geringe Schwierigkeiten, meist mehr noch als bei den Algen, wo beispielsweise in der phyletischen Reihe Phytomonadina → Chlorophyceae diese Verhältnisse im wesentlichen klar zu übersehen sind.

Die erbtypisch bedingte Verschiedenartigkeit morphologischer, dynamischer und physiologischer Art der Schwärmer in den einzelnen Klassen der niederen Pilze hat als ein phyletisches Merkmal zu gelten, woraus sich die logische Schlussfolgerung ergibt, dass die mutmasslichen Vorfahrenstypen nicht in einer, sondern in mehreren Reihen der heterotrophen Flagellaten zu suchen sind. Damit ist freilich nicht gemeint, dass die heutigen Flagellaten die direkten Vorfahren der heute erhaltenen Pilze sind, aber sie können uns die Vorstellung vermitteln, aus welchen Flagellatentypen, von ähnlicher morphologischer Struktur und physiologischem Verhalten, im Wege eines bestimmten Gestaltungswandels, die vorhandenen Pilztypen hervorgegangen sein können. Die summarische Bezeichnung „Phycomyceten“ für alle vorwiegend im Wasser lebenden Pilze ist in doppelter Hinsicht irreführend, denn sie haben mit den „Algen“ stammesgeschichtlich nichts zu tun und setzen sich aus mehreren, im Bau ihres Thallus und vor allem in Bau und Struktur ihrer Schwärmer deutlich verschiedenen phyletischen Reihen zusammen.

Folgendes soll noch vorausgeschickt werden. Je einfacher die wahrnehmbare Gestalt eines Protophytenorganismus ist, desto schwieriger ist es, auf Grund seiner Morphe allein seine entwicklungsgeschichtliche Höhe abzuschätzen. Dies gilt von allen Protophyten, die in Gestalt von „Einzellern“ entgegentreten, oder anders ausgedrückt, wo der Thallus den Formwert eines einzelligen Gebildes, ungeachtet der inneren Wertigkeit, äusserlich besitzt. A priori kann ein solches Gebilde auf zwei Wegen entstanden sein, entweder im Wege einer ontogenetischen Abbreviation aus dem Entwicklungszyklus eines bestimmten Flagellatentypus, mit Betonung des zum vegetativen Körper umgeprägten cystären Stadiums; oder aber im Wege einer regressiven Entwicklung aus einer höher entwickelten, aus mehreren „Zelleinheiten“ aufgebauten Stammform. Die Unterscheidung dieser beiden Entwicklungsmöglichkeiten ist bei der Beurteilung der einfachen „ein-

zelligen“ Pilze von wesentlicher Bedeutung und hat bei spekulativen Erörterungen oft schon eine Rolle gespielt. Die Morphologie des vegetativen Körpers, der sich bei seiner gestaltlichen Ausprägung unmittelbar mit den vorhandenen Umweltsbedingungen auseinandersetzen muss, liefert mitunter wenige bzw. unsichere Anhaltspunkte für die Interpretierung eines gegebenen Formtypus, denn dieser ist in seiner gegenwärtig vor uns liegenden Ausprägung das Produkt der im Erbtypus verankerten Wandlungspotenzen, in Verbindung mit den ökologisch bedingten, anpassungsmässigen Modifikationen. Hingegen bieten alle Erscheinungen, die während der ontogenetischen Entfaltung mit dem Prozess der Fortpflanzung verknüpft sind, weil unabhängiger von den modifikatorischen Impulsen der Umwelt, für die Beurteilung der Entwicklungshöhe und Herkunft eines gegebenen Organismenotypus ungleich verlässlichere Unterlagen. Eine vergleichend-morphologische Betrachtung der rezenten Formen, im deskriptiven Sinne als Arten oder Gattungen abstrahiert, reicht nicht aus, um ihre Organisationshöhe streng objektiv zu bestimmen, und schon gar nicht um ihre verwandtschaftlichen Beziehungen erschöpfend zu ermitteln. Erst die auf breiter Basis durchgeführte vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Analyse, auf Grund der Gegenüberstellung vollständiger Lebenszyklen, wird uns allmählich in die Lage versetzen, eine wissenschaftlich gesicherte, induktive Basis dafür zu gewinnen.

Morphologie und entwicklungsgeschichtliche Analyse können aber nicht an sich zum Ziele führen, wenn nicht zugleich auch die ökologischen Bedingungen für die Form-Gestaltung und -Umgestaltung in Rechnung gezogen werden. Am Anfang des heutigen Pilzreiches finden wir noch Formenreihen, die, wie alle ursprünglichen Organismen, an das Leben im Wasser oder doch an das Vorhandensein liquiden Wassers gebunden sind. Vom Gestaltungsproblem aus gesehen wirkt das Wasser, als Lebensraum, dank den in ihm herrschenden relativ konstanten Umweltsbedingungen, als Ausgleichsfaktor, sodass selbst bei verschiedenartigsten erbtypischen Voraussetzungen, ökologisch bedingte Formkonvergenzen, also Gestaltungsähnlichkeiten, zustande kommen. Diese Erscheinung der parallelen Entwicklung ist uns vom Algenreiche her geläufig, sie gilt aber in gleichem Masse auch von den submers lebenden Pilzen, die, wie schon hervorgehoben wurde, polyphyletischer Herkunft sind, trotzdem aber innerhalb einer jeden phyletischen Reihe analoge Gestaltungstypen hervorbrachten. Auch die so oft für phylogenetische Spekulationen missbrauchte Formähnlichkeit zwischen „Phycomyceten“ und Grünalgen gehört in diese Erscheinungskategorie. Es ist verständlich, dass Organismen, welche im Wasser leben und auf osmotischem Wege die darin enthaltenen Nahrungs- und Betriebsstoffe aufnehmen, die Tendenz einer Oberflächenvergrößerung des absorbierenden Thallus aufweisen werden, sodass von den verschiedensten

Ausgangspunkten ausgehend, immer wieder gleichartige, an dieses Milieu „angepasste“ Thallusformen entstehen müssen. Die Schaffung einer grossen absorbierenden Oberfläche ist der treibende Faktor bei der Ausgestaltung des höheren Thallus sowohl der Algen als auch der wasserbewohnenden Pilze, und das ist das einzige, was sie wirklich gemein haben. Die Herkunft der Pilze von heterotrophen Flagellaten-ahnen bringt es mit sich, dass sie von vornherein an andere Ernährungsbedürfnisse als die autotrophen Protophyten gebunden sind und dass daher auch die Formgestaltung spezifisch verschieden ausfallen musste. Nur bei jenen primitivsten Archimyceten, bei denen der stammesgeschichtliche Abstand vom Organisationstypus der Flagellaten noch verhältnismässig gering ist, treten den primitiven einzelligen Algen ähnliche Gestalten auf. Sehr bald schlägt aber die Weiterentwicklung der pilzlichen Organismen ihren eigenen, von den Bedürfnissen der spezifischen Ernährungsweise diktierten Weg ein, der schliesslich zu einer weitgehenden Emanzipierung vom nassen Element und somit zur Ausprägung neuer Typen, der landbewohnenden Pilze, geführt hat.

Wird also die Anschauung akzeptiert, dass die Pilze, u. zw. zunächst die mit begeisselten Fortpflanzungszellen versehenen Reihen, von Flagellaten-Vorfahren abzuleiten seien, dann ist es zweckmässig zu prüfen, welche Gestaltungstendenzen und Entfaltungspotenzen innerhalb des Monadenreiches verwirklicht sind. Man wird daraus eine Vorstellung gewinnen, welche Wandlungsmöglichkeiten für das fortschreitende Gestaltungsgeschehen in Richtung zur pilzlichen Organisation in Frage kommen und somit alle rein spekulativen Konstruktionen ausschalten können. Die primäre Gestalt des Flagellaten ist die einkernige, begeisselte, freibewegliche und formbeständige Monadenzelle mit ihrer spezifischen Organisation und spezifischen Differenzierung. Eine Ausscheidungshülle oder Membran ist anfangs nicht vorhanden, die Zelle ist nackt, d. h. nur von einem formerhaltenden, den Stoffaustausch der Zelle regulierenden Periplasten nach aussen abgegrenzt. Die vegetative Vermehrung geschieht durch Längsspaltung, mit koordinierter Teilung des Kernes und kinetischen Apparates, welche morphologisch und genetisch gleichartigen Individuen in praktisch unbegrenzter Anzahl den Ursprung gibt. Von den verschiedenartigen Hüllbildungen, die sekundär ausgeschieden werden, kann im hiesigen Zusammenhange abgesehen werden, da die Algen- und Pilzschwärmer nur mit den nackten Monaden homologisiert werden können.

Eine in den verschiedensten Reihen der auto- und heterotrophen Flagellaten häufig in Erscheinung tretende Gestaltwandlung besteht darin, dass sie unter sukzessiver Rückbildung des äusseren und inneren Geisselapparates die Fähigkeit amöboider Formveränderung, vielfach in Beziehung zur animalischen Nahrungsaufnahme, erlangen, eine

Eigenschaft, die auch besonders häufig bei Pilzschwämmern festgestellt wird. Der amöboide oder rhizopodiale Zustand kann zunächst rein fakultativ sein, kann aber in gewissen Reihen mehr oder weniger obligat werden (z. B. Rhizomastiginen), bis er schliesslich, in der heterogenen Gruppe der Rhizopoden, stationär und typisch wird. Mit der rhizopodialen Organisation sind schon bei den Flagellaten Gestaltungsmöglichkeiten gegeben, die für die vorliegende Betrachtung Erwähnung verdienen. Die amöboiden Formen leben zunächst wie die begeisselten, monadoiden Verwandten solitär und vermehren sich durch Zweiteilung. Sie können sich aber, ähnlich den begeisselten Monaden, zu kolonialen Verbänden vereinigen und so Zellkomplexe bilden, die deskriptiv durchaus die Bezeichnung von Aggregat- oder von Fusionsplasmodien verdienen. Sie stellen eine höhere Individualstufe, analog der Coenobienbildung der begeisselten Flagellaten, mit physiologischer Abstimmung der das Aggregat zusammensetzenden Einzelzellen, dar.

Die Zellvermehrung kann auch noch in der Weise geschehen, dass sich das Mutterindividuum einige Male hintereinander innerhalb der Zellhülle teilt, sodass in einer viel kürzeren Zeit eine grössere Menge von Tochterindividuen erzeugt wird. Es liegt hier eine Abbreviation der Individualgenerationen, auf engsten Raum zusammengezogen, vor. Bei diesem Vermehrungsvorgang sind Kern- und Plasmateilungen in bestimmter, der Zellarchitektur entsprechender Weise synchronisiert. Eine Störung dieser Synchronizität kann zu einer Antizipation der Kernteilungen, unter Verspätung oder schliesslich auch unter Ausfall der Cytoplasmateilungen, führen. Es ist dies ein Weg, der zur Ausprägung mehrkerniger Monadenzellen führt, ein Zustand, der zunächst bloss fakultativ oder zufällig auftritt, später aber bei der Ausbildung mehrkerniger und mehrwertiger Flagellatentypen stationär und erbtypisch wurde. Derselbe Prozess kann sich auch in den rhizopodialen Typen der Flagellaten vollziehen. Dies führt zur Bildung mehrkerniger amöboider Zelltypen, die, infolge der sich darin abspielenden multiplen Kernteilungen, sich entsprechend vergrössern und zu einem nackten oder behüllten Plasmodium werden. Entsprechend der Herkunft dieser Formtypen ist es verständlich, dass eine multiple Vermehrung durch monadoide oder amöboide Fortpflanzungszellen am Ende der jeweiligen vegetativen Phase einsetzen kann, da ja, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, der polyenergide Zustand derselben im wesentlichen nichts anderes ist, als ein gehemmtes, infolge Verschiebung der Teilungssynchronizität protrahiertes Vermehrungsstadium.

Dem wichtigsten stammesgeschichtlichen Typuswandel begegnen wir im Bereiche der Flagellaten beim Übergang vom vegetativen (monadoiden oder amöboiden) in das Zystenstadium. Morphologisch betrachtet besteht der Vorgang der Zystenbildung darin, dass die Monadenzelle ihre spezifische Gestalt einbüsst und die äquidynamische

Kugelgestalt annimmt, ein Vorgang, der zugleich mit der Ausscheidung einer schützenden Hülle verbunden ist. Der lokomotorische Apparat wird dabei eingeschmolzen. Die Encystierung kann entweder auf rein vegetativem Wege entstehen oder sie kann durch einen vorangehenden Sexualakt eingeleitet werden; in letzterem Falle entspricht eine solche Zyste einer Zygote oder einer „Dauerspore“. In beiden Fällen ist mit dem Prozess der Zystenbildung eine mehr oder weniger lange Ruheperiode verbunden und in den ontogenetischen Ablauf eingeschaltet. Nach Beendigung dieser Ruheperiode keimt die Zyste aus, entweder indem der Inhalt ungeteilt, als Monade oder Amöbe, aus der Zysten-hülle austritt, oder dadurch, dass nach vorangegangener Kernvermehrung und simultaner Plasmazerteilung eine grössere Zahl von begeis-selten oder amöboiden Keimzellen heraustritt. Diese wachsen ent-weder zu neuen, artspezifischen Individuen heran oder können auch als Sexualzellen (Gameten) fungieren.

Die Zyste der Flagellaten, als Organisationstypus betrachtet, stellt einen bedeutungsvollen Wendepunkt im stammesgeschichtlichen Geschehen der Protophyten dar. Durch fortschreitende Verkürzung des ontogenetischen Ablaufes der freilebenden Flagellaten, d. h. durch Verminderung der freien Individuengenerationen, wird schliesslich jener Zustand erreicht, wo das Zystenstadium unter allmählicher Erlangung trophischer Funktionen zum behäuteten, unbeweglichen ein-zelligen Organismus geworden ist und die monadoiden Generationen bloss als Fortpflanzungszellen in der Zyste erzeugt werden. Dieses empirisch abgeleitete Wandlungsschema gibt uns eine Vorstellung, wie im Wege ontogenetischer Abbreviation die einzellige Alge bzw. der einzellige Pilz aus flagellatenartigen Organismen entstanden sein kann. Mit der Verlegung des Schwerpunktes innerhalb der Ontogenese auf das Zystenstadium ist ein neuer Gestaltungstypus hervorgebracht worden, der jedoch im Organisationsschema der Flagellaten verankert und in ihm verwurzelt ist. Die monadoide Phase, bei den freilebenden Flagellaten die vorherrschende, ist bei den phycoiden und mykoiden Protophyten auf die „Schwärmer“-Phase beschränkt; die Zyste, bei den Flagellaten nur als interpoliertes Ruhestadium in Erscheinung tretend, ist nun zur dominanten Phase des ontogenetischen Zyklus geworden. Vergleichend-entwicklungsgeschichtlich betrachtet ist somit die „vege-tative“ Zelle der niederen Pilze etwa der unreifen Vermehrungszyste der Flagellaten homolog, das „Zoosporangium“ entspricht dieser Zyste im Stadium der Merogonie.

Diese vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Gegenüberstellung beruht auf einer Abstraktion des allgemeinen Organisationstypus der Flagellaten und der in ihnen empirisch feststellbaren Entfaltungsmöglichkeiten. Sie soll den Weg aufdecken, den aller Wahrscheinlich-

keit nach der stammesgeschichtliche Formenwandel im Bereiche der Protisten beschritten hat, ohne zunächst bestimmte systematische Einheiten der Flagellaten besonders ins Auge zu fassen. Es sollte vorerst nur das Bildungsmaterial und seine Verwandlungsmöglichkeiten analysiert werden, um einen halbwegs sicheren Ausgangspunkt für die nun folgenden Betrachtungen zu gewinnen.

1. Mutmaßliche Beziehungen der niederen Pilze zu bestimmten Flagellatentypen.

Wie die Blüte bei den höheren Pflanzen, so ist der Schwärmer, sein Körperbau, seine Begeißelung und seine Dynamik das grundlegendste systematische Merkmal der niederen Pflanzen. Es ist daher notwendig, zunächst die bei den Pilzen vertretenen Schwärmertypen einer Betrachtung zu unterziehen, und die in ihnen verankerten erbtypischen Unterschiede zu erkennen. Wenn von Begeißelung die Rede ist, so ist damit zunächst die Zahl der Geisseln und ihre Insertion gemeint. Die Geisseln können am vorderen Ende des Schwärmers entspringen, also gleichsinnig mit der Schwimmrichtung desselben sein (akrokont), oder an dem der Schwimmrichtung entgegengesetzten Zellpol inseriert sein („Schleppgeißel“, opisthokont); und schliesslich können die Geisseln vom vorderen Pol abrücken und seitlich, in einer mehr oder weniger ausgeprägten Vertiefung oder Mulde ansetzen (subakrokont bis pleurokont). Diese verschiedenen Insertionsstellen sind nicht etwa zufällig, von morphologischen oder physiologischen Einflüssen bedingt, sondern konstant und erbbedingt. Konstant und erbbedingt ist auch die Zahl der Geisseln; scheinbare Abweichungen — von Fehlbeobachtungen abgesehen — sind auf Unregelmässigkeiten oder Teilungshemmungen während der Sporogenese zurückzuführen, wodurch nicht selten entsprechend vergrösserte, mehrgeisselige und mehrkernige Schwärmzellen entlassen werden können. Wichtig für die Feststellung der typischen Geisselzahl ist somit nicht bloss die statistische Zählung, sondern auch der Nachweis des intrazellulären kinetischen Apparates (Kern, Centriol, Basalkörper, Rhizoplast usw.), weil alle diese Strukturen in einem konstanten, korrelativen Zahlenverhältnis zur Geisselzahl stehen. Gleich wichtig ist auch die Untersuchung aller dieser kinetischen Strukturen während der Sporo- und Gametogenese, wie auch der feineren Struktur der Geisseln selber (Art und Anordnung der Mastigonemata), Dinge, deren Studium gerade bei den Pilzschwärmern noch sehr vernachlässigt wird. Ebenso ist auch noch die Festhaltung der Art der Schwimmbewegung, weil durch den spezifischen Körperbau und die Dynamik der Geisseln bedingt, für die Charakterisierung des Schwärmertypus innerhalb einer bestimmten systematischen Einheit von Bedeutung.

Dies vorausgesetzt mögen die einzelnen Pilzschwärmertypen kurz geschildert werden.

Bei den *Myxomyzeten* herrscht noch keine Einigkeit über die Geisselzahl. Lange Zeit wurden die Schwärmer (*Myxoflagellaten*) als eingeisselig beschrieben, bis es sich in neuerer Zeit herausstellte, dass in mehreren, näher untersuchten Fällen, eine zweite, kurze Nebengeissel übersehen worden war (z. B. bei *Physarella oblonga*, *Didymium xanthopus*, *Physarum polycephalum* u. a.). Diese Schwärmer sind somit dikont, heterokont, die Geisseln hetero-dynamisch. Das Merkmal der Heterokonten und heterodynamischen Begeisselung ist erbtypisch festgelegt, so dass es nicht angeht, diese derzeit noch spärlichen Befunde als zufällige Ausnahmen hinzustellen. Die Annahme erscheint begründeter, dass die endosporen *Myxomyzeten* zweigeisselige Schwärmer besitzen und dass die kurze Nebengeissel bisher infolge ihrer Kleinheit und Anschmiegung an den Zellkörper übersehen wurde. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, dass in gewissen Fällen die Nebengeissel rudimentiert sein kann, so dass eingeisselige Schwärmer tatsächlich existieren könnten. Eine Entscheidung in dieser offenen Frage kann nur durch ein entsprechend umfangreiches statistisches Beobachtungsmaterial, sowie auch durch eine vergleichende Untersuchung des inneren lokomotorischen Apparates (vor allem Zahl und Lagerung der Basalkörper!) herbeigeführt werden. Die Tatsache, dass zweigeisselige heterokonte Schwärmer bei den *Myxomyzeten* einwandfrei festgestellt sind, ist zwingend und berechtigt zu der Annahme, dass dieser Begeisselungstypus für diese Organismen charakteristisch ist. Wir müssen uns von der naiven Vorstellung frei machen, dass innerhalb einer bestimmten Systemeinheit ein- oder zweigeisselige Schwärmer vertreten sein können. Der Pflanzensystematiker würde niemals Pflanzen mit trimeren und pentameren Blüten in einen Topf werfen! Freilich sind die Strukturverhältnisse bei den Mikroorganismen weit schwieriger zu enträtseln.

Die beiden Geisseln entspringen von je einem Basalkorn. Die akronematische Hauptgeissel schwingt nach vorn, in der Schwimmrichtung, die Nebengeissel in entgegengesetzter Richtung, dicht am Vorderende der Zelle angeschmiegt. Die Basalkörner stehen mit dem Kern mittels eines Rhizoplasten in Verbindung, der häufig die Gestalt eines faserigen Kegelmantels annimmt. Der Kern liegt im vorderen Ende der Zelle, mitunter der Geisselinsetionsstelle genähert.

Neuere, zweifellos sorgfältige Untersuchungen von Gilbert über die Schwärmer von *Ceratiomyxa* zeigen, dass diese nur eine Vordergeissel besitzen. Man könnte im ersten Augenblick an eine diphyletische Abstammung denken und die Exosporeen als eine parallele Entwicklungsreihe, von eingeisseligen Flagellatentypen ausgehend, auffassen. Eine genauere Betrachtung der Gilbert'schen

Abbildungen zeigt jedoch, dass am Geisselpol zwei Basalkörner zu unterscheiden sind, woraus geschlossen werden kann, dass die Nebengeissel entweder doch übersehen wurde oder dass sie tatsächlich sekundär rudimentiert ist. Dieser Fall beweist die Richtigkeit der oben aufgestellten Forderung, nicht bloss die Geisselzahl sondern auch die Zahl der nachweisbaren Basalkörner für die Charakterisierung des Schwärmerotypus zu berücksichtigen.

Auch bei *Ceratiomyxa* liegt der Kern nahe der Geisselbasis, eine rhizoplastidiale Verbindung zwischen ihm und den Basalkörnern ist ebenfalls vorhanden, was die genetische Beziehung zwischen Kern und Geisselapparat deutlich anzeigt. Erwähnt sei noch, dass die Schwärmer aller Myxomyzeten eine starke Neigung zu amöboiden Körperveränderungen haben, was schliesslich, mit oder ohne Verlust der Geisseln, zur Umwandlung in die „Myxamöben“ führt. Sicherlich ein ergebundenes Merkmal, das die Ausprägung des plasmodialen Myxomyzetenkörpers vermittelt hat.

Zopf (1887) hat die Myxomyzeten mit den Monadinae von Cienkowski in eine nähere verwandtschaftliche Beziehung gebracht. Auch spätere Autoren haben diesen Gedanken aufgegriffen und die Ähnlichkeiten, die zwischen den Monadinen und den niederen Pilzen (Myxomyzeten, Chytridinen) habituell und im Schwärmerbau bestehen, hingewiesen. Dieser Gedanke kann im wesentlichen als richtig bezeichnet werden, nur muss hervorgehoben werden, dass die Monadinen keine einheitliche Organisationsgruppe darstellen, so dass ein Vergleich nur mit bestimmten, in ihrem Bau und Entwicklungszyklus besser bekannten Gattungen dieser heterogenen Protistengruppe zulässig erscheint. Was die mutmasslichen verwandtschaftlichen Zusammenhänge zwischen den Myxomyzeten und den Monadinen anbelangt, so kommen unter den letzteren nur jene Formen in Frage, deren Schwärmer eine ähnliche Begeisselung aufweisen, also eine nach vorn gerichtete Haupt- und eine seitlich oder rückwärts schwingende Nebengeissel besitzen. Rein morphologisch betrachtet kommen dafür Schwärmerformen wie die von *Pseudomonas amyli*, *Pseudosporopsis bacillariacearum*, *Diplophysalis volvocis* u. a. in Frage. Nur die letzte Art ist bisher auch histologisch untersucht und lässt eine ähnliche Geisselinsertion, mit Rhizoplast zwischen Basalkorn und dem, dem Vorderende genäherten Kern, erkennen. Mehr ist zur Zeit nicht bekannt. Dass die stark hervortretende Amöboidie der Monadinen, die sogar zu akonten, rein rhizopodialen und plasmodienbildenden Formen geführt hat, gerade beim Vergleich mit dem Myxomyzetentypus eine suggestive Wirkung ausgeübt hat, ist unverkennbar. Für die Annahme eines tatsächlich bestehenden phylogenetischen Zusammenhanges zwischen den zweigeisseligen, heterokonten „Monadinen“ und den Myxomyzeten ist dieser Merkmalskomplex nicht unbedingt zwingend, da die rhizopodiale Orga-

nisation eine parallele Gestaltungsform darstellt, die in verschiedenen, auto- wie heterotrophen Flagellatenreihen auftreten kann. Nichtsdestoweniger kann gesagt werden, dass, wenn an eine Monadengruppe als mutmassliches Abstammungszentrum für die Myxomyzeten gedacht wird, die heterokonten Monadinen vorderhand die meisten Chancen haben. Endgültig kann diese Frage erst dann beantwortet werden, bis wenigstens einige eingehende Untersuchungen über den geschlossenen Entwicklungszyklus und über die Zytologie dieser Flagellatengruppe vorliegen werden. Eines scheint jedoch vorausgesagt werden zu können: andere Protomonadinen-Gruppen dürften für den vorliegenden Fall nicht in Betracht kommen, so vor allem die Bodoniden nicht, denn abgesehen von ihrem mehr minder ausgeprägten dorsoventralen Körperbau, ist bei diesen Flagellaten die Hauptgeissel nach hinten gerichtet und der Geisselapparat mit dem Vorhandensein eines Parabasale ausgezeichnet. Monadinen und Myxomyzetenschwärmer sind aber praktisch radial-symmetrisch gebaut und ein Parabasalapparat ist bei ihnen nicht vorhanden.

Ein ähnliches Schicksal in bezug auf die Unsicherheit des Schwärmerbaues teilen die Plasmodiophoreen, die hier gleich vorweg genommen werden sollen, weil sie vielfach, namentlich in früherer Zeit, mit den Myxomyzeten in Verbindung gebracht wurden. Auch bei diesen, durch einen plasmodialen vegetativen Körper ausgezeichneten Pilzorganismen lauten die Angaben dahin, dass die Schwärmer mit einer vorderen Geissel ausgestattet sind. Die Gestalt wird als birnförmig mit zugespitztem Vorderende angegeben und aus den vorhandenen Abbildungen darf angenommen werden, dass auch hier der Körperbau des Schwärmers radial-symmetrisch ist. In letzter Zeit jedoch wurde durch Ledingham (1934) der Nachweis erbracht, dass die Schwärmer von *Plasmodiophora Brassicae* und *Spongospora subterranea* neben der langen, nach vorn gerichteten Hauptgeissel noch eine zweite, kürzere und unauffällige Nebengeissel besitzen, die bisher übersehen worden ist. Wenn das zutrifft, so stellt dieser Zustand eine Ähnlichkeit mit den Schwärmern der Myxomyzeten her, obwohl Ledingham meint, dass die Plasmodiophorazeen dadurch den Woroninazeen näher gerückt würden. Das Vorhandensein zweier ungleich langer und heterodynamischer Geisseln allein erlaubt noch keine Schlussfolgerungen, denn heterokonte Schwärmer treten in verschiedenen Verwandtschaftsbereichen auf. Für die Annahme einer möglichen Beziehung zu den Woroninazeen müsste erst der Körperbau des Schwärmers und die genaue Insertionsstelle der Geisseln bekannt sein. Weder die birnförmige Gestalt noch die apikale Anheftung der Geisseln beim Plasmodiophoreen-Schwärmer lassen zunächst eine Ähnlichkeit mit dem dorsoventralen und pleurokonten Schwärmer der Woroninazeen erkennen. Ebenso wenig ist aber der Schluss berechtigt, dass die

heterokonte Begeißelung der Plasmodiophoreen an sich schon eine nahe Verwandtschaft mit den Myxomyzeten anzeigen müsse. Diese Frage muss solange offen bleiben, bis die Schwärmer der Plasmodiophorazeen morphologisch und cytologisch genau untersucht sind und ihre Genese bekannt ist. Wichtig ist zur Zeit nur, dass die Zweigeißeligkeit festgestellt ist, weil dadurch der Erbtypus dieser Pilze neu gekennzeichnet ist. Ob sich daraus Beziehungen zu den heterokonten Monadinen ableiten lassen, muss ebenso wie im Falle der Myxomyzeten dahingestellt bleiben, bis mehr objektives Vergleichsmaterial bekannt ist. Denkbar ist es, dass aus Typen, wie sie uns bei den Monadinen heute entgegentreten, unabhängig voneinander zwei Entwicklungsreihen hervorgegangen sind, die einerseits zum Typus der Myxomyzeten und andererseits zum Typus der Plasmodiophoreen geführt haben. Die nähere Verwandtschaft zwischen diesen beiden Reihen wäre dann in ihrem Ursprung, d. h. im Bau der Schwärmer zu suchen und zu prüfen. Dafür fehlen uns aber noch gesicherte Unterlagen.

Myxomyzeten und Plasmodiophoreen stellen Sonderfälle der pilzlichen Gestaltung dar, gekennzeichnet durch den plasmodialen Charakter ihrer vegetativen Stadien. In der Entstehung und Ausbildung dieser Plasmodien bestehen wohl wesentliche Unterschiede, ebenso in der Lebensweise, so dass kein Anlass vorliegt, diese beiden Pilzgruppen in ein näheres verwandtschaftliches Verhältnis zu bringen. Dagegen liegen bei den einfachen, behäuteten Pilzformen die Verhältnisse etwas klarer, zumal der Schwärmerbau wenigstens morphologisch besser bekannt ist.

Die Chytridineen sind durch folgenden Schwärmerbau gekennzeichnet: Die Schwärmer sind entweder kugelig oder länglicheiförmig, mit stumpfem Vorderende (Stromlinienform), formbeständig, nicht selten aber auch amöboid veränderlich. Sie sind eingeißelig (monokont), die Geißel entspringt am hintern Ende (opisthokont), mit federndem Ausschlag, wodurch die typische Sprungbewegung des Schwärmers (in einer Zickzacklinie) zustande kommt. Der Kern befindet sich in der Nähe des Geißelursprunges und steht durch einen Rhizoplasten mit der Geißelbasis in Verbindung. Eine Mundgrube oder Furche ist nicht vorhanden, der Schwärmer zeigt radial-symmetrischen Bau. Charakteristisch für die Chytridineen-Schwärmer ist das Vorhandensein eines grossen, exzentrischen Fetttropfens im vorderen Drittel der Zelle. Ausnahmsweise sind auch mehrere kleinere Tröpfchen vorhanden. Eine Vakuole ist im Plasma nicht erkennbar.

Dieser Schwärmertypus ist für die ganze Gruppe einheitlich und charakteristisch. Er hat, dies sei nochmals betont, mit keinem einzigen Algenschwärmer auch nur die geringste Ähnlichkeit. Dagegen finden wir sehr ähnlich gebaute, mono- und opisthokonte Flagellaten unter den Monadinen wieder, so dass die Annahme nicht unberechtigt erscheint,

diese Flagellaten als den Typus jener Ahnenformen anzusehen, aus denen der Gestaltungstypus der Chytridineen hervorgegangen sein kann. Da ausserdem auch morphologische Ähnlichkeiten zwischen den Monadinen-Zysten und dem Zoosporangium der Chytridineen zu erkennen sind, gewinnt diese Anschauung an Wahrscheinlichkeit. In diesem Sinne äussern sich auch moderne Autoren, wie Ivimey Cook, Scherffel, Karling u. a. Der Körper der eingesseligen Monadinen ist kugelig oder länglich, mehr minder amöboid veränderlich. Der Kern liegt der Insertionsstelle der Geissel genähert, eine Rhizoplastverbindung mit dem Basalkorn ist auch vorhanden. Ein Parabasale fehlt. Zum Unterschied der Chytridineenschwärmer sind im Monadinenkörper zahlreiche kleine Öltröpfchen enthalten, was jedoch mitunter auch noch bei den ersteren vorkommt. Als wichtig ist hervorzuheben, dass die Monadinen als endoparasitische Organismen die Fähigkeit besitzen, die Membranen der befallenen Wirtszellen zu durchbohren, eine Eigenschaft, die uns bei den Chytridineenschwärmern ebenfalls begegnet. Alle aufgezählten Merkmale scheinen somit zu Gunsten einer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft zwischen den Chytridineen und den eingesseligen Monadinen (wie *Aphelidium*, *Pseudospora*, *Amylophagus*) zu sprechen, zumindest sind das die einzigen Flagellaten, die mit Rücksicht auf ihren Bau und ihre Lebensweise uns eine Vorstellung vermitteln, wie und woraus der Gestaltungstypus der Chytridineen entstanden sein kann.

Die Chytridineen sind nicht die einzigen Archimyzeten, die durch den Besitz eingesselliger, opisthokonter Schwärmer ausgezeichnet sind. Wir finden diesen Schwärmertypus auch noch bei den Blastocladialen und den Monoblepharidineen wieder. Zweifellos darf in dieser Übereinstimmung wenigstens des äusseren Schwärmerbaues eine verwandtschaftliche Beziehung angenommen werden, in dem Sinne, dass ein Ursprung aus ähnlichen, vielleicht auch nahestehenden Flagellatentypen, die wahrscheinlich im Formenkreis der monokonten Monadinen zu suchen sind, vermutet werden darf.

Die Schwärmer der *Blastocladiales* sind mehr länglich, elliptisch, im allgemeinen formbeständig, nur schwach amöboid. Der verhältnismässig kleine Kern ist der Geisselinsertionsstelle genähert und durch einfache, mitunter auch kegelförmige Rhizoplasten mit dem Basalkorn verbunden. Das Plasma ist dicht, enthält nur ausnahmsweise Vakuolen und eine wechselnde Menge kleiner, lichtbrechender Tröpfchen lipoider Natur in der dem Schwimmpol genäherten Partie. Charakteristisch für die Schwärmer der Blastocladieen ist das Vorhandensein einer dichten Ansammlung chromophiler Substanz, die sich kappenartig dem Kern anschmiegt ("food body", „nuclear cap", Kernkappe oder Nebenkörper). Nach Hatch (1935), der auch die Genese der Schwärmer cytologisch verfolgt hat, handelt es sich um eine

Ansammlung chondriosomaler Körnchen. Es verdient erwähnt zu werden, dass eine ähnliche Nebenkernstruktur von Karling (1937) auch bei *Cladochytrium replicatum*, einer Form, die nähere Beziehungen zu den Chytridineen als zu den Blastocladien zu haben scheint, nachgewiesen wurde. Es ist möglich, dass die bei Pilzen weit verbreiteten mitochondrialen Elemente gelegentlich eine Kondensation um den Kern erfahren und schliesslich diese Lagerung einhalten. Dadurch kann es zu einer konstant auftretenden intrazellulären Differenzierung kommen und zwar in verschiedenen Verwandtschaftskreisen, da das Chondriom überall vorhanden ist und der Kondensierungsprozess wahrscheinlich ähnliche oder sogar gleiche zellphysiologische Ursachen hat. Ob unter den Cladochytrieen die Kernkappe weiter verbreitet ist, wissen wir zur Stunde nicht. Für die Schwärmer der Blastocladien ist sie jedenfalls in vielen Fällen schon beschrieben und darf daher zur Charakterisierung der spezifischen Schwärmerstruktur herangezogen werden.

Bei den Monoblepharidineen besitzen die Schwärmer eine birnförmige Gestalt mit verschmälertem Vorderende (Schwimmpol) und breitem Grunde am Geisselpol. Der Zellkern ist verhältnismässig gross und ungefähr in der Zellmitte gelegen; er steht durch einen breitkegeligen Mantel von Rhizoplastfasern mit dem Basalkorn in Verbindung. Im dichten, vakuolenfreien Plasma befinden sich, dem Schwimmpol genähert, mehrere kleine Lipoidtröpfchen. Ein chondriosomaler Kernnebenkörper ist nicht vorhanden. Amöboidie ist häufig, namentlich bei den männlichen Gameten, die nach Festsetzen am weiblichen Oogon an dessen Oberfläche kriechend die Öffnung desselben erreichen und durch diese hineinfliesen. Bei den zuletzt angeführten Gruppen sind die Schwärmer radial-symmetrisch gebaut, eine Mundgrube oder eine seitliche Furche ist nicht ausgebildet.

Karling hat im Jahre 1943 eine etwa 20 Arten zählende Gruppe von Chytridineen-ähnlichen Pilzen gesondert, die zwar auch eingeiselige Schwärmer besitzen, bei denen jedoch die Geissel am vorderen Pol inseriert ist. Er bezeichnet diese Organismen als *Anisochytridiales*, womit er wohl zum Ausdruck bringen will, dass sie sich von den typischen Chytridialen durch die akrokonten Schwärmer unterscheiden. In Unkenntnis der Originalarbeit, die während des Krieges erschienen und noch nicht verfügbar ist, kann darüber noch nichts Näheres berichtet werden. Man muss aber Karling durchaus beipflichten, wenn er auf Grund dieses, bei den Archimyzeten sonst nicht vorkommenden Begeisselungsmerkmals die richtigen systematischen Konsequenzen gezogen hat. Auch unter den Monadinen sind keine eingeiselligen, akrokonten Formen bekannt, sodass daraus der Schluss gezogen werden darf, dass die Anisochytridialen bei aller Gestaltungskonvergenz mit den opisthokonten Chytridialen, einen von diesen ver-

schiedenen Ursprung im Bereiche der heterotrophen Flagellaten haben. Welche Typen davon in Frage kommen könnten, ist im Augenblicke nicht möglich zu entscheiden.

In diesem Zusammenhang muss auch auf den Fall von *Zygorhizidium verrucosum* Geitler hingewiesen werden. Die von Loewenthal (1905) beschriebene Typusart *Z. Willei* besitzt Schwärmer von länglicher Gestalt, am Schwimmpol abgerundet, gegen die Geisselinsertion zu spitz auslaufend. Sie sind eingeisselig, opisthokont, mit einem Öltropfen im Vorderende versehen. Somit entspricht der Bau dieser Schwärmer dem der übrigen Chytridieen. Die Schwärmer von *Z. verrucosum* hingegen haben bohnenförmige Gestalt, mit seitlicher Einbuchtung, und sind somit nicht radial-symmetrisch wie bei den Chytridieen, sondern bilateral-symmetrisch, dorsoventral. Die in der Einzahl vorhandene Geissel ist seitlich, in einiger Entfernung vom vorderen Schwimmpol, am Rande der Zelleinbuchtung inseriert (pleurokonte Begeisselung) und schwingt in der der Schwimmbewegung entgegengesetzten Richtung, also nach hinten. Im vordern Ende der Schwärmzelle befindet sich ein „Öltropfen“-artiger Einschlusskörper.

Der hier geschilderte Schwärmerbau ist unter den Archimyzeten ein Novum und hat auch unter den Monadineen kein Analogon. Es ist auch schwer, irgendeinen anderen Flagellatentypus für den stammesgeschichtlichen Vergleich heranzuziehen. Die Beschreibung und die beigelegten Abbildungen Geitler's reichen dazu nicht aus. Nach den Umrissbildern zu urteilen könnte auf eine Beziehung zu den Bodonideen geschlossen werden, in welchem Falle aber angenommen werden müsste, dass Geitler die Nebengeissel übersehen hätte. Die Lage des runden Körpers nahe der Insertionsstelle der Geissel liesse das Vorhandensein eines Parabasale vermuten, das im Leben durch sein Lichtbrechungsvermögen auffällt und daher im vorliegenden Falle einen „Öltropfen“ vortäuschen könnte. Wie dem auch sei, ein *Zygorhizidium* im Sinne Loewenthal's ist der Organismus bestimmt nicht und man wird, falls die Angaben Geitler's über den Schwärmerbau zutreffen, eine neue eigene Gattung machen müssen, die möglicherweise als Typus einer eigenen, vorerst monotypen Gruppe aufzufassen wäre.

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass bei der Gleichartigkeit der Umweltsbedingungen und bei ähnlichen Ernährungsbedürfnissen heterotropher Protisten die Möglichkeit paralleler Formgestaltung durchaus gegeben ist. Schon die bisher aufgezählten Beispiele haben die Richtigkeit dieser Feststellung gezeigt. In viel suggestiverer Weise erleben wir dieses Schauspiel bei einer Formengruppe heterotropher, endobiotischer Lebewesen, die in ihrer Gestaltung und Entwicklung deutliche Ähnlichkeiten mit den Chytridieen erkennen lassen, wohl als Ausdruck einer ähnlichen Lebensweise. Gemeint sind

damit die *Blastodiniales*, die habituell an Olpidieen oder Chytridieen erinnern, aber mit Rücksicht auf den spezifischen Körperbau (Furchenbildung, Begeisselung) der Schwärmer, ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Flagellatengruppe, nämlich zu den *Gymnodiniales* erkennen lassen. Der gesicherte Zusammenhang der Blastodinialen mit den freilebenden Gymnodinialen, von deren heterotrophen Typen sie zweifellos abstammen, hat dazu geführt, dass man sie gewöhnlich als eine eigene Ordnung im Rahmen der Dinoflagellaten behandelt. Die Organisationsstufe der Blastodinialen ist aber schon eine weit höhere als die der freilebenden Dinoflagellaten, sie haben schon die Stufe von „Algen“ oder „Pilzen“ erreicht. Es mutet etwas fremd an, farblose Organismen als „Algen“ zu bezeichnen, obwohl es auch unter diesen apochlorotische Typen gibt. Viel natürlicher erschiene es aber, den Blastodinialen einen Platz unter den niederen Pilzen zuzuweisen. Es wäre dies dann die einzige Pilzgruppe, bei der wir ihre Abstammung von einer bestimmten Flagellatenordnung kennen. Und da die niederen Pilze ohnehin polyphyletisch entstanden sind, würde die Aufnahme der Blastodinialen in das Pilzsystem die Heterogenität desselben in keiner Weise „stören“.

Die im Zusammenhang mit dem Schwärmerbau aufgezählten eingeisseligen Gruppen liessen sich zum Zwecke der systematischen Übersichtlichkeit unter die Bezeichnung *Archimycetes* zusammenfassen. Als Hauptkriterium für die Schaffung einer solchen übergeordneten Systemeinheit hätte die Eingeisseligkeit der Schwärmzellen zu gelten, obwohl gezeigt wurde, dass sie in phylogenetischer Hinsicht nicht einheitlich sind und der Anschluss an bestimmte Flagellatentypen noch nicht mit Sicherheit zu ermitteln ist. Die Bezeichnung „*Archimycetes*“ wäre in ähnlichem Sinne aufzufassen, wie etwa die Bezeichnung „*Sympetalae*“, für die das Ordnungskriterium die Sympetalie ist, die im übrigen aber polyphyletisch und ohne sicheren Anschluss an bestimmte Reihen der Choripetalen sind.

In analoger Weise empfiehlt es sich auch, den Begriff „*Phycomycetes*“ aufzufassen, in dem alle primär wasserbewohnenden Pilze mit zweigeisseligen Schwärmern zusammengefasst werden können, obwohl der Schwärmerbau und die Art der Begeisselung ebenfalls die heterogene Beschaffenheit dieser aus praktischen Gründen aufgestellten Systemeinheit erkennen lassen.

Fassen wir zunächst die *Woroninales* ins Auge, so tritt uns in dieser Ordnung ein Schwärmertypus entgegen, der folgendermassen charakterisiert ist. Der Körper hat einen ovalen bis ellipsoidischen Umriss, oder er ist länglich bis nierenförmig. Formangaben dieser Art, die man selbst in Arbeiten neueren Datums antrifft, könnten den falschen Eindruck erwecken, dass die Schwärmer verschiedene Gestalten annehmen können. Heute wissen wir aber, dass sowohl bei den

Flagellaten als auch bei den Schwärmern der Algen und Pilze die Gestalt innerhalb einer Art, Gattung, Familie usw. einen erbtypisch festgelegten Grundplan hat, der keine Änderungen erfährt. Diese spezifische Grundgestalt ist derart fest verankert, dass sie selbst nach vorübergehender amöboider Zustandsänderung wieder hergestellt wird. Wenn daher bei der Formbeschreibung einer Schwärmerform die Eigenschaftswörter oval, länglich oder nierenförmig angeführt werden, so fällt morphologisch das Hauptgewicht auf die Bezeichnung nierenförmig, denn diese besagt, dass der Zellkörper eine einseitige Muldenbildung hat und somit bilateral-symmetrisch gebaut ist. Das ist aber ein fixierter Bauplan, der stammesgeschichtlich festgelegt ist und nicht nur so „nebenbei“ in Erscheinung tritt. Eine Pflanzenfamilie mit zygomorphen Blüten bildet auch nur immer wieder Formen mit zygomorphen und nicht auch „gelegentlich“ radiären Blüten aus, ausser in Fällen sprunghafter Mutation. Bei den niederen Pflanzen sind wir aber noch weit davon entfernt, Mutationen zu erkennen und ausserdem liegt innerhalb eines Zoosporangiums oder eines Gametangiums kaum ein Anlass für mutative Änderungen des Bautypus der darin erzeugten Schwärmer vor, deren Genese ja keinen Abänderungsimpulsen ausgesetzt ist. Wenn also ein Schwärmer, ausser „nierenförmig“ auch noch länglich, oval usw. „erscheint“, so kann mit Sicherheit angenommen werden, dass es sich um dorsale oder ventrale Ansichten handelt, die einen solchen Umriss tatsächlich haben aber nicht die eigentliche Morphologie des betreffenden Schwärmers treffen. So wie im Falle der Blüte ist es ganz ausgeschlossen, dass ein Schwärmer, der doch eine erbtypisch fixierte Gestalt hat, radiär- und bilateral-symmetrisch zugleich sein kann!

Diese Parenthese soll im Sinne einer Anregung gemeint sein, künftighin dem Bau, der Struktur und der Genese der Pilzschwärmer ein sorgfältigeres Studium zu widmen. Die genaue Kenntnis davon ist von fundamentaler Bedeutung, um den Gestaltungstypus und die natürliche Stellung im System der einzelnen Pilzgruppen zu erkennen. Verfügte man über genaue Angaben über den Schwärmerbau, viele phylogenetische Spekulationen wären uns erspart geblieben.

Und nun zurück zu den Woroninalen. Der Schwärmer dieser Pilze — wenigstens der sicher hierhergehörigen Gattungen — ist also mehr minder nierenförmig, mit länglichem, ovalem, ellipsoidischem bis kurz birnförmigem Umriss in der Dorsalansicht. Das Plasma ist farblos bis schwach bräunlich gefärbt, im fixierten Zustand feinkörnig, vakuolisiert, mit einem oder mehreren stärker lichtbrechenden, kleinen Lipidkörnchen. In manchen Fällen befindet sich ein lichtbrechendes Körperchen an der Basis der Geisseln. Gelegentlich ist auch eine kontraktile Vakuole im vorderen Ende vorhanden. Die Geisseln inserieren etwas unterhalb des Vorderendes der Zelle (subakrokont)

und sind ungleich lang, manchmal fast gleich lang. Die kürzere Geissel schwingt nach vorne, die längere ist nach hinten gerichtet. Der Kern, mit ansehnlichem Nucleolus und spärlichem Aussenkernchromatin, liegt ungefähr in der Mitte des Zellkörpers oder ein wenig apikalwärts verlagert. Ein Rhizoplast wird nicht angegeben. Dagegen ist ein Basalkorn vorhanden, aus welchem die beiden Geisseln, also vom gleichen Ursprungspunkt, entspringen.

Die Schwärmer bewegen sich leicht schwankend fort und drehen sich dabei um ihre eigene Achse; Bewegung nicht ruckweise. Die Schwimmbewegung wird, oft plötzlich, von einer bis mehreren Ruhepausen unterbrochen, wobei sich die Zellen abrunden, die Geisseln eingezogen werden, aber die Insertion der Geisseln an einer Stelle sichtbar bleibt. Diplanie vorhanden oder fehlend, bzw. nur angedeutet.

Morphologisch und dynamisch erscheint dieser Schwärmer so weit charakterisiert, dass man wenigstens in der Lage ist, ihn von allen bisher beschriebenen und auch von den noch zu erörternden Typen leidlich unterscheiden zu können. Unsere heutigen Kenntnisse reichen jedoch nicht aus, um ein Analogon unter den farblosen Flagellaten mit Sicherheit namhaft zu machen. Mehr „gefühlsmässig“ möchte man an Formen denken, wie sie uns bei den einfacheren Typen der Bodoniden, ohne scharf ausgeprägte Mundgrube (Cytostom) begegnen. Dafür spräche der gemeinsame Ursprung der beiden Geisseln aus einem Punkte (Basalkorn), vor allem aber der Umstand, dass die längere Geissel nach hinten gerichtet ist. Ob der bei *Olpidiopsis* erwähnte „lichtbrechende“ Körper ein Parabasale ist, bleibt dahingestellt. Sollte es sich aber als ein solches erweisen, dann würde die Mutmassung einer Verwandtschaft mit den Bodoniden an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Mehr lässt sich über diese Frage heute nicht sagen, weil gerade in den wichtigsten Vergleichspunkten das vorhandene Tatsachenmaterial versagt.

Vom Standpunkt der Schwärmermorphologie und ihrer Bedeutung für die Charakterisierung des Erbtypus einer Pilzgruppe aus bietet die Reihe *Lagenidiales* — *Saprolegniales* — *Peronosporales* interessante Einblicke. Die Schwärmer dieser Phycomyzeten sind durchwegs bilateral-symmetrisch gebaut, leicht abgeflacht, und weisen in ihrem vorderen Teile eine mehr oder minder ausgeprägte (man könnte auch sagen mehr oder minder gut beobachtete) Mulde oder Furche auf. Gleichzeitig ist die Stelle, an der sich die Furche befindet, konkav eingedrückt, sodass der seitliche Umriss als nierenförmig (traubenkernförmig) bezeichnet wird. Die Angaben länglich, oval oder birnförmig beziehen sich auch hier auf die Umrissfigur in dorsaler bzw. ventraler Ansicht. Der optische Querschnitt zeigt nierenförmige Gestalt. Es sind zwei ungleich lange oder nahezu gleich lange Geisseln vorhanden, die heterodynamisch sind, d. h. nach verschiedenen Rich-

tungen und in verschiedenem Schwingungsrythmus schlagen. Sie sind entweder isomorph oder heteromorph, in letzterem Falle ist die nach vorne gerichtete Hauptgeissel pantonematisch, die nach hinten gebogene Nebengeissel akronematisch. Die Geisselinsertion ist entweder subapikal (subakrokont) oder seitlich in der Mulde gelegen (pleurokont). Die Geisseln entspringen nicht aus einem Punkte, sondern von zwei getrennten, mehr oder minder voneinander entfernten Basalkörnern. Diese stehen ihrerseits durch je einen feinen Rhizoplasten mit dem Zellkern in Verbindung, wo sie in je ein intranukleäres Centrosom endigen. Der karyogenetische Zusammenhang zwischen Geisselapparat und Kern ist somit augenscheinlich, genauere Details in der Sporogonese stehen noch aus.

Der Kern liegt dem Geisselansatz genähert. Das Plasma ist homogen, vakuolenfrei, mit zahlreichen kleineren oder grösseren Lipoidtröpfchen versehen. Schwimmbewegung gleichmässig, um die eigene Achse rotierend.

Ein- bis mehrmalige Enzystierungen der Schwärmer mit Einschmelzung und nachträglicher Rekonstruktion des Geisselapparates, d. h. Mono- bis Polyplanie, ist verbreitet.

Von den primären, eben aus dem Sporangium ausgetretenen Schwärmern wird vielfach angegeben, dass sie eine birnförmige Gestalt haben, während die nach der ersten Enzystierung aus der Mikrozyste (Sporozyste) ausschlüpfenden sekundären Schwärmer nierenförmig sind. Dies würde einen Dimorphismus der Schwärmer innerhalb einer Art bedeuten. In Wirklichkeit verhält sich die Sache so, dass bei den primären Schwärmern die Furchenbildung noch nicht so scharf ausgeprägt ist und dass die Geisseln mehr apikalwärts inseriert sind, wodurch die Umrisslinie eines solchen Schwärmers birnförmig erscheinen kann, zumal das Hinterende breiter als die geisseltragende Spitze ist. Ein prinzipieller Unterschied im Bauplan zwischen primären und sekundären Schwärmern besteht jedoch nicht. Die „nierenförmige“ Gestalt der sekundären Schwärmer ist, vielleicht mechanisch bedingt, durch den ersten Enzystierungsvorgang deutlicher ausgeprägt. Ob die Geisseln der primären Schwärmer wirklich „gleich“ lang und isomorph, und ohne Mastigonemata, sind, müssen noch weitere Untersuchungen erweisen. Sehr wahrscheinlich ist das nicht, da die Ausbildung der Geisselwimpern ein konstitutionelles Merkmal darstellt.

Das Problem der Diplanie soll hier nicht angeschnitten werden. Es soll nur darauf hingewiesen werden, dass die Fähigkeit der Phycomyzetenschwärmer, sich in der Zeit von ihrer Entlassung aus dem Zoosporangium bis zur Auskeimung und Infektion des Wirtes ein- bis mehrere Male zu enzystieren, ein primäres Merkmal darstellt, welches vom Enzystieren der freilebenden Flagellaten her übernommen wurde.

Was nun den möglichen Anschluss der Phycomyzeten an freilebende Flagellaten anbelangt, so lässt sich darüber folgendes sagen. Der bilateral-symmetrische Bau und die mehr oder minder weitreichende Mulden- oder Furchenbildung liesse zunächst, ähnlich wie bei den *Woroninales*, an den Formtypus der Bodonideen denken. Die Insertionsweise der Geisseln jedoch und ihre feinere Morphologie, sowie ihre Schwingungsrichtung stimmen mit dem Bodoniden-Typus nicht überein. Dagegen finden wir gleichartige Verhältnisse im Formenkreis der Ochromonaden (Chrysomonaden), wo die Geisseln ebenfalls an zwei getrennten und distanzierten Basalkörnern entspringen und wo die Hauptgeissel, nach v o r n e gerichtet, pantonematisch, die Nebengeissel akronematisch ist. Das sind so wesentliche Übereinstimmungen, dass der Schluss wohl gestattet erscheint, diese Flagellatenformen, von denen es reichlich apochlorotische, heterotrophe Reihen gibt, in Beziehung zu den drei obenerwähnten Phycomyzeten-Ordnungen zu bringen. Damit würde ein weiteres, charakteristisches Merkmal dieser Phycomyzeten in Einklang stehen, nämlich der Zellulosegehalt ihrer Membranen. Zellulose ist auch in den Hüllen der Ochromonaden verbreitet.

Über die Natur der holokonten, d. h. allseitig begeisselten „Schwärmersporen“ von *Myrioblepharis* lässt sich zur Zeit mangels an genaueren Details und mangels an Vergleichsobjekten, nichts Sicheres aussagen. Wir wissen bloss, dass bei verschiedenen Archi- und Phycomyzeten infolge Teilungshemmungen während der Sporogenese ungleich grosse und ungleich begeisselte, d. h. mit einem Vielfachen der Geisselgrundzahl versehene, abnorme Schwärmer entstehen können. Es ist daher, morphogenetisch gedacht, vorstellbar, dass in extremen Fällen die Plasmotomie während der Sporogenese gänzlich unterbleibt und der ganze Zoosporangieninhalt als ungeteilte, mehrwertige Einheit, unter Synchronisierung der Geisselbewegung, austritt. Einen Parallellfall kennen wir unter den Algen bei der Gattung *Vaucheria*. Solange jedoch die feineren Vorgänge während der Bildung solcher holokonten Schwärmer nicht zytologisch untersucht sind, ist es nicht möglich, *Myrioblepharis* in Beziehung zu anderen Archi- oder Phycomyzeten zu bringen. An eine Ableitung von holokonten freilebenden Flagellaten ist a priori nicht zu denken, da diese Formen hochdifferenzierte Organismen vorstellen, die auch infolge ihrer spezifischen Lebensweise für derartige Ableitungen nicht in Frage kommen.

Damit ist der Kreis der Schwärmer-bildenden Pilze geschlossen. Obwohl das Tatsachenmaterial noch sehr lückenhaft ist, lässt sich heute schon sagen, dass auf Grund des Schwärmerbaues die Ableitung der wasserbewohnenden Pilze von Flagellaten die wahrscheinlichste Annahme darstellt, und dass auf Grund einer Analyse dieses Merkmales

der Schluss gezogen werden darf, dass Archi- und Phycomyzeten phyletischen Ursprunges sind, und die morphologische Ähnlichkeit ihrer vegetativen Thalli im Wege einer ökologisch bedingten Parallelentwicklung zustande gekommen ist. Worin diese konvergente Gestaltung besteht und welche Gestaltungstypen aus der Summe der rezenten Typen herausgelöst werden können, soll im folgenden dargelegt werden.

2. Die Gestaltungstypen bei den Archi- und Phycomyzeten.

Das Gestaltungsproblem im Reiche des Organischen ist zwei Gesetzmäßigkeiten unterworfen. Einerseits ist es die in der stammesgeschichtlichen Entwicklung begründete phyletische Gestalt, welche die Gestaltungsgesetzmäßigkeit und die im Idiotypus vorhandenen und möglichen Entfaltungsabläufe steuert. Andererseits ist es die Auseinandersetzung zwischen dem Erbtypus und den gegebenen Umweltsbedingungen, die den Entfaltungsablauf entsprechend modifiziert und zur Ausprägung der individuellen Einzelgestalt führt. Die Morphologie, als der Ausdruck dieser beiden Gestaltungs- und Wandlungsprozesse, ist somit keine statische Erscheinung sondern vielmehr das Ergebnis eines historischen Geschehens, dem Kampfe zwischen dem den Erbgesetzen gehorchenden, erhaltenden Genotypus, und dem sich mit den Aussenweltsimpulsen stets auseinandersetzensden Phänotypus. Die individuelle Gestalt, wie wir sie in den Artindividuen antreffen, ist somit etwas Gewordenes und Werdendes, daher der Variabilität des Augenblickes unterworfen. Für die vergleichende Morphologie und vor allem für die Stammesgeschichte ist daher der Erbtypus und seine eigengesetzlichen Entfaltungsabläufe ausschlaggebend. Von diesem Standpunkt aus muss somit die Entstehung der Gestalt auch im Bereiche der niederen „primitiven“ Pilze betrachtet werden.

Es wurde weiter oben schon hervorgehoben, dass Bau und Struktur der Schwärmer das konservativste Element des Erbtypus ist. Es steht nun zu prüfen, wie die Gestalt der vegetativen Komponente entstanden ist und welche Entfaltungsabläufe sie bisher erfahren hat. Wir knüpfen hier wieder an die Vorstellung an, dass die niederen Pilze aus Flagellatenvorfahren hervorgegangen sind und dass der kardinale Wendepunkt in der Formwandlung der ist, wo die Flagellatenzyste die Führung in der Ontogenese übernommen hat. Es ist daher begreiflich, dass die habituellen Ähnlichkeiten zwischen den Monadinen von Cienkowski und den Olpidieen und Chytridieen auffallen mussten und es ist natürlich, dass sich daran die meisten spekulativen Betrachtungen anknüpfen, wenn es sich darum handelt, den Anschluss der Archimyzeten an eine, die meisten Ähnlichkeiten mit diesen aufweisende Flagellatengruppe zu ermitteln. Dagegen muss nur der generelle

Einwand erhoben werden, dass es nicht angeht, die heutigen Monaden — die, wie gesagt wurde, in ihrer Erbkonstitution nicht einmal einheitlich sind — als die direkten Vorfahren der mikroskopischen Pilze anzusprechen. Die Monaden geben uns, wenn wir sie nur auf Grund ihres Entwicklungszyklus als „Typus“ abstrahieren, eine Vorstellung, wie jener Organisationstypus ausgesehen haben mag, aus dem der Archimyzetentypus voraussichtlich hervorgegangen ist.

Aber nicht nur der Habitus allein, sondern auch die Lebensweise der Monaden, die sich vor allem aus endoparasitischen Formen rekrutieren, verleitet zu einem Vergleich namentlich mit den Olpidieen, die gleichfalls eine endobiontische Lebensweise in Algen und dgl. führen. Unabhängig davon, ob die Monaden phylogenetisch als die Vorfahren der Archimyzeten in Frage kommen oder nicht, sie bieten unter den Flagellaten, durch ihre Gestalt, ihre Entwicklung und ihre Lebensweise tatsächlich die meisten Vergleichsmomente, um eine konkrete Vorstellung zu gewinnen, wie der Pilztypus aus dem Flagellatentypus entstanden sein kann.

Die monadoiden Monaden („*Monadinae zoosporeae*“ von Zopf) können wir uns als eine besondere Flagellatenreihe vorstellen, die sich an die endoparasitäre Lebensweise in Süßwasser- und Meeresalgen, mit animalischer Ernährungsart, angepasst haben. Befähigt dazu sind sie dadurch worden, dass ihre schwärmenden Zellen die Fähigkeit erlangt haben, die Wirtsmembranen aufzulösen und in die Wirtszellen einzudringen. Die monadoide Natur der Monaden drückt sich darin aus, dass ihre vegetativen Zellen, sei es im Wasser, sei es in amöboider Form innerhalb der Wirtszelle, sich durch Teilung vermehren können. Erst wenn die trophische Phase vollendet und der plasmatische Zellinhalt des Wirtsorganismus aufgezehrt ist, treten sie in den reproduktiven Zustand über, d. h. sie runden sich ab, umgeben sich mit einer Zystenwand und machen in diesem enzystierten Zustand eine Ruhepause durch. Nach dieser Latenzperiode finden multiple Kernteilungen statt, die von einer simultanen Plasmotomie gefolgt ist, wodurch der Zysteninhalt in eine grössere Anzahl von Tochterindividuen aufgeteilt wird, die, nach Sprengung der Zystenwand, die Zyste verlassen und entweder in den Wirtszellraum oder, nach Durchbohrung der Wirtsmembran (oder Ausnützung der ursprünglichen Penetrationsöffnung) ins Wasser gelangen. Von hier aus können sie wiederum neue, gesunde Wirte infizieren. Ausser diesen vegetativen Zysten (Zoozysten) gibt es auch noch Daueryysten (Dauersporen), die höchstwahrscheinlich ihre Entstehung einem Sexualakt verdanken. Charakteristisch für diese Dauersporen ist es, dass sie unter Kontraktion des Inhaltes und unter Ausscheidung der Ingesta innerhalb der primären Zystenhülle ausgebildet werden. Die Dauersporen selbst sind

derbwandiger und dürften nach einer längeren Latenzzeit mittels Schwärmer auskeimen.

Ausser gelegentlichem Vorkommen von Teilungen, als Reminiszenz der vegetativen Vermehrung bei Monadinen und sonstigen Flagellaten, kommt den Schwärmern der Olpidieen die Fähigkeit zu, durch lokale Auflösung der Wirtsmembran diese zu „durchbohren“ und so in das Innere der Wirtszelle einzudringen. Die monadoide Phase in der Ontogenese ist also hier nur auf das Schwärmerstadium beschränkt; die Schwärmer schwimmen nur beim Aufsuchen neuer Wirtsorganismen im freien Wasser und gehen dann, unter mehr oder weniger starken amöboiden Formveränderungen, zur endotrophen Lebensweise über. Anfangs hat der eingedrungene Keim noch monadoiden bzw. amöboiden Charakter und erst nach Erreichung eines gewissen Entwicklungsstadiums scheidet er eine dünne Membran aus, womit eine Abrundung des vegetativen, einkernigen Zellkörpers verbunden ist. Ein Unterschied gegenüber den endotrophen Monadinen besteht darin, dass der an der Aussenwand der Wirtszelle sich festsetzende Olpidieenschwärmer gewissermassen in den Zustand einer Mikrozyste übergeht, d. h. er umgibt sich mit einer zarten Membran, die nach Eindringen des Inhaltes in die Wirtszelle als leeres Bläschen zurückbleibt. Die erste Phase des zystären Zustandes in der Ontogenese der Olpidieen beginnt somit schon ausserhalb des Wirtes. Mikrozystenbildung ist bei den freilebenden Flagellaten überhaupt eine häufige Erscheinung.

Der eingedrungene Keim entwickelt sich zu einer mit Membran versehenen „vegetativen Zelle“, die vergleichend-entwicklungsgeschichtlich nichts anderes als eine Zyste nach Flagellatenart vorstellt. Anders ausgedrückt kann man sagen: die im Erbtypus der Flagellaten festgelegte Eigenschaft, bei Änderungen der Umweltsbedingungen in den Zystenzustand überzugehen, wird in vorliegendem Falle dazu benützt, um sich in einem Lebensraum (= dem Plasma der Wirtszelle) behaupten zu können, um sich diesen „fremden“ Lebensraum gefügig zu machen. Der eingedrungene Organismus „schützt“ sich gewissermassen durch Ausscheidung einer Membran, ganz nach Zystenart, vor den defensiven Einflüssen des befallenen Organismus, und zwingt diesen, in aggressivem Sinne, im Wege osmotischen Austausches ihm die Nahrungsstoffe abzuleiten. In der Absorption der Nahrung auf osmotischem Wege besteht ein weiterer Unterschied gegenüber der animalischen Nahrungsaufnahme der Monadinen.

Die junge vegetative Olpidieenzelle ist so wie der Schwärmer, aus dem sie hervorgeht, einkernig. Nach einem gewissen Alter finden Kernteilungen in sukzedaner Reihenfolge statt, wodurch die Zelle allmählich mehrkernig wird. Die Kernvermehrung setzt somit während des vegetativen Zustandes ein und steigert sich mit zunehmendem Alter mehr und mehr, so dass bei Eintritt des reproduktiven Zustandes

die Kerne für die Ausbildung der Schwärmer bereits vorgebildet sind. Es muss somit festgehalten werden, dass der Olpidieenkörper, welcher, wie gesagt, einer Flagellatenzyste homolog ist, mit der hier zeitlich ausgedehnteren vegetativen Phase beginnt und allmählich in den eigentlichen zystären Zustand, d. h. in den Zustand einer Vermehrungszyste, übergeht. Darin besteht ein weiterer Unterschied gegenüber den Monadinen, die ihre vegetative Phase noch im amöboiden Zustand durchlaufen, und erst nach Beendigung desselben in den Zysten-zustand eingehen. Die Trophisierung der „Zyste“ ist eben das Charakteristikum für den Typuswandel von der Flagellaten- zur Pilzorganisation; dieser Wandlungsablauf spielt sich in der Ontogenese des Olpidieenkörpers ab.

Wenn also der Zustand der „Vermehrungszyste“ erreicht ist, erfolgt holokarpisch eine simultane Zerspaltung des Inhaltes in ebenso-viele Teile als Kerne präformiert waren; das sind die Anlagen der Schwärmer, die nach Rekonstruktion des inneren und äusseren Geisselapparates bereit zum Ausschwärmen sind. Zum Unterschied der Monadinen tritt hier eine ökologisch bedingte Neuerwerbung in Gestalt eines Entleerungsschlauches oder Entleerungshalses auf, der die Fähigkeit erlangt hat, durch die Wand der Wirtszelle durchzuwachsen, wodurch nach Auflösung der Halsspitze die Schwärmer direkt in das umgebende Wasser gelangen. Wir dürfen in dieser Neubildung einen Entfaltungsfortschritt erblicken; die Anlagen dieser Neubildung sind in dem polarisierten, chemotaktisch kontrollierten Wachstum der amöboiden Zelle sowie in der enzymatisch bedingten Fähigkeit der Schwärmer, die Wirtsmembran aufzulösen; vorhanden. Denn nur im Erbtypus vorhandene Potenzen können sich unter dem Impuls ökologischer Bedingtheiten „zweckmässig“ entfalten und zu sinngemässen Organen neu- bzw. ausgestaltet werden.

Die sexuelle Fortpflanzung vollzieht sich in Gestalt einer isogamen Gametenkopulation oder einer anisogamen Hologamie. Im ersteren Falle sind es sexuell determinierte Schwärmer, welche miteinander paarweise im freien Wasser verschmelzen und eine Planozygote liefern, die in eine Wirtszelle eindringt und hier zur Hypnozygote (Dauerspore) wird. Im zweiten Falle gehen zwei bereits eingedrungene, ungleich grosse einkernige Individuen eine sexuelle Reaktion ein, in der Weise, dass der Inhalt des männlich determinierten in den weiblich determinierten Partner hinüberfliesst. Diese beiden Vorgänge, die zunächst habituell verschieden erscheinen, lassen sich von den Sexualvorgängen bei den Flagellaten unschwer ableiten. Auch hier erfolgt der Sexualakt zwischen äusserlich undifferenziert erscheinenden, doch sexuell entgegengesetzt determinierten „vegetativen“ Individuen (Hologamie), oder aber der Kopulationsakt ist vorverlegt und findet zwischen Schwärmern statt, die aus den keimenden Zysten oder Zygoten

ausgeschlüpft sind, aber noch nicht die volle Reife der vegetativen Zellen erreicht haben. Die Hologamie der Olpidieen kann daher, streng genommen, nicht als eine „abgeleitete“ Stufe des Sexualprozesses angesehen werden; Gametogamie und Hologamie sind nur zwei gleichwertige Möglichkeiten, die nur graduell voneinander verschieden und im Erbtypus der Flagellatenvorfahren verankert sind. Stärker abgeleitet erscheint die Hologamie nur dadurch, dass die beiden Sexualpartner anisomorph sind; doch ist es a priori nicht ausgeschlossen, dass auch bei der Gametenkopulation eine anisogame Ausprägung innerhalb der Olpidieen vorkommt.

Die Hypnozygote ist dickwandig und lässt eine Schichtung in Exo- und Endospor erkennen. Ob diese Differenzierung auf den Typus der Monadinen-Dauersporen zurückzuführen ist, bei denen zwischen der äusseren Zystenwand und der inneren Zygotenwand ein breiter Raum vorhanden ist, könnte nur durch eingehende Vergleichsstudien geklärt werden. Da die Olpidieen mykotroph sind, d. h. die Nahrung aus der Wirtszelle auf osmotischem Wege aufnehmen und keine Ingesta ausscheiden, wäre es immerhin denkbar, dass der Zwischenraum zwischen den beiden Wandschichten überflüssig geworden ist. Doch hiesse dies, sich zu sehr auf die Vorstellung festlegen, dass die Olpidieen unbedingt von den Monadinen abzuleiten wären, was durchaus nicht so unbedingt sicher ist.

Noch ein Entfaltungsmerkmal der Olpidieen verdient hier erwähnt zu werden. Es wurde gesagt, dass diese Pilze auf osmotischem Wege, durch die ausgeschiedene Membran hindurch, die Nahrungsstoffe aus dem Wirtsplasma aufnehmen. Es erscheint daher verständlich, dass der vegetative Körper (und das aus diesem direkt hervorgehende Zoosporangium) durch Bildung von mannigfachen Lappen und Fortsätzen die absorbierende Oberfläche vergrössert. Die Anlage hierzu liegt im Zytoplasma, welches amöboide Formveränderungen im nackten Zustand ausführen kann (ebenfalls mit der Aufnahme der Nahrung im Zusammenhang stehend), so dass die gelappte Körperform eigentlich nichts anderes als eine erstarrte Amöboidie vorstellt. Ferner wissen wir, dass das reife Zoosporangium einen bis mehrere Entleerungsschläuche ausbilden kann, die durch die Wirtsmembran durchwachsen. Es kommt vielfach vor, dass solche Schläuche nicht gleich die an das Wasser angrenzende Wand der Wirtszelle „finden“, sondern eine bis mehrere Querwände des Fadens durchbohren, bevor sie den richtigen Ausgang finden. Darin kann der Anfang des endotrophen Wachstums beim vegetativen Pilzkörper erblickt werden: tropisch gelenkte Vergrösserung desselben und diatropes, polarisiertes Wachstum der Entleerungsschläuche geben eine Vorstellung, wie aus einem solchen physiologisch gesteuerten, gerichteten Wachstum eines ursprünglich

haploblastischen Pilzkörpers der Typus eines vegetativen Myzelschlauches mit Spitzenwachstum hervorgegangen sein kann.

Wir stellten fest, dass man sich den Gestaltungstypus eines haploblastischen Archimyzeten im Wege einer ontogenetischen Abbreviation, mit weitgehender Verkürzung der monadoiden Vermehrungsphase, vorzustellen hat. Das Beispiel der Olpidialen hat diese stammesgeschichtliche Rekonstruktion veranschaulicht. Der Typus der *Chytridiales* ist darin noch weiter fortgeschritten, indem der sich am Wirtskörper festsetzende Schwärmer direkt in den zystären Zellzustand übergeht. Darin liegt, quantitativ zunächst, ein Unterschied gegenüber dem Organisationstypus der Olpidialen. Ein qualitativer Unterschied liegt weiters darin, dass der Chytridieenschwärmer zwar immer noch die Fähigkeit besitzt, die Wand des Wirtsorganismus zu durchbohren, aber in diesen nicht ganz hineinschlüpft. Eine intramatrikale vegetative Phase fehlt hier, wenigstens bei den einfachsten „monozentrischen“ Formen. Statt dessen sendet der an der Aussenwand des Wirtsorganismus festsitzende und sich gleich mit einer Membran umgebende Schwärmer (Zustand der Mikrozyste!) ein Absorptionsorgan, sei es in Form einer mehr minder grossen Blase, sei es eines Systems fein verzweigter, rhizopodienartiger Plasmafäden (oder eine Kombination beider Typen), in das Innere der Wirtszelle hinein. Der anfangs einkernige, extramatrikale Körper entnimmt mit Hilfe dieses Absorptionssystems die Nahrung aus der befallenen Wirtszelle ebenfalls auf osmotischem Wege, vergrössert sich zusehends, wird nach und nach mehrkernig und geht so allmählich in den Zustand des Zoosporangiums (= Vermehrungszyste) über. Durch multiple Plasmotomie werden bei Erreichung der reproduktiven Reife die Schwärmeranlagen holokarpisch herausgeschnitten. Der Austritt der fertigen, begeisselten Schwärmer erfolgt mittels mehr oder weniger erhabener Entleerungspapillen in wechselnder Zahl, die sich entweder durch Abwerfen eines Deckels (operkulate Formen) oder durch Auflösung der Papillenmembran (inoperkulate Formen) öffnen.

Damit ist der Typus der einfachen Chytridialen, wie er etwa in den Gattungen *Rhizidium*, *Rhizophidium* u. a. verwirklicht erscheint, gekennzeichnet. Bemerkenswert ist, dass unter den akrokonten Anischytridialen, etwa vom Typus *Rhizidiomyces*, ein ganz ähnlicher, paralleler Gestaltungstypus verwirklicht erscheint, mit dem Unterschiede etwa, dass sich die Papillen hier mehr minder schlauchartig verlängern.

Ein Überblick über die bekannten Formen zeigt, dass der Fortschritt in der Gestaltung des vegetativen Körpers innerhalb der Chytridialen in einer immer reichlicheren Entfaltung des Absorptionssystems („Rhizomyzelium“) gelegen ist. Dieses nimmt nicht nur durch reichliche Verzweigung an Ausdehnung zu, die Äste verdicken sich auch und lassen dann eine dünne Membran erkennen. Damit ist eine morpho-

logische Differenzierung in ein intramatrikales Absorptionssystem und in einen extramatrikalen Anteil erreicht, der von Anfang an bestimmt ist, der Fortpflanzung zu obliegen. Er entspricht einer Vermehrungszyste, die ihre Nahrung auf osmotischem Weg aus der Wirtszelle entnimmt, um die für die Vermehrung und für die Erhaltung der Art notwendigen Keimzellen (Schwärmer) in genügender Anzahl zu erzeugen. Wir haben somit einen einfachen Thallus vor uns, mit deutlich polarer Differenzierung und physiologischen Gradienten. Insofern darf der Chytridieentypus als „höher entwickelt“ angesehen werden, im Vergleich zum Gestaltungstypus der Olpidieen, der sich nur wenig über das Organisationsniveau der farblosen Flagellaten erhebt.

Ob die intramatrikalen Chytridialen, etwa vom Typus *Entophlyctis*, *Cladochytrium*, *Urophlyctis* usw. als die ursprünglicheren oder als die abgeleiteten zu interpretieren sind, lässt sich zur Stunde nicht objektiv entscheiden. Es ist auch möglich, dass extra- und intramatrikale Typen von einem ähnlichen Ursprungsniveau herkommen, und dass nur die verschiedene Lebensweise zur Ausprägung dieser zwei Gestaltungen geführt hat. Soviel lässt sich nur sagen, dass die intramatrikalen Formen eine weitgehende Differenzierung ihres Thallus aufweisen und dadurch eben als „höherstehend“ imponieren. Die Reihung hinter die Rhizidiazeeen und Chytridiazeeen soll weder den Eindruck erwecken, dass sie von diesen „abzuleiten“ wären, noch soll das heissen, dass die extramatrikalen Formen auf einer „niedrigeren“ Organisationsstufe stehen. Die „höhere“ Organisationsstufe der intramatrikalen Chytridialen drückt sich darin aus, dass das Rhizomyzelium allmählich den Habitus eines richtigen, coenocytischen Myzeliums annimmt, mit der Fähigkeit, innerhalb des Wirtsorganismus mehrere Fortpflanzungszentren (Zoosporangien) zu erzeugen. Dies ist der Grund für die Bezeichnung „polyzentrische“ Formen. Damit ist zweifellos, vom physiologischen und biologischen Standpunkt aus betrachtet, ein Entfaltungsfortschritt gegeben, da durch die Vermehrung der Keimzellbildungszentren die Arterhaltungspotenz gesteigert ist. Die einzelnen Zoosporangien verhalten sich nach Chytridieenart, sie entleeren ihre Schwärmer durch Vermittlung von Entleerungshälsen in das umgebende Wasser. Die ökologische Abhängigkeit von diesem für das Fortpflanzungs- und Verbreitungsgeschäft ist noch gegeben, auch wenn Landpflanzen, die sich vom Wasser emanzipiert haben, befallen werden.

Die sexuellen Prozesse bei den Chytridialen zeigen im allgemeinen primitive Züge, die mit denen der Olpidialen vergleichbar sind. Kopulation von isogamen, oder physiologisch-anisogamen Gameten kommt beispielsweise bei *Phlyctidium* vor. Eine hologame Befruchtung zwischen anisomorphen, benachbarten, einkernigen Individuen tritt unter anderem bei *Rhizophidium* auf, wobei der Inhalt des kleineren, männ-

lichen Partners in den grösseren weiblichen übertritt. Diese beiden sexuell miteinander reagierenden Individuen sind, zum Unterschied der Gameten, mit einer Membran umhüllt und mittels eines Rhizomyzeliums in der Wirtszelle verankert. Ontogenetisch betrachtet befinden sie sich also in der frühen Phase des zystären Zustandes. Da diesem die Fähigkeit zukommt, Entleerungspapillen oder Entleerungsschläuche auszubilden, so erscheint es verständlich, dass bei weiter voneinander entfernten sexuell gestimmten Individuen der Geschlechtsakt durch einen vom männlichen Individuum ausgehenden Kopulations-schlauch vermittelt wird, der den männlichen Kern dem weiblichen Gamonten zuführt. Dieser Fall ist bei *Zygorhizidium* verwirklicht, und stellt zweifellos einen funktionsmässigen Fortschritt dar, der sich aber aus den im Erbtypus der *Olpidiales* — *Chytridiales* enthaltenen organogenetischen Entfaltungspotenzen erklären lässt. Das Wachstum der Entleerungsschläuche ist sicher chemotropisch gelenkt; das gerichtete Wachstum des Kopulationsschlauches ist somit nur ein im Dienste sexueller Funktionen stehender Sonderfall davon.

Die Bedeutung, die den ursprünglichen Archimyzeten in morphologischer und phylogenetischer Beziehung zukommt, besteht darin, dass wir an ihnen zwei wichtige Gestaltungsabläufe ablesen können, welche in der stammesgeschichtlichen Gestaltungsgesetzlichkeit dieser Organismen begründet sind. Der erste Typuswandel liegt beim Übergang von der Flagellatenorganisation zu der Gestaltung des einfachen „einzelligen“ Pilzkörpers; der zweite liegt am Ende dieses Entfaltungsablaufes und ist durch die Ausbildung eines absorbierenden Myzels und somit durch die polare Differenzierung des primitiven Pilzkörpers („Mycelidium“ nach H a e c k e l, D e c k e n b a c h) in einen trophischen und reproduktiven Abschnitt gegeben. Dieser Gestaltungsplan hat sich im Bereiche der niederen Pilze oftmals herausgebildet, auch die Entstehung des „Myzeliums“ ist organophyletisch nicht einheitlich. Das spricht dafür, dass die Impulse der Umwelt, in die diese Organismen gestellt sind, ihre Gestaltungsreaktion nach Massgabe der im Erbtypus gelegenen spezifischen Gestaltungsgesetzlichkeiten beeinflusst haben und da sowohl diese Gesetzlichkeiten als auch die Umweltsbedingungen gleichartig oder ähnlich sind, so erklärt sich daraus die Ähnlichkeit in der parallelen Entwicklung der verschiedenen Archimyzetentypen, sowohl an ihrem Ursprung als auch in ihrer fortschreitenden, anpassungsmässigen Gestaltung.

Für die vergleichende Analyse des Gestaltungsgeschehens ist es somit gleichgültig, ob die Archimyzeten stammesgeschichtlich einheitlich oder polyphyletisch sind. Wichtig ist, dass wir den fortschrittlichen Gestaltungswandel an den vorhandenen Typen rekonstruieren und logisch ablesen können. Einen Fortschritt in der polaren Ausdifferenzierung des Myzelidiums in eine trophische und eine reprodu-

tive Komponente erkennen wir im Typus der Hyphochytrialen (*Rhizidiomyces*, *Hyphochytrium*, *Macrochytrium*), wo das saprophytisch oder parasitisch lebende Absorptionssystem (Rhizomyzelium) an Mächtigkeit zugenommen hat und das extramatrikale Zoosporangium vom Hauptstamm des Rhizomyzeliums emporgehoben wird. Bei der Reife wird das Zoosporangium von der Haupthyphye durch eine Querwand abgetrennt. Wir stellen somit zwei Momente fortschrittlichen Charakters fest: die Fähigkeit des Rhizomyzeliums sich vom Substrat durch negativ geotropisches Wachstum zu erheben, eine Fähigkeit, die vielleicht schon in der Apophysenbildung gewisser Chytridiazeeen ein Analogon hat; und die nunmehr stabilisierte Fähigkeit der Querwandbildung, die uns schon im Formentypus der Cladochytrieen entgegentritt, zum Zwecke der Sonderung der beiden Funktionskomponenten des Thallus.

Diese beiden Entwicklungstendenzen steigern sich noch mehr im Formenkreis der Blastocladien und der Typus von *Blastocladiella*, beispielsweise, führt uns diesen progressiven Wandel klar vor Augen. Die Fähigkeit des zunächst intramatrikal wachsenden Rhizomyzeliums sich reich zu verzweigen, ist ja vorhanden, somit ist es verständlich, dass, wenn dieser Organanteil sich vom Substrat, infolge einer tropischen Umstimmung, erhebt und nach und nach eine reichlichere Entfaltung erfährt, seine Verzweigungsfähigkeit neuerdings entfalten kann. Die primäre ökologische Veranlassung dazu liegt wieder in der Oberflächenvergrößerung des submers lebenden Anteils des Rhizomyzeliums, woraus das extramatrikale, orthotrop wachsende Myzelium wird. Zugleich wirkt sich eine zweite, erbtypisch und ökologisch bedingte Entfaltungskomponente aus, die vom Typus der Cladochytrieen bereits bekannt ist, nämlich die Erhöhung der Zahl der Fortpflanzungsorgane auf einem, aus einer einzigen Keimzelle hervorgegangenen Individuum. Während also dem intramatrikalen Rhizomyzelium die Funktion der Nahrungsentnahme aus dem betreffenden organischen Substrat zukommt, erfüllt das extramatrikale Myzelium die Aufgabe der Absorption flüssiger Nährstoffe aus dem umgebenden Wasser, die Zuleitung der vom Rhizomyzelium aufgenommenen Substanzen und zugleich die Aufgabe der Ausbildung einer möglichst grossen Anzahl von Reproduktionsorganen. In dieser weitgehenden Arbeitsteilung und Gradientenwirkung sind wir wohl berechtigt, solche Organismen bereits als höher entwickelt, als höher organisiert zu erblicken.

Dazu kommt noch die schärfere funktionsmässige Scheidung zwischen agamen Fortpflanzungsorganen (Zoosporangien) und den der Ausbildung von sexuell determinierten Zellen bestimmten Gametangien. Bei den primitiven Archimyzeten ist vielfach eine solche Organdifferenzierung noch nicht durchgeführt. Die Schwärmer, welche in den Zysten oder Zoosporangien erzeugt werden, können sowohl als agame Zoosporen als auch, infolge einer noch nicht klar erforschten physiolo-

gischen Umstimmung, als Gameten fungieren. Auch dort, wo es zu einer hologamen Verschmelzung zwischen sexuell differenzierten Individuen kommt, kann füglich nicht von einer Bildung von „Geschlechtsorganen“ gesprochen werden, denn die sexuell miteinander reagierenden Individuen sind Abkömmlinge der Schwärmer, sie sind gewissermaßen „verspätet“ reagierende Schwärmer. Die Geschlechtsorgane aber, die Gametangien, sind den Zoosporangien homolog, organogenetisch und phylogenetisch betrachtet. Die fakultative sexuelle Umstimmung, die wir bei den aus Zoosporangien hervorgehenden Schwärmern der primitiven Archimyzeten beobachten, ist also obligat, stationär und führt zu einer Scheidung zwischen agamen und sexuellen Organen. Es ist daher verständlich, dass namentlich bei Blastocladien beide Organtypen, unabhängig von der Kernphase des Myzeliums, auf dem gleichen Individuum vorkommen können, wenn auch im Normalfall Gametangien und Zoosporangien auf getrennten Phasen (Gametophyt bzw. Sporophyt) fixiert sind. Die Kernphase als solche ist nicht für die Entstehung der einen oder der anderen Organkategorie bestimmend, denn in den Chromosomen, ob in einfacher oder in doppelter Zahl vorhanden, liegen die Anlagen zur Ausbildung beider Organsorten. Die mehr minder obligate Verlegung der Gametangien auf die gametophytische, der Sporangien auf die sporophytische Generation ist auf einen nachträglichen Regulationsvorgang zurückzuführen, dessen Erbmechanismus zwar geprüft, aber noch nicht restlos erklärt werden kann. Der homologe Ursprung von Zoosporangium und Gametangium ist eine erbtypische Konstante, die das Generationswechselschema immer wieder durchbrechen kann und tatsächlich auch durchbricht. Darin drückt sich die stammesgeschichtliche Eigengesetzlichkeit beim Gestaltungsprozess aus; die Scheidung zwischen Gametophyt und Sporophyt ist eine „neuere“ Erwerbung des Phänotypus, daher noch labil und variabel. Das Problem der Durchbrechungen dieses Schemas liegt somit nicht darin, dass sie vorkommen, sondern in der Prüfung der Faktoren, welche ihre Auslösung bedingen.

In vergleichend-morphologischer und vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Beziehung lässt sich der Gestaltungsplan der Blastocladien unschwer verstehen, wenn wir von niedriger organisierten Typen wie den Chytridialen, ausgehen. In der üblichen Redeweise heisst das, dass die Blastocladien von den Chytridialen „abzuleiten“ wären. Wir haben schon eingangs darauf hingewiesen, dass der Schwärmerbau der Blastocladien demjenigen der Chytridinen sehr ähnlich ist, dass aber in der inneren Struktur doch Verschiedenheiten bestehen, die uns veranlassen, keinen gemeinsamen Ursprung für diese beiden Ordnungen anzunehmen. Der Vergleich des Schwärmerotypus berechtigt uns zwar dazu, zwei nahe gelegene Ursprungs- bzw. Entfaltungszentren anzunehmen, aber nicht mehr. Die im vorliegenden

Abschnitt aufgedeckten Entfaltungstendenzen zeigen, dass im Gesamttypus der Archimyzeten bestimmte Gestaltungsmöglichkeiten gegeben sind, die im Erbtypus verankert und ökologisch ausgelöst, fast möchte man sagen zwangsläufig, auf Grund der inhärenten, orthogenetischen Entfaltungsgesetzlichkeit manifest werden. Dies gestattet uns die objektiv berechnete Aussage, dass alle diese Organismen untereinander „verwandt“ seien, was auch aller Voraussicht nach stimmt. Was aber nicht stimmt, ist die übliche „Ableitung“ einer Organismenreihe A von einer anderen B, bloss auf Grund des morphologischen oder habituellen Vergleiches. Es liegt gerade im Wesen der orthogenetischen Fortentwicklung eines bestimmten Erbtypus, dass er immer einem Höhepunkt der anpassungsmässigen Entfaltung zustrebt, wodurch seine Organisationshöhe steigt, damit aber auch seine Variations- oder Mutationsfähigkeit fällt. In ihrer sinngemässen Auseinandersetzung zwischen erbtypischen Gestaltungspotenzen und den durch die Umwelt induzierten Formreaktionen, erreicht die Spezies stets das Vollkommenste, was auf diesen beiden Wegen erlangt werden kann. Die Aussenweltsbedingungen, wie sie in der Jetztzeit, namentlich im Wasser, realisiert sind, sind nicht danach geartet, eine wesentliche Typusänderung herbeizuführen. Alle die unzähligen Mutationsversuche, die fast seit einem halben Jahrhundert durchgeführt wurden, vermochten bisher nicht den Erbtypus zu ändern.

Es ist daher nicht zulässig zu behaupten, die Blastocladien leiten sich von den Chytridialen ab, sondern es ist bloss zulässig folgendes zu sagen. Im Erbtypus der Blastocladien wie im Erbtypus der Chytridialen sind, infolge der Abstammung von nahe gelegenen Entstehungszentren im Bereiche der heterotrophen Flagellaten, ähnliche Entwicklungs- und Entfaltungspotenzen enthalten, die, in ein gleichartiges Milieu versetzt, ähnliche Gestaltungstypen hervorgebracht haben. Es ist selbstverständlich, dass, je näher die Ursprungszentren gelegen sind, desto ähnlicher auch die Abkömmlinge derselben im Wege einer solchen parallelen Entwicklung ausfallen werden. Das Entwicklungsniveau der Chytridialen hört aber mit einer bestimmten Gestaltungsstufe auf und ist damit „vollendet“. Die Blastocladien sind über dieses Niveau hinausgegangen und haben Gestaltungspotenzen, die zweifellos auch im Erbtypus der Chytridialen latent vorhanden sind, noch in wirksamerer Weise zur Auswirkung gebracht; sie haben eine weitergehende Arbeitsteilung und Organdifferenzierung durchgeführt, weshalb sie, im komparativen Sinne „höher entwickelt“ erscheinen als die Chytridieen. Die lineare Gegenüberstellung dieser beiden „Entwicklungshöhen“ verleitet nur zu leicht und zu oft zu der Aussage, die Blastocladien stammten von den Chytridialen direkt ab. Abgesehen davon, dass eine Abstammung anpassungsmässig vollendeter Organismen von anderen, die in der Gegenwart ebenfalls anpassungsmässig die höchste ihnen zukom-

mende Organisationshöhe erreicht haben, unvorstellbar ist, stimmt im konkreten Falle eine solche Schlussfolgerung auch aus dem Grunde nicht, weil der zwar ähnliche, aber strukturell doch verschiedene Bau der Schwärmer anzeigt, dass die Blastocladien und die Chytridialen von zwei verschiedenen (wenn auch nahe stehenden) Flagellatenvorfahren abstammen.

Das hier Gesagte gilt in gleichem Masse auch von den Monoblepharidineen, bei denen die bereits besprochenen Entfaltungspotenzen noch zu einer weiter gehenden Differenzierung des Thallus geführt haben. Das vegetative Myzelium hat an Mächtigkeit zugenommen und die funktionsmässige, und somit auch organographische Scheidung zwischen agamen und sexuellen Organen ist noch weiter fortgeschritten. Bei letzteren kommt noch der Umstand hinzu, dass die anisomorphe Ausprägung zwischen weiblichen und männlichen Organen jene höchst erreichbare Stufe erklimmen hat, welche deskriptiv als Oogamie bezeichnet wird. Im allgemeinen ist die oogame Befruchtung ein Indizium für eine höhere Organisationsstufe der betreffenden Organismengruppe, da ja die Umwandlung eines weiblichen Gametangiums in ein, nur eine weibliche Gametenzelle zur Entwicklung bringendes Oogonium eine geschichtliche Vorstufe voraussetzt, während welcher dieser physiologisch kontrollierte Wandlungsprozess stattgefunden haben muss. In komparativer Betrachtung kann man wohl sagen, dass der Typus der Monoblepharidineen im Rahmen der monokonten Archimyzeten wohl die höchste Organisationsstufe erreicht hat. Der spezifische Schwärmerbau, der mit keinem der anderen Archimyzeten völlig übereinstimmt, berechtigt zu der Annahme, dass es sich bei den Monoblepharidineen um eine der vielen parallelen Entwicklungsreihen innerhalb dieser niederen Pilze handelt, die uns rezent erhalten sind. Die niedereren Stufen sind uns nicht bekannt, doch zeigen die früher besprochenen Archimyzeten-Reihen an, wie diese Zwischenstufen ausgesehen haben mögen. Darin drückt sich das allgemeine „Verwandtschafts“-Band aus.

Um die Übersichtlichkeit der bisherigen Darstellung nicht zu stören, möge erst an dieser Stelle der Typus der Synchronetrien einer Betrachtung unterzogen werden, die in morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung Interessantes genug bietet, das einer gesonderten Analyse wert erscheint. Die Synchronetrien besitzen z. T. noch recht ursprüngliche Züge, ihre Zugehörigkeit zum Verwandtschaftskreis der Chytridialen ist durch die typisch opisthokonten, mit exzentrisch gelagertem Lipoidtropfen versehenen Schwärmer verbürgt. Ihre endoparasitäre Lebensweise, z. T. noch in Wasserorganismen, dann aber meist in oberirdischen Organen höherer Landpflanzen, lässt wohl vermuten, dass sie ein höheres Organisationspotential besitzen, ein höheres Niveau als die Olpidieen erreicht haben. Die vergleichend-

entwicklungsgeschichtliche Analyse fördert eine Überschneidung von ursprünglichen und abgeleiteten Gestaltungsmerkmalen zutage; in welcher Weise, soll am besten an Hand der Schilderung der Ontogenese gedeutet werden, wofür zunächst die relativ ursprünglichere Gattung *Micromyces* gewählt wird.

Der Schwärmer bohrt sich durch die Membran von *Zygogonium* und gelangt so ins Innere der Wirtszelle, wo er sich in eine kugelige, nackte vegetative Zelle umwandelt. Bald darauf wird eine glatte Membran ausgeschieden, womit der Organismus in den zystären Zustand übergeht. Der zystäre Charakter dieser sogen. Initialzellen geht auch aus dem Umstand hervor, dass sie eine mehr minder lange Latenzperiode durchlaufen können („Dauerzellen“), wobei sich die Membran stärker verdickt. Nach Überwindung dieser Ruhephase am Ende des vegetativen Zustandes, keimt die Initialzelle in der Weise aus, dass der Inhalt an einigen Stellen hervorquillt und sich ausserhalb der Zystenhülle, also in der Wirtszelle, in eine geringe Anzahl von Teilzellen teilt, die sich mit einer dünnen Haut umgeben. Diese sekundären Vermehrungszellen wandeln sich dann in Zoosporangien um und bleiben entweder an Ort und Stelle dicht nebeneinander liegen oder sind mehr minder unregelmässig verstreut und bilden zusammen, zu 4—7, einen Sorus. Die Zoosporangien sind je nach der Dichte ihrer Lagerung kugelig, birnförmig oder polygonal, und mit einer glatten Membran versehen. Bei der Keimung entlassen sie eine grössere Zahl sehr kleiner opisthokonter Schwärmer. Ausserdem kommen kugelige, mit glatter, warziger oder stacheliger Membran versehene Dauersporen, die höchstwahrscheinlich ihre Entstehung einem Sexualakt verdanken, vor. Bei der Keimung verhalten sie sich ganz analog wie die zuerst beschriebenen Initialzellen. Bedauerlicherweise stehen uns über diesen wichtigen Organismontypus keine zytologischen Angaben zur Verfügung; immerhin lassen sich aus dem bisher Bekannten in vergleichend-entwicklungsgeschichtlichem Sinne einige Merkmalseigenschaften erkennen, die für die folgenden Betrachtungen ausschlaggebend sind. Zu Beginn der Ontogenese steht der frei im Wasser schwimmende Schwärmer. Nach Eindringen in die Wirtszelle macht er die erste vegetative Phase in Gestalt einer nackten Zelle durch, die sich auf Kosten des Wirtsplasmas ernährt und vergrössert. Darauf folgt die Membranausscheidung und somit der Übertritt in das Zystenstadium. Bis dahin spielt sich also die Entwicklung analog wie bei einer Olpidie ab.

Ohne dass der Zysteninhalt Teilungen erfährt tritt er nach der Ruheperiode (oder auch schon vorher) aus der Zystenhülle heraus und teilt sich jetzt erst in eine Anzahl abgerundeter Zellen, die zuerst ebenfalls nackt, sich aber etwas später mit einer Membran umhüllen. Dieser Vorgang erscheint im ersten Augenblick neu oder ungewohnt, und trotzdem ist er im Erbtypus der Chytridialen schon verankert. Die

Schwärmerbildung geht bei diesen Organismen in der Regel innerhalb der Zyste (also des Zoosporangiums) vor sich, doch nimmt man oft eine Verspätung dieses Prozesses wahr, derart, dass der Zoosporangieninhalt ungeteilt aus der Hülle hervorquillt und erst ausserhalb derselben, ektoangial, die Teilungen vornimmt, die zur Ausbildung der Zoosporen führen. Einem ähnlichem Verhalten werden wir später bei den *Lagenidiales* begegnen.

Dieser kausal zunächst unerklärbare Vorgang kommt also im Verwandtschaftsbereich der Chytridineen vor und stellt somit einen möglichen Entwicklungsablauf dar, der im Erbtypus gegeben ist. Ferner steht es fest, dass dieser Vorgang mit der Bildung der Zoosporen in Verbindung steht, er stellt im wesentlichen nichts anderes als eine zeitliche Verschiebung der Schwärmerausbildung vor, topographisch besehen eine Verschiebung von der entoangialen in die ektoangiale Zone. Die Teilungsgebilde, die dabei entstehen, sind primär Schwärmer, also Zoosporen, die normalerweise vorerst eine Schwärmerperiode durchmachen, bevor sie wieder einen intakten Wirt befallen. Hier werden sie nach Durchlaufung einer vegetativen Phase zu behäuteten Zysten, die durch multiple Mitosen und Plasmotomie sich in die Vermehrungszysten oder „Zoosporangien“ umwandeln. Alle diese ontogenetischen Phasen spielen sich zeitlich und örtlich in weiteren Abständen ab.

Bei *Micromyces* verhält sich die Sache nun so, dass diese ontogenetischen Phasen, zeitlich und örtlich, innerhalb der befallenen Wirtszelle in mehr gedrängter Form ablaufen. Die Schwärmer (Zoosporen), die sonst aus dem Zystenstadium im begeisselten Zustand austreten, sind hier gehemmt, d. h. sie entstehen ektoangial als unbewegliche Teilprodukte des Zysten-(Initialzellen-)Inhaltes. Die bewegliche, monadoide Phase ist somit hier reduziert und die Teilprodukte wachsen, sich gleich mit einer Hülle umgebend, direkt zu Zoosporangien heran. Erst diese, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, sekundären Zoosporangien erzeugen begeisselte Schwärmer, die durch Sprengung der Membran frei werden und davonschwimmen. Sie liefern, in einen neuen Wirt eingedrungen, entweder neuerdings vegetative Initialzellen oder Dauersporen. Dies lässt die Vermutung zu, dass diese Schwärmer entweder als agame Schwärmer oder aber auch als Gameten funktionieren können, da die Dauersporen höchstwahrscheinlich einer Gametenkolonisation ihre Entstehung verdanken.

Im individuellen Entwicklungsablauf von *Micromyces* stellen wir somit eine ontogenetische Abbreviation fest, welche innerhalb der Chytridineen zur Ausprägung eines andersartigen Gestaltungstypus geführt hat. Die Phaselemente, aus denen sich der ontogenetische Entwicklungsablauf zusammensetzt, sind nicht neu, sie finden sich in, man möchte sagen, ausgebreiteter Form bei den Chytridineen überhaupt schon vor. Im Typus von *Micromyces* sind sie bloss etwas modi-

fiziert, infolge einer ökologisch etwas anders ablaufenden Reaktionsfolge der gleichen Organisationselemente, und dies ergibt, morphologisch betrachtet, das Bild eines neuen oder vorsichtiger ausgedrückt, eines andersartigen Gestaltungstypus. Der entwicklungsgeschichtliche Vergleich gestattet uns daher nicht nur das „Zustandekommen“ dieses „neuen“ Typus zu verstehen, sondern er gestattet auch, den verwandtschaftlichen Zusammenhang mit den weniger komplexen Entwicklungsabläufen, der Olpidieen etwa, zu erkennen. Mit diesen verglichen ist bei *Micromyces* nur das Gestaltungspotential höher, die Gestaltungselemente sind die gleichen.

Die mutmassliche Verwandtschaft zwischen *Micromyces* und *Synchytrium* beruht nicht nur auf einem morphologischen Vergleich der äusseren Erscheinungsform, sondern sie ist durch die Übereinstimmung der Entwicklungsabläufe bei beiden Gestaltungstypen begründet. Die Ontogenese setzt auch bei *Synchytrium* mit dem im Wasser schwimmenden Schwärmer ein, der unter amöboiden Formveränderungen die Wirtszellenmembran durchdringt und als Amöboid die erste Phase des intramatrikalen Lebens durchläuft. Mit zunehmender Grösse scheidet er dann eine Membran ab, die Initialzelle nimmt kugelige Gestalt an. Es ist dies das primäre Zystenstadium, welches lange Zeit im einkernigen Zustand verbleibt. Dieses zystäre Initialzellenstadium keimt dann in der Weise aus, dass der Inhalt mit dem Kern blasenartig herausquillt. Nun setzen Kernteilungen im ektoangialen Teil und bald darauf plasmotome Spaltungen ein, durch welche der Protoplastmakörper in mehrere, polygonal abgesprengte, mehrkernige Teilstücke zerfällt. Diese letzteren runden sich ab, umgeben sich mit einer Membran, weitere Kernteilungen finden statt, bis der Inhalt dieser Teilzysten in kleine Schwärmer zerfällt. Diese Teilzysten oder Zoosporangien werden dann frei und entlassen durch eine lysigene Öffnung die reifen Schwärmer.

Die Aufteilung des Initialzelleninhaltes kann auch entoangial erfolgen, wobei sich dieser Vermehrungsvorgang in der gleichen Weise wie im soeben besprochenen Falle abspielt und mit dem gleichen Resultat, d. h. mit der Ausbildung einer grösseren Anzahl von Zoosporangien endet. Wir haben somit eine analoge Situation wie bei *Micromyces* vor uns: die primäre Zyste oder Initialzelle zerfällt nicht, wie dies bei den Flagellatenzysten oder auch noch bei den Olpidieen der Fall ist, direkt in die schwärmfähigen Zoosporen, sondern das primäre Schwärmerstadium als solches ist auch hier unterdrückt, die Schwärmeranlagen machen eine abgekürzte Entwicklung durch und wandeln sich sofort in die Zoosporangien zweiter Generation um. Also wiederum ontogenetische Abbreviation und ausserdem noch ein neues Moment: die Zusammendrängung dieser zweiten Generation, die noch bei *Micromyces* frei, innerhalb des Wirtszellraumes, entsteht, in den

engen Raum der Zystenhülle erster Generation (= „Initialzelle“). Der „Sorus“, der auf diese Weise im Raume der Zystenmembran zustande kommt, entspricht somit zwei reproduktiven Phasen, und zwar erstens dem primären, als solchen nicht in Erscheinung tretenden Schwärmer, und zweitens die aus diesen Schwärmern (oder richtiger ausgedrückt Schwärmeranlagen) hervorgehenden sekundären Zoosporangien mit ihren sekundären Zoosporen. Für die abbreviative, enkaptische Zusammenziehung dieser beiden Reproduktionsphasen in den Raum eines „Individuums“ möge der Ausdruck amphigonisch verwendet werden.

Beide parallelen Entwicklungsabläufe während der Ontogenese, d. h. die ekto- und die entoangiale, amphigonische Reproduktion münden in die Ausbildung der, streng genommen als sekundär zu bezeichnenden, Zoosporangien, die, in grösserer Zahl entstehend, eine grosse Zahl von Keimzellen (Schwärmern) gewährleisten. Diese Schwärmer können sich nun als agame Keimzellen verhalten und somit den vegetativen Kreislauf wiederholen, oder aber sexuell sensibilisiert werden und dann als Gameten fungieren. Ihre paarweise Verschmelzung ergibt zunächst eine zweigeisselige Planozygote, die, so wie die haploiden Schwärmer, eine Wirtszellmembran durchbohrt und in eine neue Wirtszelle eindringt. Sie macht intramatrikal eine ähnliche Entwicklung wie die Initialzellen durch, rundet sich dann ab und umgibt sich mit einer zarten zweischichtigen Membran: es ist dies die Hypnozygote oder die Dauerspore. In ihr findet die Karyogamie, nachfolgend die Reduktionsteilung statt und nach dieser setzen wiederholte Mitosen ein, die die Zerspaltung des Inhaltes in zahllose Keimschwärmer einleiten. Durch einen Riss in der Membran werden diese frei und können den ontogenetischen Zyklus von neuem beginnen.

Es kann aber auch vorkommen, dass sich der Inhalt der Zygote durch eine Öffnung nach aussen ergiesst und einen ektoangialen Sorus von Zoosporangien bildet, so wie dies für die Initialzelle oben beschrieben wurde. Es sind immer die gleichen Entfaltungspotenzen, die miteinander kombiniert werden, wahrscheinlich unter dem Einfluss äusserer Faktoren.

Auch im Falle der Synchronitriazeen sind wir mithin in der Lage, die Ausprägung eines neuen Gestaltungstypus im Wege einer ontogenetischen Abbreviation zu verfolgen. Hinzu kommt noch die enkaptische Zusammenziehung der reproduktiven Phasen (im vorliegenden Falle sind es deren zwei), woraus ein komplexer „Zelltypus“ entsteht, der wertigkeitsmässig ein höheres Organisationspotential als die einfachen Olpidieen oder Chytridiaceen besitzt. In diesem, vergleichend-entwicklungsgeschichtlich während der Ontogenese ermittelbaren höheren Potential liegt das wesentliche Merkmal des Gestaltungstypus der Synchronitrieen begründet und unterscheidet ihn von allen übrigen Archi-

myzeten. Es erschien daher zweckmässig, eine solche Analyse vorzuführen, um zu zeigen, wie ein Organismentypus von äusserlich einfacher Gestalt betrachtet werden muss. Die habituelle Einfachheit, der Formwert eines „Einzelligen“, besagt a priori nicht viel, denn diese äussere Form kann primär oder sekundär erlangt worden sein. Nur die innere Wertigkeit eines solchen „einzelligen“ Organismus gibt Aufschluss darüber, welche Organisationshöhe er in der stammesgeschichtlichen Entwicklung erreicht hat. Die für die Synchrontriazeeen charakteristische „Sorusbildung“ ist, rein deskriptiv betrachtet, ein Merkmal, wodurch diese Archimyzetengruppe schon früh als abweichend von den Olpidialen erkannt wurde. Dass der „Sorus“ im vorliegenden Falle bloss eine, wahrscheinlich räumlich bedingte, Entfaltungsmöglichkeit der im Erbtypus der Olpidialen vorhandenen Ablaufsrichtungen vorstellt, hat unsere vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Analyse gezeigt. Der Ursprung dieses stammesgeschichtlichen Ablaufes liegt im Bereiche der Flagellaten und es ist von Interesse darauf hinzuweisen, dass er nicht der einzige dieser Art ist, den wir verfolgen können, freilich nicht bei den Protophyten, sondern vielmehr bei den Protozoen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Unter den heterotrophen Protophyten stellt der Typhus der Synchrontriazeeen einen Sonderfall dar, der nur unter den protococcalen Algentypen Vergleichbares findet.

Im ersten Abschnitt vorliegender Arbeit wurde schon auf die Sonderstellung hingewiesen, welche die *Woroninales* infolge ihres Schwärmerbaues im System der Phycomyzeten einnehmen und es wurde vermutungsweise die Ansicht vertreten, dass diese Pilzgruppe auf *Bodo*-artige Vorfahren zurückgeführt werden könnte. Eine Entscheidung in dieser Frage ist derzeit mangels an gesichertem Vergleichsmaterial nicht herbeizuführen. Eines scheint jedoch sicher zu sein, dass die Woroninalen mit der Entwicklungsreihe der *Lagenidiales* — *Saprolegniales* — *Peronosporales* in keinem engeren stammesgeschichtlichen Verhältnis stehen, nachdem der Schwärmertypus der letzteren mit dem der Woroninalen nicht übereinstimmt. Ein umso grösseres Interesse gewinnt daher der Gestaltungstypus der Woroninalen, der in morphologischer Beziehung Ähnlichkeiten mit der oben genannten Phycomyzetenreihe aufweist, so dass sie in systematischen Betrachtungen vielfach als die „Ausgangsgruppe“ für die Phycomyzeten (s. str.) angesprochen werden. Grund dafür ist ihre verhältnismässig einfache Organisation, so dass der Gedanke nahelag, sie als die „primitivsten“ Phycomyzeten zu interpretieren. Die habituelle Einfachheit nähert sie an die einfachen Archimyzeten, speziell an die Olpidieen und Chytridieen, mit denen sie oft nicht nur verglichen, sondern auch systematisch zusammengefasst wurden. Es war daher auch naheliegend, sie zu den Monadinen, im Sinne Zopf's, in Bezie-

hung zu bringen. Allen diesen Spekulationen ist aber der Boden entzogen mit der Feststellung, dass der Woroninalen-Schwärmer weder mit dem Schwärmertypus der Archimyzeten noch mit dem Monaden-typus der Monadinen übereinstimmt. Es scheint daher zweckmässiger zu sein, den Typus der Woroninalen gesondert zu betrachten und ihn als eine selbständige parallele Entwicklungsreihe aufzufassen, wenigstens so lange, bis widerspruchsslose Angaben über den Schwärmerbau, über Begeisselungsart und Geisselstruktur vorliegen werden.

Es ist eigentlich selbstverständlich, dass Mikroorganismen, die von Flagellaten abstammen und im Wege einer ähnlich ablaufenden ontogenetischen Abbreviation und auf Grund einer ähnlichen Lebensweise, zunächst eine ähnliche morphologische Ausbildung erfahren, namentlich in den niedrigen Niveaus des stammesgeschichtlichen Gestaltungsprozesses. So auch bei den *Woroninales*, deren ontogenetische Entfaltung sich folgendermassen vollzieht. Der Schwärmer setzt sich nach vorangegangener Schwärmerperiode an einem Wirtsorganismus (einer Alge oder einem Wasserpilz) fest, rundet sich ab und umgibt sich mit einer zarten Membran. Es ist dies ein Vorgang, den man bei den Flagellaten auch kennt und als Mikrozystenbildung bezeichnet; diese Mikrozyste wird bei den Pilzen vielfach „Sporozyste“ genannt. Der „primäre“ Schwärmer macht also vorübergehend eine Ruhepause im enzystierten Zustand durch. Nach Überwindung derselben tritt der Inhalt der Mikrozyste als „sekundärer“ Schwärmer heraus, der nun die Infektion des Wirtsorganismus in der üblichen Weise vollzieht, d. h. er dringt, vielfach unter amöboiden Formveränderungen durch die Membran ins Innere des Wirtes ein, wobei die leere Mikrozystenhaut aussen zurückbleibt. Der Anfang der intramatrikalen vegetativen Phase des Parasiten ist durch einen kleinen amöboid veränderlichen Zellkörper gekennzeichnet, der unter Aufnahme der ihm vom Wirtsplasma gebotenen Nahrung sich vergrössert und später von diesem durch Ausscheidung einer eigenen Membran abgrenzt. Die Gestalt ist rundlich oder länglich, oder sie passt sich den gegebenen Raumverhältnissen an. Somit stimmt die Entwicklung etwa mit der einer Olpidiee weitgehend überein. Zytologisch besteht ein gradueller Unterschied insofern, als bei den Woroninalen die Kernvermehrung von Anfang an mit dem Wachstum des Plasmakörpers gleichen Schritt hält, so dass schon in der vegetativen Phase der Ontogenese der Organismus mehrkernig erscheint. Bei den Olpidieen oder den einfachen Chytridinen sahen wir, dass die Mehrkernigkeit als Einleitungsprozess zum fertilen Zustand, also etwas verspätet, einsetzt. Somit besitzt der vegetative Körper der Woroninalen den Charakter eines Plasmodiums, er ist coenozytisch. Das ist ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den primitiven Archimyzeten.

Die vegetative Phase endet mit der Umwandlung des Körpers in ein längliches oder gelapptes Zoosporangium, in dessen Inhalt noch weitere Kernteilungen vor sich gehen, auf die dann die plasmotome Zerspaltung des Zytoplasmas in die Schwärmeranlagen folgt. Charakteristisch für diese Zoosporangien ist das Vorhandensein mehrerer grosser Vakuolen oder, noch häufiger, eines grossen zentralen Saft-raumes. In diesem Punkte besteht eine Übereinstimmung mit den übrigen Reihen der dikonten Phycomyzeten. Der Austritt der reifen Schwärmer wird durch einen oder mehrere Entleerungsschläuche vermittelt, die die Wirtsmembran durchbrechen und ins freie Wasser münden, ganz ähnlich also wie bei den Olpidieen u. a.

Der Sexualprozess vollzieht sich in Gestalt einer anisogamen Hologamie zwischen zwei ungleich grossen, mehrkernigen Individuen im Innern der Wirtszelle. Sie legen sich aneinander, die Membranen werden an der Kontaktstelle aufgelöst und der Inhalt des kleineren, männlichen Partners fliesst samt den darin enthaltenen Kernen in den weiblichen über. Nach dieser Plasmogamie umgibt sich die Coenozygote mit einer glatten oder skulpturierten Membran und wird zur „Dauerspore“, der noch lange die leere Hülle des männlichen Individuums anhaftet. Unbekannt ist noch, wann die Kernpaarung, wann die Karyogamie und wo die Reduktionsteilung vor sich gehen. Ebenso wenig ist auch die Art der Auskeimung der Dauersporen bekannt. Es muss hingegen darauf hingewiesen werden, dass das Endospor der Dauersporenmembran Zellulose-Reaktion gibt, also ein Merkmal, welches die Woroninalen mit den anderen Phycomyzeten gemein haben.

Und nun noch eine, scheinbar nur nomenklatorische Frage. Wie sind die beiden Sexualpartner aufzufassen? Gewöhnlich werden sie als „Antheridien“ und „Oogonien“ bezeichnet und somit implicite als männliche und weibliche Gametangien gekennzeichnet. Mc Larty (1941) meint, dass die obigen Bezeichnungen irreführend seien und spricht daher von männlichen und weiblichen Thallis. Dem ist entschieden beizupflichten, denn die Mehrkernigkeit der beiden Sexualpartner ist nicht das Ergebnis einer ad hoc vorgenommenen Kernvermehrung, wie sie beim Prozess der Sporo- oder Gametogenese üblich ist, sondern sie ist entsprechend der coenozytischen Zellstruktur einfach vorhanden. Während im Zoosporangium von *Olpidiopsis* in der Reifungsphase eine neue Welle von Kernteilungen einsetzt, welche die Bildung der weit zahlreicheren Schwärmeranlagen einleitet, und somit als ein Prozess der typischen Sporogenese aufgefasst werden kann, unterbleiben in den Sexualzellen solche prägametischen Kernteilungen, die Geschlechtspartner enthalten nicht mehr Kerne als vegetative Individuen der gleichen Grössenordnung. Eine Gametogenese ist nicht nachweisbar und das ist durchaus nicht darauf zurückzuführen, dass hier keine individualisierten Gameten mehr erzeugt werden —

denn auch in diesem Falle pflegt eine lebhaftere Kernvermehrung als Reminiszenz der unterdrückten Gametenbildung einzusetzen — sondern im Falle von *Olpidiopsis* bleibt die prägametische Kernvermehrung aus, weil die Sexualpartner eben keine Gametangien sind. Den Sexualakt müssen wir in der Weise auffassen, wie wir ihn bei der Hologamie zwischen zwei einkernigen Sexualindividuen bei den Chytridieen kennengelernt haben. Da der Zellkörper der Woroninazeen konstitutionell mehrkernig, coenozytisch, ist, so sind eben auch die beiden hologamen Geschlechtszellen mehrkernig. Richtig ist es daher, den Geschlechtsakt von *Olpidiopsis* u. a. als eine Hologamie, die beiden miteinander in sexuelle Reaktion tretenden Partner als Gamonten zu bezeichnen. Das ist, wie gesagt, nicht einfach eine nomenklatorische Frage, es handelt sich vielmehr darum, festzuhalten, dass bei diesem Organismotypus eine Ausdifferenzierung typischer Geschlechtsorgane, d. h. von Gametangien, noch nicht durchgeführt ist. Das Gametangium ist ein Organ, welches sich organophyletisch genau ableiten und identifizieren lässt, doch verbietet es der zulässige Raum dieser Arbeit, darauf in extenso einzugehen. Für die Charakterisierung des vorliegenden Gestaltungstypus ist es jedenfalls von Wichtigkeit, dass bei ihm Gametangien noch nicht ausdifferenziert sind, woraus sich ein stammesgeschichtliches Niveau ergibt, welches ungefähr jenem der ursprünglichen, monozentrischen Chytridineen entspricht. Wir sind dabei berechtigt, die Organisationsstufe der *Woroninales* noch als relativ tiefstehend zu taxieren. Über diese Organisationshöhe hinaus haben es die rezenten Woroninalen nicht gebracht und stellen somit einen in sich geschlossenen Gestaltungstypus dar.

Das letztere gilt auch von den *Lagenidiales*, von denen behauptet wird, dass sie die „Vorläufer“ der Saprolegnialen, oder umgekehrt, dass sie auf regressivem Wege aus diesen letzteren hervorgegangen seien. Beides geht nicht an. Anstatt sich eine durch gemeinsame Merkmale in sich geschlossene Organismengruppe in ihrer derzeitigen Gestaltung, die sie ihren erbtypischen Anlagen und den durch die ökologisch gelenkten Reaktionsnormen bedingten Entfaltungsabläufen verdankt, für sich anzuschauen, sucht man immer wieder einen formalen Grund, um sie in ein „bequemes“ System einzugliedern. Der morphologische Vergleich genügt hier nicht und die „äussere“ Einfachheit berechtigt noch nicht, sie als die Folge eines Rudimentierungsvorganges anzusprechen. Bei der vergleichend-morphologischen Betrachtung der Organismen müssen wir uns stets vor Augen halten, dass ihre Gestaltung etwas Gewordenes ist und dass es daher zweckmässig und erfolversprechender ist, den Weg zu beschreiten, den das Organische in der Stammesgeschichte gegangen ist, d. h. also von unten nach oben. Wenn ein Organismus oder eine Organismengruppe uns „einfach“, „primitiv“ erscheint, so muss eine solche Erscheinungsform zu-

erst als das Ergebnis einer Entwicklung betrachtet werden, die heute mit einer verhältnismässig niedrigen Gestaltungsstufe endete. Mit anderen Worten ausgedrückt: die formale, habituelle Einfachheit soll a priori als stammesgeschichtlich bedingt, also als das angesehen werden, was wir mit dem nicht ganz eindeutigen Ausdruck „primitiv“ kennzeichnen. Eine Reduktionsform ist, namentlich im Bereich der Mikroorganismen, viel schwieriger zu erkennen und sollte nur dort angenommen werden, wo wir über ein ausreichendes Vergleichsmaterial verfügen, aus welchem man den Reduktionsvorgang objektiv ableiten kann. Wenn dies nicht der Fall ist, kommt der Aussage, diese oder jene Organismengruppe sei „reduziert“, lediglich ein subjektiver Wert zu, mit welchem nicht ernstlich operiert werden kann.

Betrachtet man nun den Typus der Lagenidialen als eine von Flagellaten ausgehende, progressive Entwicklungsreihe, die mit einem bestimmten Entwicklungsniveau ihren derzeitigen Höhepunkt erreicht hat, so bleibt für Spekulationen über eine etwaige Regression wenig Raum übrig. Die vielfach di- bis polyplanetischen Schwärmer dringen, unter Hinterlassung ihrer leeren Mikrozystenhülle an der Aussenwand der Wirtszelle, in diese ein und entwickeln sich sofort, d. h. ohne Durchlaufung einer nackten, amöboiden Phase, zu einem mit Membran versehenen schlauchförmigen Gebilde. Die monadoide Phase ist somit während der Ontogenese stärker rückgebildet, der Organismus tritt gleich in den zystären Zustand ein, der die intramatrikale vegetative Phase repräsentiert. Diese ist auch hier von Anfang an coenozytisch, der Schlauch wächst zu einem mehr minder unregelmässigen, einfachen oder verzweigten Körper heran, der nach und nach den grössten Teil des Wirtszellumens ausfüllt. Diesen Körper kann man als einen einfachen Thallus auffassen, sein gerichtetes Längenwachstum und seine Verzweigungsfähigkeit — also die Tendenz der Vergrösserung seiner absorbierenden Oberfläche — zeigt uns wieder einmal den Weg an, wie das trophische Organ der Pilze, das Myzel, entstanden sein kann. Auch das Myzel ist „polyphyletischer“ Herkunft.

Der Thallus der Lagenidialen ist zunächst, phylogenetisch und ontogenetisch betrachtet, coenozytisch und unseptiert und das entspricht jedenfalls dem primären Zustand der Entwicklung, die diese Organisationsgruppe durchlaufen hat. Sie findet ihr Analogon auch in den höher entwickelten Archimyzeten, was jedenfalls dafür spricht, dass dieser Weg von verschiedenen Ursprungszentren aus beschritten wurde und somit einen stammesgeschichtlich primären Entfaltungsablauf kennzeichnet. Wir haben daher allen Grund anzunehmen, dass die Lagenidialen, wenigstens was dieses Gestaltungsmerkmal anbelangt, „primitive“ Pilztypen vorstellen.

Zeitlich später, wie dies auch aus dem ontogenetischen Ablauf rekonstruiert werden kann, tritt eine Septierung des Schlauches in Erscheinung, wodurch dieser in Segmente von ungleicher Länge zergliedert wird. Da diese Septierung innerhalb ein und derselben Gattung, z. B. *Lagenidium*, vorkommen oder auch fehlen kann, was zum Teil auch von der Längenausdehnung des Myzelschlauches abhängen mag, so haftet diesem Prozess der Charakter der Ursprünglichkeit, einer physiologisch bedingten „Neuerwerbung“ an, und sie ist als ein progressiv auftretender Differenzierungsvorgang anzusehen, genau so wie dies bei den polyzentrischen mit mächtiger entwickeltem Rhizomyzel ausgestatteten Chytridialen der Fall ist. Man ersieht daraus, dass die Segmentierung des Thallus durch Ausbildung trennender Querwände mit einer gewissen eigengesetzlichen Zwangsläufigkeit erfolgt, die aller Wahrscheinlichkeit nach mit einem inneren, physiologischen Differenzierungsvorgang in ursächlichem Zusammenhange stehen dürfte. Die Fähigkeit der Querwandbildung, überall dort wo sie physiologisch bedingt erscheint, muss als eine inhärente Eigenschaft angesehen werden, deren Entfaltung unter bestimmten inneren Reaktionsnormen allen pilzartigen Organismen, nachdem sie eine gewisse Entfaltungsstufe erreicht haben, zukommt. Insoferne kann sie, *cum grano salis*, als ein Organisationsmerkmal betrachtet werden, das unter Umständen auch systematisch verwendet werden kann.

Die physiologische Bedingtheit oder, anthropomorphistisch ausgedrückt, die „Notwendigkeit“ der Septenbildung zeigt sich in dem Augenblick, wo während der Ontogenese der Übergang vom vegetativen in den reproduktiven Zustand erfolgt. Der Lagenidialen-Thallus wandelt sich nicht vollständig, also holokarpisch, in Fortpflanzungsorgane um, sondern wir erkennen eine Differenzierung zwischen vegetativ verbleibenden Segmenten und solchen, die fertilisiert werden. Der ursprünglich gleichmässig coenozytische Thallus, der zunächst keine nennenswerte Polarisierung während seiner vegetativen Funktion erkennen lässt, teilt sich nun durch Vermittlung des Segmentierungsprozesses in verschiedene, physiologisch verschieden determinierte Funktionszentren auf. Wir erleben hier somit das, schon bei den polyzentrischen Chytridialen festgestellte Schauspiel einer Differenzierung und Determination des Thallus in morphologisch distinkte Organabschnitte, und darin drückt sich ein Organisationsniveau aus, wie wir ihm in dieser Deutlichkeit unter den primitiven, endoparasitischen Pilzen (Archi- und Phycomyzetten) noch nicht begegnet sind. Der Gestaltungstypus der Lagenidialen darf daher mit Recht als relativ hochorganisiert angesprochen werden.

Im Falle von *Myzocyttium proliferum* erfolgt die funktionsmässige Determination des einfachen Thallus noch vor Eintritt der Querwandbildung; der coenozytische Schlauch wird in drei Funktionszentren

gesondert, in die Anlage des weiblichen, des männlichen und des ungeschlechtlichen Organs. Dann werden diese drei, äusserlich schon erkennbaren Abschnitte, durch Querwände voneinander abgesondert und machen jeder für sich eine organospezifische Wandlung durch. Dieses Beispiel zeigt, dass die physiologische Determination primär nicht unbedingt an die Septenbildung gebunden ist, wohl aber kann angenommen werden, dass die Abgrenzung eine unbeeinflusste Differenzierung der einzelnen Organe gewährleistet.

Zytologisch ist sowohl die Sporongenese als auch die Genese der Sexualorgane sehr dürftig geklärt und man ist dabei mehr auf Vermutungen und Analogieschlüsse angewiesen. Dieser Umstand allein schon müsste systematischen Spekulationen eine gewisse Reserve auferlegen. Vom Zoosporangium ist bekannt, dass der Inhalt in die Schwärmeranlagen im Wege simultaner Plasmotomie zerfällt, welche einen zentralen Saft Raum umschliessen. Ob eine Kernvermehrung diesem Zerspaltungsvorgang vorangeht, oder ob die coenozytische Zoosporangienanlage mit den vorhandenen Kernen ihr Auslangen findet, ist nicht klar zu ersehen. Die Schwärmerbildung geschieht in der Regel nicht innerhalb der primären Zoosporangienanlage, sondern ektoangial, indem der ganze Inhalt durch den Entleerungsschlauch herausfliesst, sich an der Mündung desselben abrundet, neu behäutet und dann erst aufteilt. Die Tendenz zur ektoangialen Ausbildung der Schwärmer ist uns nicht neu, wir begegneten ihr schon im Verwandtschaftsbereich der Archimyzeten. Da die Lagenidialen mit diesen aber in keinem engeren Verwandtschaftsverhältnis stehen können, muss diese Erscheinung irgendwie von bestimmten Aussenfaktoren ausgelöst werden. Die Anlage dazu muss jedoch weiter zurückreichen, sie muss offenbar im Erbtypus der Flagellaten schon vorhanden sein.

Bei der Interpretierung der Geschlechtsorgane stossen wir neuerdings auf die Frage, ob es berechtigt ist, sie, wie üblich, als Oogonien und Antheridien anzusprechen. Für ihre Beantwortung stehen uns nur die etwas ergänzungsbedürftigen zytologischen Befunde Dangeard's zur Verfügung. Danach sind die weiblichen und männlichen Segmente von der Anlage an coenozytisch, Mitosen während des Ausreifungsprozesses werden nicht angeführt, sodass man auch hier zu der Annahme geführt werden könnte, dass ein gametogenetischer Reifungsprozess nicht abläuft. Dann wären die Geschlechts-, Organe, ähnlich wie dies für die *Woroninales* dargelegt wurde, nicht als typische Gametangien, in denen die Individualisierung der Gameten „reduziert“ ist, aufzufassen, sondern einfach als sexuell determinierte Thallusselemente, die etwa mit den selbständigen Gamonten zu vergleichen wären. Gewiss, die Vorstellung, dass es sich um rückgebildete Gametangien, deren Gametenenergiden nur durch die vorhandenen Sexualkerne symbolisiert sind, hat etwas Bestechendes,

aber, so fragt man weiter, warum soll bei Organismen, die doch submers leben, eine „Reduktion“ der freien Gameten erfolgt sein, wo ja alle ökologischen Voraussetzungen für eine Ausbildung von im Wasser schwimmenden und kopulierenden Gameten gegeben sind? In der Sphäre der agamen Fortpflanzung ist doch diese ökologisch durchaus verständliche Situation gegeben. Warum nicht auch in der sexuellen? Eine Rudimentierung der Gameten wäre verständlich, wenn das Vehikel für das Zusammentreffen beweglicher Gameten, infolge Anpassung an trockene Substrate, nicht vorhanden wäre. Die Lagenidialen leben aber, wenn auch endobiotisch, so doch im wesentlichen im Wasser und eine modifikatorische Notwendigkeit für die Rückbildung der Sexualzellen, die sonst so konservativ ihre Funktion und somit auch ihre Entfaltungspotenz beibehalten, ist nicht einzusehen. Daher hat die Annahme, dass es sich eher um einen Sonderfall der Gamontenbildung handle, ähnlich wie wir sie schon bei den Chytridialen und Woroninalen kennen lernten, einen höheren Wahrscheinlichkeitswert.

Freilich muss noch folgendes bedacht werden. Der „Thallus“ einer Lagenidiale entspricht dem zystären Zustand, in den der Schwärmer, beim Übertritt vom freien Wasser in die Wirtszelle, übergeht. Bei einem einzelligen Organismus mündet dieser Zustand schliesslich in das Stadium der „Vermehrungszyste“ oder des Zoosporangiums. Bei den *Lagenidiales* sind diese Verhältnisse infolge ihrer Segmentierung und Organabgrenzung etwas verdeckt, doch wird man auch hier das Zoosporangium, als Teil des gesamten zystären Thallus, als ein der Vermehrungszyste homologes Organ auffassen müssen. Nun wissen wir von den primitiven Archimyzeten her, dass die im Zoosporangium erzeugten Schwärmer je nach dem als agame Zoosporen oder als Gameten fungieren können, sodass die Annahme nicht von der Hand zu weisen ist, dass die Sexualorgane der Lagenidialen sexuell determinierte „Zoosporangien“ vorstellen, mit Reduktion der Gametenschwärmer. Da wir aber gezeigt haben, dass im Bereiche der Archimyzeten der Sexualakt entweder direkt zwischen sexuell umgestimmten Schwärmern, die aus dem Zoosporangium ausgetreten sind, oder verspätet, nachdem diese Schwärmer in die Wirtszelle eingetreten sind, also „hologam“, zwischen zwei sexuell differenzierten, aus den Schwärmern hervorgehenden erwachsenen Individuen vor sich gehen kann, so ist der Unterschied zwischen Gametogamie und Hologamie nur graduell, zeitlich und örtlich verschieden. Das Organ, welches bei diesen primitiven Organismen die Sexualzellen liefert, ist einzig und allein die Zyste, das Zoosporangium. Eine Scheidung zwischen Zoosporangien, die nur der agamen Fortpflanzung dienen, und Gametangien, die nur dem sexuellen Prozess dienen, ist in dieser Organisationsstufe noch nicht vollzogen. Diese Differenzierung trafen

wir erst im Entwicklungsniveau der *Blastocladiales*, wo die funktionelle Trennung in Zoosporangien und Gametangien durchgeführt erscheint.

Fasst man daher die Hologamie nur als eine verspätete Reaktionsform zwischen sexuell entgegengesetzt determinierten, von den Zoosporen stammenden Individuen auf — wobei die geschlechtliche Determinierung entweder genotypisch oder phänotypisch sein kann — so folgt daraus, dass das primäre Fortpflanzungsorgan das zystäre Zoosporangium ist, und dass auf einer bestimmten phylogenetischen Stufe nur dieses Organ als Homologon der Flagellatenzyste ausgeprägt ist. Eine Notwendigkeit, auf dieser Stufe schon eine Organdifferenzierung in Zoosporangien und in, dem Zoosporangium homologe Gametangien anzunehmen, besteht somit nicht. Die Sexualorgane der *Lagenidiales* täuschen die Anwesenheit von echten Gametangien vor, weil die hologam miteinander reagierenden Gamonten coenozytisch, d. h. mehrkernig sind. Es ergibt sich weiters daraus, dass selbst ein zytologischer Status nicht ausreicht, um die organophyletische Natur eines bestimmten Organgebildes eindeutig zu identifizieren. Durch nachträgliche Vorrichtungen, die den Sexualakt („Plasmogamie, Kernpaarung usw.) sichern, kann eine äusserliche Ähnlichkeit mit den typischen Gametangien hervorgerufen werden; es handelt sich um eine funktionelle und formale Konvergenz, aber nicht um eine organophyletisch begründete Homologie. Und das trifft eben bei den *Lagenidiales* zu.

Im einfachsten Falle geht die Plasmogamie, die den Sexualakt einleitet, in der Weise vor sich, dass die Membranen der beiden Gamonten an der gemeinsamen Berührungsstelle sich auflösen und so der Übertritt des männlichen Gamonteninhaltes in den weiblichen Partner erfolgt. Oder aber das männliche Gamontensegment treibt einen Kopulationsschlauch in das weibliche Segment hinein, wodurch der Übertritt des Protoplasmas gesicherter erscheint. Diesen Vorgang, den man deskriptiv als Siphonogamie bezeichnen kann, trat uns schon im Typus von *Zygorhizidium* entgegen, bei dem der Sexualakt ebenfalls eine Hologamie ist. Da zystäre Zellzustände, eben wegen ihrer Homologie mit den Zysten, die Fähigkeit der Schlauchbildung besitzen, ist die Siphonogamie nur eine spezifische Anwendung eines Bildungsvermögens, das sonst anderen Aufgaben dient.

Der befruchtete weibliche Gamont wird sodann zur Coenozygote, die sich innerhalb der Segmentmembran abrundet und mit einer eigenen dicken Membran umgibt. Diese reife Zygote oder Dauer-spore zeigt in Entstehungsweise und Aussehen noch deutlich den Charakter einer Dauerzygote der Flagellaten. Sie unterscheidet sich nur dadurch, dass sie von Anfang an mehrkernig ist. Ob diese Kerne Paarkerne oder Synkaryen sind, wann die Reduktionsteilung erfolgt, und wie der Keimungsprozess abläuft, ist alles nicht genau bekannt.

Nur für *Lagenidium Rabenhorstii* ist durch Ivimey Cook (1935) bekannt, dass die Dauerspore mit einer grossen, kugeligen Keimzospore auskeimt, was durchaus mit dem Charakter der Dauerspore als einer Zygote in Übereinstimmung steht.

Und nun zur Reihe *Saprolegniales* → *Peronosporales*. So wie in der Klasse der Archimyzeten die *Blastocladales* und die *Monoblepharidales* die höchste Stufe sowohl in der Entfaltung des trophischen Myzels als auch in der weitgehenden Differenzierung der Fortpflanzungsorgane vorstellen, so innerhalb der Phycomyzeten die zwei oben erwähnten Ordnungen. Das reich entfaltete, teils saprophytisch, teils entophytisch lebende Myzel ist primär coenozytisch, es wird aber später bei den Peronosporazeen durch Querwände septiert. Es ist reich verzweigt und zeigt je nach Inanspruchnahme eine Differenzierung in morphologisch erkennbare Teile, wie Rhizoidbildung, Haustorienbildung, Zoosporangien- bzw. Konidienträger u. dgl. Die Entstehung eines solchen reich gegliederten Myzeliums, welches in der Ontogenese quantitativ prävaliert, kann man sich leicht aus einer Wachstumssteigerung und physiologischen Differenzierung des Pilzkörpers, wie wir ihn bei den *Lagenidiales* kennen lernten, entstanden denken, ohne dabei die Vorstellung daran zu knüpfen, dass die *Saprolegniales* die direkte Entfaltungsfolge der ersteren vorstellen.

Auch die terminale oder laterale Entstehung der Zoosporangien erscheint nach Lage der Myzelausbildung verständlich. Die Anlagen der Zoosporangien sind, entsprechend dem coenozytischen Charakter der Myzelien, mehrkernig, mit einem grossen zentralen Saft Raum versehen, die Schwärmeranlagen werden durch Plasmotomie, in ebensolcher Anzahl wie Kerne vorhanden, abgegrenzt. Durch Kontraktion wandeln sie sich, entoangial, in die dikonten Schwärmer, deren Bau und Struktur bereits besprochen wurde. Bei den Pythiazeen erfolgt die Ausreifung der Schwärmer ektoangial, ein Verhalten also, das uns von den Lagenidialen her bekannt ist und hier noch beibehalten wird. Sonst öffnen sich die Zoosporangien apikal und entlassen die Zoosporen ins umgebende Wasser. Als eine besondere Anpassungserscheinung wandeln sich die Zoosporangien der Peronosporazeen in „Konidien“ um, d. h. die Zoosporangien fallen durch präformierte Ablösevorrichtungen von dem in höheren Landpflanzen wachsenden Myzelium ab und werden durch Wind und Wasser verbreitet. Sie keimen erst bei Anwesenheit liquiden Wassers aus und zwar primär durch Entlassung der entoangial erzeugten Schwärmer oder sekundär, in weiterer Anpassung an das relativ trockenere Milieu, durch einen Keim- und Penetrationsschlauch zugleich. Die Entfaltungsanlage der endotroph lebenden Archi- und Phycomyzeten, ihren Sporangieninhalt durch den Wirt mittels eines Entleerungsschlauches in das umgebende Wasser zu entleeren, kommt hier, in Anpassung an eine geänderte Umweltssituation, neu zur Entfaltung und

dient dem Befall der landbewohnenden Wirtspflanzen. Die Eroberung einer neuen Umwelt ist somit nur dann möglich, wenn im Erbtypus Anlagen vorhanden sind, die bei der Auseinandersetzung mit den neuen ökologischen Bedingtheiten im Wege einer anpassungsmässigen Reaktion ausgelöst bzw. modifiziert werden können.

Das meiste Interesse beansprucht die organogenetische Analyse der Geschlechtsorgane. Das junge „Oogonium“ wird als apikale Erweiterung eines Hyphenastes angelegt, mit welchem es anfangs in offener Verbindung steht. Das periphere, coenozytische Protoplasma umschliesst einen grösseren Saft Raum, der für die Fortpflanzungsorgane dieser Pilzreihe charakteristisch ist. Wenig später wird die Oogonanlage durch eine Querwand von der Traghyphye abgegrenzt und nun gehen in ihr die Reifungsprozesse vor sich. Dazu gehört zunächst eine meist simultan erfolgende Vermehrung der vorhandenen Kerne auf mitotischem Wege, ein Vorgang, der zunächst wohl im Sinne einer quantitativen Korrelation zwischen dem an Volumen und an Masse zunehmenden Oogonium und der Gesamtmasse der Kernsubstanz zu deuten ist. Es ist gewissermassen noch die vegetative Wachstumszone der Oogonanlage, bevor die sexuelle Umstimmung, die Sexualisierung der Kerne, erfolgt.

Im zytoplasmatischen Wandbelag der Oogonanlage, der mit zunehmendem Alter derselben an Dicke abnimmt, befinden sich somit zahlreiche Kerne, von denen einige jedoch zu degenerieren beginnen. Wenn die Abnahme der Wandbelagdicke den Höhepunkt erreicht hat, machen die inzwischen bedeutend grösser gewordenen Kerne eine einmalige, synchrone Teilung durch. Der grösste Teil der so entstandenen Kerne geht zugrunde, es bleiben nur die heranwachsenden Eikerne übrig, um die herum sich je eine Protoplasamasse — je nach der Anzahl der gebildeten Eizellen — kontrahiert. Auf diese Weise kommt es zur Individualisierung der Eier, die kugelige Gestalt annehmen und nicht das ganze Lumen der Oogonhülle ausfüllen. Die Eier sind im reifen Zustand stets einkernig, ein Zustand, der sicher sekundär, aus dem coenozytischen Zustand des Oogonplasmas durch Degeneration der überzähligen Oogonkerne erworben wurde. Eine charakteristische Eigentümlichkeit der Eier ist die Differenzierung ihres Plasmas in eine dichtere Randzone, in welcher sich die überzähligen, allmählich in Degeneration übergehenden Kerne befinden, und in ein vakuoliertes Zentralplasma, in dessen Mitte sich der stark vergrösserte Eikern befindet. In der Grenzfläche zwischen diesen beiden Plasmazonen wird bei der Befruchtung eine Membran ausgeschieden, welche an Mächtigkeit zunimmt und die befruchteten Oosporen innerhalb der Oogoniumhülle umgibt.

Im wesentlichen spielen sich die Reifungsprozesse bei der Individualisierung der Eizellen überall in der gleichen Weise ab, nur mit

dem Unterschiede, dass alsbald eine Reduktion der Eierzahl stattfindet, so dass bei vielen Gattungen im Oogonium nur je eine Eizelle, bzw. Oospore, zur Ausreifung gelangt. In diesem Falle füllt sie den grössten Teil des Lumens der Oogonhülle aus, ohne jedoch mit der Oogoniumwand zu verschmelzen. Die Eizellen liegen immer frei darin.

Das „Antheridium“ ist ein dünner Myzelschlauch, der sich an die Wand des Oogoniums anlegt. Es ist ebenfalls coenozytisch und die Kerne können vor dem Befruchtungsakt noch eine Teilung erfahren, doch tritt trotzdem nur ein Kern davon in die Eizelle. Der Transport des Antheridialkernes geschieht vermittels eines Kopulationsschlauches, der durch die Wand des Oogoniums an präformierten Stellen durchdringt und der Eizelle zuwächst. Durch Auflösung der Membran gelangt der männliche Kern in das Eiplasma, wandert zum Eikern hin, die Karyogamie findet jedoch, wie meistens bei Pilzen, erst später statt.

Die befruchtete Oospore macht eine Ruheperiode durch; bei der Keimung treibt sie einen Keimschlauch aus, der Inhalt desselben wandelt sich in ein Zoosporangium um. Die Schwärmer treten durch eine apikale Öffnung des Sporangienschlauches ins Wasser aus.

Die geschilderten Vorgänge liessen zunächst die Vorstellung zu, dass es sich beim „Oogonium“ und „Antheridium“ der *Saprolegniales* — *Peronosporales* um amerogone Gametangien, d. h. um Gametangien, welche sekundär die Fähigkeiten der Individualisierung ihrer beweglichen Gametenzellen eingebüsst hätten, handeln würde. Dies erscheint bei Organismen, wie gerade den Saprolegniazeen, die doch typisch submers im Wasser leben, unmotiviert, zumal ja die Zoosporangien, die am selben Myzelium und im gleichen Milieu gebildet werden, normale begeisselte Schwärmer erzeugen. Ein Verlust der primär begeisselten Fortpflanzungszellen wäre nur dann verständlich, wenn es sich um Organismen handelte, die sich an das Landleben angepasst haben und somit gezwungen sind, ihre Keime durch die Luft zu verbreiten, bzw. den Sexualakt, unabhängig vom liquiden Wasser, durch besondere Organvorrichtungen zu sichern. Dies alles trifft aber bei den wasserbewohnenden Saprolegniazeen nicht zu. Bei der Prüfung eines Organtypus muss stets auch der ökologische Faktor mit in Rechnung gezogen werden, um die Organogenese richtig zu begreifen. Nun sind aber gerade die Organe der Fortpflanzung in ihrer morphologischen Gestaltung und funktionsbedingten Struktur ausserordentlich stationär, da bei ihnen die Notwendigkeit, sich mit den Impulsen der Aussenwelt auseinanderzusetzen, in hohem Grade wegfällt. Man denke da nur als Analogiemoment an die ausserordentliche Konstanz der Blüte und ihrer Organe, unabhängig davon, wie die vegetative Pflanze an die Umwelt „angepasst“ sein mag! Um konkret zu sprechen: ein siphonogamer Befruchtungsprozess, wie er uns bei den Saprolegniazeen entgegentritt, erschiene uns bei Pilzen, die das trockenere Land erobert haben, funk-

tionsentsprechend, bei einer Pilzgruppe aber, deren Ontogenese sich im Wasser abrollt, erscheint er uns, ökologisch betrachtet, unmotiviert, weil die Veranlassung hiezu fehlt. Es kann sich daher nur um einen orthogenetisch diktierten Gestaltungsablauf handeln, der im Erbtypus des Vorfahrenzentrums begründet ist.

Als Vergleichsmoment dürfen wir daher an den Gestaltungs- und Organisationstypus der *Lagenidiales* zurückgreifen, als den einzigen Typus unter den Phycomyzeten, bei welchem wir — möglicherweise als Ausdruck eines bestehenden Verwandtschaftsbandes — Ähnliches, Vergleichbares finden. Wir haben dort festgestellt, dass die Sexualorgane nicht Gametangien, sondern coenozytischen, durch eine Querwand abgesonderten Teilen des Thallus entsprechen, also Gamonten homolog sind. In Verfolgung dieses Organtypus haben sich die Geschlechtsorgane der *Saprolegniales* organographisch als distinkte Organgebilde ausdifferenziert, entsprechend der weiter gediehenen Arbeitsteilung im Myzelkörper. Sie werden aber, sowohl die „Oogonien“ als die „Antheridien“ zunächst als coenozytische Abschnitte von Myzelästen angelegt. Die Antheridien beharren bis zum Schluss ihrer Entwicklung in diesem Zustand. In den Oogonien findet eine sekundäre Differenzierung in der Weise statt, dass der Inhalt, unter Preisgabe der grössten Zahl der vorhandenen Kerne, sich in eine geringe Anzahl von Teilzellen aufteilt, die infolge einer physiologischen Umstimmung sich in „Eizellen“ verwandeln. Der Gamontenabschnitt (deskriptiv als „Oogonanlage“ bezeichnet) zerfällt also in eine Anzahl von Teilcoenozytien, die sekundär einkernig werden und somit, in vestigie, die Form eines einkernigen Teilgamonten annehmen. Daraus geht ein Organ hervor, das eine konvergente Ähnlichkeit mit einem typischen, d. h. aus einer Vermehrungszyste (Zoosporangium) hervorgegangenen Gametangium mit sekundärer Differenzierung unbeweglicher weiblicher Gametenzellen (Eizellen) zeigt. Dieser Differenzierungsvorgang, der zur Ausprägung unbeweglicher Eizellen führt, ist unabhängig von äusseren Einflüssen und liegt in der „Zweckmässigkeit“ begründet, die Eizellen vom Anfang an mit einer entsprechend grösseren Menge von Plasma und Reservestoffen für die darauffolgende embryonale Entwicklung auszustatten. Diese „innere“ Notwendigkeit führt an den verschiedensten Stellen im Organismensystem zu einer analogen konvergenten Ausprägung des weiblichen Geschlechtsapparates. Das Ausgangsmaterial dazu kann natürlich in jedem Einzelfall recht verschieden sein. Das „Oogonium“ der *Saprolegniales* können wir daher als einen coenozytischen Gamonten auffassen, der am reich entwickelten Myzel abgegliedert wird und auf Grund einer inneren physiologischen Umstimmung — ähnlich wie bei den *Lagenidiales* — sexuelle Funktion annimmt. Die übliche Auffassung, dass dieses „Oogon“ ein modifiziertes weibliches „Gametangium“ sei, zwingt uns die Vorstellung auf, dass

die Mehreigigkeit primär sein müsse. Dies würde im Falle eines Gametangiums auch tatsächlich zutreffen, wie wir dies im Bereiche der Algen wiederholt feststellen können. Unsere Interpretation des „Oogons“ der Saprolegniazeen veranlasste uns, in diesem konkreten Falle gerade das Umgekehrte anzunehmen. Es ist wahrscheinlicher, dass die eineiigen „Oogonien“ dem primären „Gamontenzustand“ entsprechen und dass nachträglich, im Sinne einer wirksameren Sicherung der Reproduktion und Vermehrung, der „Gamont“ in eine grössere Anzahl von als „Eier“ funktionierenden Teilstücken zerteilt wurde, was ja bei der coenozytischen Zellstruktur dieser Organismen stets möglich ist.

Mit diesen Darlegungen soll gezeigt werden, dass die Sexualorgane der höheren Phycomyzeten eine eigene Herkunft haben, die verschieden ist von jener, die wir bei den hochorganisierten Archimyzeten (*Blastocladiales*, *Monoblepharidales*) verfolgen konnten. Bei diesen liegen typische Gametangien vor, d. h. Organe, die den Zoosporangien homolog sind und durch eine sekundär eingetretene Umstimmung morphologisch und physiologisch zu Gametangien umgeprägt wurden. Eine analoge organogenetische Entwicklung lässt sich im Bereiche der Algen bei den verschiedensten Gestaltungsreihen genau verfolgen. Die Phycomyzeten nehmen in diesem Punkte insofern eine Sonderstellung ein, als ihre Geschlechtsorgane einen anderen Ursprung haben, der uns berechtigt, sie nicht mit den Gametangien der Archimyzeten und per analogiam auch der Algen, zu homologisieren. Ein Grund mehr, um von der „Ableitung“ der Phycomyzeten von den Algen abzurücken.

Und schliesslich noch etwas. Die Siphonogamie bei den *Saprolegniales* und *Peronosporales* haben wir zu dem ähnlichen Vorgang, der sich schon bei den *Lagenidiales* ausgebildet hat, in Beziehung gebracht, d. h. dieser gibt uns eine Vorstellung, warum die Befruchtung bei den Saprolegniazeen trotz ihrer submersen Lebensweise durch Vermittlung eines Befruchtungsschlauches erfolgt. Bei den *Peronosporales*, die sich vom liquiden Wasser schon weitgehend emanzipiert und an die endobiotische Lebensweise in Organen höherer Landpflanzen „angepasst“ haben, wäre die Siphonogamie noch eher verständlich, als eine Vorrichtung, die die Befruchtung ausserhalb des Wassers sichert. Im Sinne dieser „Anpassung“ wird daher auch im allgemeinen dieser Befruchtungsmodus bei den *Peronosporales* aufgefasst. Bei der ausserordentlichen Form- und Funktionsbeständigkeit der Fortpflanzungsorgane, die ja im Erbtypus verankert ist, erscheint eine solche „Interpretierung“ als nicht sehr kritisch. Wir glauben vielmehr, dass der Typus der *Peronosporales* nur deshalb „befähigt“ war, sich diese Umwelt untertan zu machen und sich in dieser, auch fortpflanzungsmässig, zu behaupten, weil die Sexualorgane und der siphonogame Prozess

von Haus aus günstige Voraussetzungen für das Fortkommen im neuen Milieu schufen. Organismen, die primär mit einem siphonogamen Befruchtungsapparat versehen sind, können ihre Befruchtung auch ausserhalb des liquiden Wassers vollziehen, daher waren sie a priori geeignet, sich einen vom Wasser unabhängigen Lebensraum zu erobern, sich in diesem zu erhalten und fortzupflanzen.

Es liegt somit keine organophyletische Veranlassung vor, in der Siphonogamie der *Peronosporales* eine „Anpassung“ an das Milieu zu erblicken. Die einzige Erscheinung, die wir bei diesen Pilzen als eine sinngemässe Modifikation auffassen können, ist das Abwerfen der Zoosporangien, ihre Verbreitung durch die Luft und ihre Auskeimung durch begeisselte Schwärmer, wenn sie mit liquidem Wasser in Berührung kommen, kurz jener Wandlung, die man deskriptiv mit dem Ausdruck Konidienbildung bezeichnet. Es leuchtet durchaus ein, dass Zoosporangien, die an Trägern in der Luft erzeugt werden, ihre Schwärmer in diesem Raum nicht zweckentsprechend entlassen können, da ja zum „Schwimmen“ Wasser gehört. Die Sinngemässheit der „Konidienbildung“ liegt folglich darin, dass die „Konidie“ als ganzes abfällt und erst dann auskeimt, wenn sie mit Wasser wieder in Berührung kommt. Insofern kann man wohl von einer „Anpassung“ sprechen. Andererseits zeigt aber gerade die Notwendigkeit des Vorhandenseins von Wasser und die Art der Auskeimung vermittelt begeisselter Schwärmer, dass sich am organophyletisch fixierten Typus dieses Organs nicht das geringste geändert hat. Die Konidie bleibt in der inneren Struktur und in der legitimen Funktionsweise ein Zoosporangium. Und selbst die weitere Verwandlungsstufe, nämlich der Auskeimungsmodus durch einen Keimschlauch, ist keine anpassungsbedingte „Neuerwerbung“, da wir gesehen haben, dass die Fähigkeit der Austreibung eines Entleerungs-(Keim-)Schlauches schon bei den niedrigsten Archi- und Phycomyzeten vorhanden ist. Diese Entfaltungsfähigkeit wird nun neuerdings mobilisiert und in den Dienst der Konidienauskeimung und zugleich der Rückinfektion eines Wirtes gestellt. Hier treten die sinngemässen Beziehungen zwischen der Morphologie des Zoosporangiums und der Lebensweise des Pilzes klar hervor und man kann in der Ausprägung der Konidie ein anpassungsmässiges Korrelat erblicken. —

Nach Besprechung der Pilztypen, deren Zellkörper auf die Zyste der Flagellaten zurückzuführen ist, bleiben noch zwei Gestaltungstypen übrig, die einer entwicklungsgeschichtlichen Analyse unterzogen werden sollen. Gemeint sind damit die Myxomyzeten und die Plasmodiophoreen, deren Schwärmerbau bereits im ersten Abschnitt vorweggenommen wurde.

Das Schicksal der Myxomyzeten bezüglich ihrer systematischen Einordnung ist ein sehr abwechslungsreiches. Wenn hier diese Orga-

nismen im Zusammenhang mit den Pilzen behandelt werden, so liegt der Grund darin, dass ihr Ursprung aus heterotrophen Flagellaten, möglicherweise aus der Gruppe der Monadinen, sehr wahrscheinlich ist, weshalb keine Veranlassung vorliegt, sie als eine selbständige Gruppe (*Myxophyta*, *Myxothallophyta*) zu betrachten. Die verschiedene Lebensweise und die damit im Zusammenhang stehende Art der Sporenbildung und Sporenverbreitung nähern sie dem biologischen Typus der Pilze. Dies und die Tatsache, dass die Myxomyzeten mit gewissen Archimyzeten ein gemeinsames Ursprungszentrum haben, berechtigt uns, sie im Zusammenhang mit den niederen Pilzen zu behandeln. Der Gestaltungstypus der Schleimpilze ist zwar von allen anderen Pilzreihen verschieden, er stellt einen eigenartigen Sonderfall dar. Wie er aufzufassen ist, soll hier kurz besprochen werden.

Die vielfach noch durch Längsspaltung teilungsfähigen und somit noch Flagellatencharakter besitzenden Schwärmer (Myxoflagellaten) nehmen nach einer selbständigen, monadoiden Phase eine isogame Kopulation vor und liefern die Zygote. Diese kann, was ebenfalls mit dem Organisationstypus der Flagellaten übereinstimmt, ein Zystenstadium durchlaufen, geht aber meist in das Amöbenstadium über und liefert so die Amöbozygote (diploide Myxamöbe). Zwischen der Gametenkopulation und der Bildung einer Dauerzygote (Spore) ist in der ontogenetischen Entwicklung ein synzytiales Stadium eingeschaltet, welches zeitlich in die Ausbildung des Plasmodiums (Fusionsplasmodiums) und des Sporophors (Sporenträger) zerfällt. Plasmodium und Sporophor sind jene beiden Phasen, welche makroskopisch stärker in Erscheinung treten und die Myxomyzeten als „landbewohnende“ Organismen kennzeichnen. Speziell der Sporophor zeichnet sich durch Differenzierung in fertile Teile (Sporen) und sterile Gerüsteinrichtungen (Kapillitium) aus, was dem Myxomyzetenkörper den Charakter einer an das Landleben angepassten, heterotrophen Organismengruppe verleiht und somit von „pilzartiger“ Gestaltung und Lebensweise erscheint. Diese interpolierte, diploide Gestaltungsphase zeigt deutliche Anpassungen an die gewählte Umwelt und weist eine reiche Gestaltungsgliederung auf, die sich in den zahlreich unterscheidbaren Gattungs- und Artentypen ausdrückt.

Am Schlusse dieser makroskopischen Entfaltungsphase zerfällt der synzytial aufgebaute Körper in die einzelnen einkernigen Zygoteinheiten, aus denen er sich zu Beginn der Ontogenese aufgebaut hat, ein Vorgang, der in üblicher Weise als „Sporenbildung“ bezeichnet wird; das Organ, in welchem diese Desaggregation sich vollzieht, wird gewöhnlich „Sporangium“ genannt. Wir nannten ihn richtiger Sporophor. Die Sporen sind, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, verspätet zur Latenzreife und Individualisierung gelangende Zygoten; daher spielt sich in ihnen die Reduktionsteilung ab, also an dem hiefür „zu-

ständigen“ Ort der Ontogenese, und liefert im Anschluss daran die Keimschwärmer. Die Zygote ist somit Dauerspore und Zoosporangium zugleich, ganz so, wie es bei den freilebenden Flagellaten der Fall ist. Die aus der „Spore“ austretenden Schwärmer behalten ihre monadoide Gestalt bei oder wandeln sich in Amöben (Myxamöben bzw. haploide Myxamöben) um. Mit der neuerlichen Kopulation dieser haploiden Schwärmer ist der ontogenetische Kreislauf der Myxomyzeten neuerdings geschlossen.

Aus diesem Entwicklungsschema folgt, dass die erbtypischen und gestaltungstypischen Ähnlichkeiten der Myxomyzeten mit den Flagellaten (namentlich den Monadinen) grösser sind als mit den primitiven Archimyzeten. Vor allem fehlt bei den Myxomyzeten ein vegetatives Stadium zystären Charakters, der Schleimpilzkörper setzt sich aus monadoiden (amöboiden) Elementen zusammen, die synzytial das eigenbewegliche Plasmodium und den für die anemochore Verbreitung eingerichteten Sporophor aufbauen. Das einzige Zystenstadium in der Ontogenese der Schleimpilze wird durch die „Spore“ repräsentiert, die vollkommen einer sexuellen Flagellatenzyste, einer Zygote, homolog ist. So besehen mag die Behandlung der Myxomyzeten im Rahmen der übrigen Pilze nicht ungerechtfertigt erscheinen, wenn man ihnen eine ähnliche, selbständige Rangordnung wie den Archimyzeten, Phycomyzeten, Zygomyzeten usw. zuteilt. Phylogenetisch betrachtet stellen die Schleimpilze einen sehr ursprünglichen Erbtypus vor; in morphologischer Beziehung dagegen stehen sie, sowohl gestaltlich als auch ökologisch, auf einem Organisationsniveau, das höher als das von den Flagellaten aber auch höher als das von den ursprünglichen Archimyzeten erreichte, zu werten ist. Eine Einbeziehung der Myxomyzeten in das System der niederen Tiere erscheint wohl recht gezwungen. Die Tendenz zur amöboiden Körperversänderung bei den Flagellaten ist eine recht verbreitete, auch die Bildung von plasmodienartigen Zellaggregaten tritt an verschiedenen Stellen des Flagellatensystems in Erscheinung. Damit soll gesagt sein, dass diese beiden Gestaltungspotenzen schon gegeben sind und dass sie im Laufe der Stammesgeschichte zur Gestaltung bestimmter Organismontypen Verwertung finden konnten. Dass die Amöboidie zur Ausprägung einer übrigens recht heterogenen Protozoengruppe, der Rhizopoden, geführt hat, ist daher selbstverständlich. Es erscheint aber etwas gekünstelt, die Myxomyzeten ausgerechnet mit den phylogenetisch so uneinheitlichen Rhizopoden in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen, zumal man von den allerwenigsten sogenannten „Rhizopoden“ begeiselte Stadien kennt. Mithin fehlt gerade das ausschlaggebendste Vergleichsmerkmal und alle in dieser Richtung angestellten Spekulationen haben keinen anderen Wert als den „gefühlsmässiger“ Vermutung.

Und was schliesslich die Plasmodiophoreen anbelangt, so ist ihre systematische Stellung immer noch nicht klargestellt. Über die Bedeutung ihres Schwärmerbaues für diese Frage wurde schon weiter oben gesprochen. Was nun den Gestaltungstypus anbelangt, so erinnern wir an jene, ebenfalls schon erwähnte Entfaltungstendenz der Flagellaten, die darin besteht, dass durch multiple Kernteilung, die nicht von synchronen Plasmateilungen begleitet sind, mehrkernige, coenozytische Zellkörper entstehen, die man kurz als Plasmodien kennzeichnen kann. Die gleiche Tendenz kommt übrigens auch bei den Archi- und Phycomyzeten zum Ausdruck. Diese „Plasmodien“ haben jedoch eine ganz andere Entstehungsweise als die Fusionsplasmodien der Myxomyzeten, was, zusammen mit den Unterschieden im Schwärmerbau, zu der Annahme berechtigt, Myxomyzeten und Plasmodiophoreen auseinander zu halten.

Zieht man weiterhin die endozytäre Lebensweise der Plasmodiophoreen in Erwägung, so kann diese eine der Ursachen dafür sein, dass die aufeinanderfolgenden Zellteilungen des Initialindividuums aus räumlichen Gründen unterdrückt werden und nur die Kernteilungen normal ablaufen. Natürlich müssen auch noch andere, zellphysiologische Faktoren am Werke sein, um diesen coenozytischen Gestaltungstypus auszulösen; denn sicherlich handelt es sich um eine orthogenetisch ablaufende Auslösung einer im Flagellatenreiche bereits vorhandenen Gestaltungstendenz. Auch in diesem Falle sind also die erbtypischen Potenzen das Primäre, der Gestaltungsablauf das Sekundäre, Bedingte, Ausgelöste.

Was nun den Typus der Plasmodiophoreen besonders kennzeichnet, ist der Umstand, dass ihr endozytisch zur Entwicklung kommender vegetativer Körper nackt ist. Dieser hat daher das Aussehen eines Plasmodiums, welches erst bei der Sporenreife in die einzelnen Energidien zerfällt, die als Sporen individualisiert werden. In diesem Falle kann man von einem hüllenlosen Sporangium sprechen, das zumeist in Gestalt eines Sporenhaufens, oder wenn mehrere ursprüngliche Individuen in eine Wirtszelle eingedrungen waren, in Gestalt eines Sporangiensorus erscheint. Die coenozytische Struktur des Plasmodiophoreenkörpers kommt übrigens auch darin zum Ausdruck, dass er sich noch vor der eigentlichen Sporenbildung fakultativ in einkernige Teilstücke aufteilen kann, die sich mit einer eigenen Hülle umgeben und so zu Mikrozysten werden.

Die Plasmodiophoreen stellen einen Gestaltungstypus vor, dessen Hauptcharakteristikum im coenozytischen Plasmodium liegt. Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zu flagellatenartigen Organismen sind offenkundig; auch mit den Archimyzeten weisen sie Ähnlichkeiten auf, die jedoch auf blosser Konvergenz beruhen, da der Schwärmerbau mit dem der Archimyzeten nicht übereinstimmt. Man könnte

da noch an die primitiven Phycomzeten denken, bei denen ja der vegetative Zellkörper auch vom Anfang an coenozytisch ist, freilich von zystärem Charakter. Letzteres Merkmal lässt sich beim vegetativen Zellkörper der Plasmodiophoreen nicht nachweisen, nicht etwa deswegen, weil er keine Membran besitzt, sondern deswegen, weil wie bei Flagellaten und Amöben der mehrkernige Zustand in der vegetativen Phase der Ontogenese fixiert ist. Dies und der verschiedene Schwärmerbau verbietet daher, eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft mit den Phycomyzeten anzunehmen. Richtiger erscheint es daher, die Plasmodiophoreen als eine selbständige systematische Einheit innerhalb des Pilzsystemes aufzustellen, weil weder mit den Myxomyzeten einerseits, noch mit den Archi- und Phycomyzeten anderseits erbtypisch begründete Beziehungen aufzudecken sind. Und wenn solche Beziehungen nicht zu erkennen sind, so erscheint es in diesem und allen anderen Fällen zweckmässiger, zu trennen, als Organismengruppen, die in sich, in ihrem Gestaltungstypus wie in ihren Beziehungen zu Flagellaten, geschlossen und natürlich erscheinen, in eine unnatürliche Verwandtschaft einzuzwängen. Es nützt alles nichts, die „Pilze“ sind eben polyphyletischen Ursprungs und dieser Tatsache muss sowohl vom Morphologen als auch vom Systematiker Rechnung getragen werden. Die Systeme, die wir aufstellen, und wenn sie uns noch so natürlich erscheinen, sind Notbehelfe, Hilfskonstruktionen, damit wir uns in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auskennen. Die Organismen, die wir in unsere systematische Schemata einreihen, sind da, leider, oft anderer Meinung! Wir müssen sie daher besser verstehen lernen und das ist nur im Wege einer auf breiter Basis durchgeführten vergleichenden Entwicklungsgeschichte möglich. Verlassen wir uns bloss auf die Form, so sind wir stets der Gefahr von Irrtümern ausgesetzt. Erst die Analyse der Gestalt und ihres Werdeganges schafft eine sichere Basis. Ganz sicher ist natürlich auch diese nicht, denn der Gestaltungsprozess ist ein historischer Vorgang und für die Rekonstruktion dieser Geschichte fehlen uns immer wieder wichtige Urkunden. Auch die vorangegangenen Darlegungen krankten an diesem primären Übel; sie sind nur ein Versuch, neue Gesichtspunkte in einen alten Fragenkomplex zu bringen. Soweit es sich um Pilztypen handelt, die noch Schwärmer besitzen, ist die Behandlung dieser Fragen noch verhältnismässig leicht, weil da der Ursprung ermittelt oder wenigstens vermutet werden kann. Schwierig ist es dagegen, Herkunft und Gestaltung der schwärmerlosen Pilze zu ermitteln.

3. Weitere Gestaltungstypen primitiver Pilze.

Rückblickend auf das bisher Gesagte lassen sich folgende Grunderscheinungen im Gestaltungsgeschehen der niederen Pilze festlegen:

1. Der Körper („Mycelidium“, „Thallus“) der einfachen Archi- und Phycomyzeten entspricht entwicklungsgeschichtlich (organo-phyletisch) einer, der endo- oder epitrophen Lebensweise angepassten Flagellatenzyste, ist also einer solchen in stammesgeschichtlich-komparativem Sinne homolog. Während der Ontogenese macht ein solcher Körper zunächst eine vegetative (trophische) Phase durch, die gleitend in die reproduktive Phase übergeht. In der reproduktiven Phase verhält er sich in der gleichen Weise wie eine Vermehrungs- zyste der freilebenden Monaden, d. h. er erzeugt in der Folge multipler Kernteilungen und simultanen Zerfalles des Zytoplasten eine wechselnde Zahl begeisselter Keimzellen (Schwärmer, Zoosporen), welche der Verbreitung und der Reinfektion dienen.

2. Entsprechend dem von den Flagellaten übernommenen Vermögen der rhizopodialen Formveränderung und entsprechend der spezifischen Lebensweise der primitiven Pilze erlangen sie in ihrer trophischen Phase der Ontogenese die Fähigkeit, Absorptionssysteme in Form rhizopodialer, einfacher oder verzweigter Fortsätze auszubilden, die mit zunehmender Mächtigkeit sich mit einer eigenen Membran gegen das Wirtsplasma abgrenzen und auf osmotischem Wege die Nahrung dem sich entwickelnden Zoosporangium zuführen. In diesen Absorptionssystemen („Rhizomyzelien“) erkennt man einen Weg, der zur Entfaltung des vegetativen Myzels höherer Typen geführt haben kann. Ein zweiter Weg geht von der ernährungsphysiologisch bedingten Tendenz der Oberflächenvergrößerung des „zystären“ Thallus aus, indem er zunächst durch lokal begrenztes Wachstum lobige Fortsätze austreibt, die allmählich an Länge zunehmen und die Fähigkeit des gerichteten, endotropen Wachstums erlangen.

3. Im wesentlichen auf dieselbe Grunderscheinung des lokalisierten Längenwachstums geht die durch die endotrophe Lebensweise ausgelöste Fähigkeit der Ausbildung von Entleerungsschläuchen (-hälsen) an den Zoosporangien zurück, die im weiteren Entfaltungsprozess gleichfalls zur Entstehung von Myzelschläuchen mit vegetativen Funktionen und endotropem Wachstum führen können.

4. Die Ausbildung solcher Entleerungsschläuche an den reifen Zoosporangien erscheint uns als eine sinngemässe Entfaltungsmöglichkeit, welche die Entlassung der Schwärmer aus der aufgezehrten Wirtszelle direkt ins umgebende Wasser sichert. Sie stellt eine ökologisch-adaptiv bedingte Neuerwerbung der „Zyste“ dar, die bei den gleichfalls endotrophischen Monadineen noch fehlt. Die Entleerung der Schwärmer geht zunächst in gleicher Weise wie bei den Flagellatenzysten vor sich, d. h. nachdem sich der Inhalt des Zoosporangiums in die Keimzellen umgewandelt hat, treten diese durch den Entleerungshals entweder auf einmal oder nacheinander ins freie Wasser hinaus. Bemerkenswert ist die schon früh erkennbare Tendenz, die Schwärmer,

bevor sie noch ihre volle Aktivität erlangt haben, an die Mündung des Halses zu befördern, wo sie, von einer kugeligen Hüllblase umgeben, noch eine zeitlang verweilen, bis die Geisseln in Aktion treten und davonschwärmen. Eine Steigerung davon findet sich dort, wo der ganze Inhalt des Zoosporangiums, ungeteilt, als eine von einer dünnen Hülle, die wohl der Innenschicht der Zoosporangienwand entspricht, umgebene Blase an der Mündung des Entleerungshalses herausquillt. Hier erst vollzieht sich der plasmotome Zerfall in die Schwärmeranlagen und die Ausreifung der begeisselten Schwärmer, die durch Zerreißen oder Zerfließen der ektoangialen Hülle frei werden. Es ist damit jener Zustand erreicht, den wir schon im Vorangehenden als den des ektoangialen Zoosporangiums bezeichnet haben und im wesentlichen dem Keimungsprozess einer Zyste entspricht. Die gleichen Keimungsstufen stellen wir auch bei den „Dauersporen“ (= Zygoten) fest, die entweder durch einen Keimschlauch ihre Keimchwärmer entlassen, oder aber dadurch, dass zunächst ein ektoangiales Zoosporangium hervorgetrieben wird, in welchem erst die Bildung und Reifung der Keimchwärmer vor sich geht. Durch eine, meist apikale Öffnung in der ektoangialen Hülle werden die Schwärmer dann frei. Eine kausale Erklärung für die Verlegung des Zoosporangiums ausserhalb der ursprünglichen Zystenhülle kann derzeit nicht gegeben werden; wir registrieren sie hier als eine spezifische Eigentümlichkeit der niederen Pilze, im Hinblick auf spätere Erörterungen.

Für die Beurteilung des Gestaltungstypus der niederen Pilze, wie auch für ihre möglichen Beziehungen zu anderen Pilztypen ist noch die Lebensweise in Rechnung zu ziehen. Die Oplidieen, Synchronieen, Chytridieen sind Parasiten in oder an Algen, Pilzen, Pollenkörnern, in Wassertieren, in höheren Landpflanzen u. dgl., und sind somit „extrem angepasst“. Doch gibt es darunter auch Arten, die den betreffenden Wirt erst nach seinem Absterben „befallen“ und die somit als Saprophyten zu gelten haben. Mit der Erlangung dieser Ernährungsweise war in der weiteren Fortentwicklung der Pilzorganismen der Weg zur Besiedlung toter organischer Substrate eröffnet. Ein weiterer Zug im Entfaltungsprozess des Pilzreiches ist die zunehmende Emanzipierung vom liquiden Wasser, wodurch von Haus aus heterotrophe Organismen in die Lage versetzt wurden, sich die relativ trockenere Landumwelt untertan zu machen und im Zusammenhang damit adaptogene Umgestaltungen erfuhren, die man mit dieser sekundär erworbenen Lebensweise in Einklang bringen kann. Einige Beispiele mögen dies illustrieren.

Es sei zunächst auf den Typus von *Rhinosporidium* hingewiesen, einem einzelligen Organismus, der auf den Nasenschleimhäuten papillomatöse Wucherungen („Nasenpolypen“) hervorruft. Schon der Umstand, dass ein Organismus, der in seinem ontogenetischen Verhalten

einen bemerkenswerten Parallelismus mit den submers lebenden, mutmasslichen Ausgangstypen (etwa vom Olpidieentypus) aufweist, sich eine so extreme „Umwelt“ ausgesucht hat, ist von ökologischem Interesse. Dieser Umstand ist wohl auch die äussere Ursache für die widersprechenden Interpretierungen, die diesem Organismus zuteil wurden. Die jüngsten Stadien sind amöboid, umgeben sich aber bald mit einer Membran und liegen meist interzellulär im Bindegewebe, können aber auch phagozytiert in den Gewebszellen des Wirtes eingeschlossen sein. Die dickwandigen „Zysten“, die aus diesen Anfangsstadien hervorgehen, sind anfangs einkernig, so wie bei den Olpidieen, wachsen aber dann bis zu makroskopisch sichtbarer Grösse heran, wobei die Zystenwand an Dicke stark zunimmt. Bei Beendigung des Zystenwachstums erfolgen die multiplen Kernteilungen, die zur Bildung einer sehr grossen Anzahl von peripher gelagerten Kernen führen. Um jeden dieser Kerne verdichtet sich eine kleine Plasmaportion herum („Sporoblasten“), wodurch die Sporenanlagen entstehen. Letztere umgeben sich mit einer Membran und werden durch einen Porus in der Zystenwand entlassen.

Das Schema dieser Entwicklung weist zweifellos Ähnlichkeiten mit dem der Monadinen bzw. der Olpidieen auf; ein Unterschied liegt aber darin, dass bei *Rhinosporidium* keine beweglichen Schwärmzellen als Fortpflanzungskeime mehr gebildet werden, obwohl die Sporogenese im wesentlichen konform mit jener in den Zysten der Archimyceten verläuft, allerdings nur bis zur Schlussphase, in der bei den im Wasser submers lebenden Typen die Entfaltung des Geisselapparates vor sich geht. Dies ist im vorliegenden Falle unterdrückt, die Schwärmeranlage umgibt sich anstatt dessen vorher schon mit einer Membran und wird so zu einem, der passiven Verbreitung unterworfenen Gebilde: zur Spore.

Man kann sich veranlasst fühlen, in dieser Umwandlung einer aktiv beweglichen in eine passiv transportierte Keimzelle eine „Anpassung“ an das gewählte Milieu anzusehen. Diese Fragestellung muss jedoch genauer umrissen werden. Eine „Anpassung“ ist nur dann möglich, wenn der Organismus über die nötigen Reaktionspotenzen gegenüber der Umwelt verfügt, sie müssen im Erbtypus vorhanden sein, damit sie sich entwicklungsmechanisch und adaptiogenetisch „sinngemäss“ auswirken können. Da es sich im konkreten Beispiel um eine reaktive Umwandlung im Bereiche der sonst recht „konservativen“ Fortpflanzungssphäre handelt, so muss die Frage vorangestellt werden, ob den Keimzellen, erbtypisch betrachtet, die Voraussetzungen für eine solche, sowohl in morphologischer als auch in ökologischer Hinsicht, tiefgreifende Modifikation mitgegeben worden sind. Es ist bekannt, dass die freilebenden Flagellaten unter bestimmten Bedingungen ihre Eigenbeweglichkeit einstellen, den Geisselapparat ein-

schmelzen und sich, unter Abrundung ihres nunmehr entspannten Zellkörpers, mit einer Hülle umgeben können. Es ist dies der Vorgang der Mikrozystenbildung, der in analoger Form und in Beziehung zur spezifischen Lebensweise auch bei den Schwärmern der Archi- und Phycomyceten — so beim Festsetzen am Wirtsorganismus, bei der Diplanie usw. — wiederkehrt. In der monadoiden Phase der Ontogenese der niederen Pilze verhält sich somit der Schwärmer wie ein freilebender Flagellat und die Fähigkeit, sich zu enzystieren hat ihn wesentlich dazu befähigt, von der im Wasser freischwimmenden zur endobiotischen Lebensweise überzugehen.

Es ergibt sich daraus, dass bei *Rhinosporidium* die monadoide Phase noch um eine weitere Strecke abgekürzt ist, die Schwärmeranlagen — (oder, um in der Sprache der Zoologen zu sprechen, die Sporoblasten) — entfalten nicht mehr den lokomotorischen Apparat, wohl haben sie aber noch die überkommene Fähigkeit der Enzystierung (Mikrozystenbildung) beibehalten. Dieser Enzystierungsvorgang ist in der ontogenetischen Spanne noch weiter zurückverlegt als bei den wasserbewohnenden Archimyceten, er vollzieht sich noch innerhalb der Zyste und führt somit zur Ausprägung jener Fortpflanzungszellen, die mit dem generellen Ausdruck „Spore“ belegt werden. Dass solche Sporen überhaupt entstehen k o n n t e n liegt in der inhärenten Fähigkeit des Schwärmers sich zu enzystieren begründet. Und diese im Erbtypus verankerte Wandlungsmöglichkeit ermöglichte es dem in Frage stehenden Organismus, sich in einem Lebensraume zu behaupten und sich in diesem zu verbreiten, der ökologisch von dem der submers lebenden mutmasslichen Stammformen immerhin recht verschieden ist. In der üblichen Ausdrucksweise hiesse dies also, *Rhinosporidium* hat „in Anpassung“ an seine parasitäre Lebensweise im Gewebe eines höheren Landorganismus (Mensch) unbewegliche, behütete Sporen ausgebildet. Diese lamarkistische Diktion kann nicht gelten gelassen werden. Gewiss ist jede „Anpassung“ eine sinngemässe, koordinierte Reaktion des Organismus auf die reizphysiologischen Gegebenheiten seiner Umwelt, doch würde diese sinngemässe Auseinandersetzung mit der Umwelt niemals stattfinden können, wenn im Erbtypus nicht die „zweckmässigen“ Entfaltungspotenzen enthalten wären. Der Typus eines *Rhinosporidiums* hätte niemals als eine „bewusste“ Anpassung entstehen können, wenn er nicht gewissermassen mit dem entsprechenden, erblich festgelegten Rüstzeug an reaktiven Gestaltungspotenzen ausgestattet gewesen wäre. Nur deshalb konnte sich unser Organismus an einen so „extremen“ Standort „anpassen“. Dass für die Verbreitung und die Arterhaltung eines Organismus in einem solchen Lebensraum der Besitz von behüteten, also vor frühzeitiger Austrocknung geschützten Keimzellen günstig, „zweckmässig“ ist, leuchtet ohne

weiteres ein; viele Kommensalen und Parasiten der Luftwege des Menschen verhalten sich ebenso.

Vom organophyletischen Standpunkt aus ist das hier angeführte Beispiel deswegen hervorhebenswert, weil es zeigt, dass auch im Bereiche der Fortpflanzung morphologische Typuswandlungen, die ökologisch bedingt sind, sich abwickeln können. Für die späteren Betrachtungen in vorliegender Studie ist es wichtig hervorzuheben, dass wir hier einen Fall vor uns haben, in welchem der Übergang vom Organtypus des Zoosporangiums zum Organtypus des Sporangiums abzulesen ist. Zweifellos ist es, dass sich dieser Übergang nicht bloss an dieser Stelle des Pilzsystemes vollzogen hat und wenn hier der Fall von *Rhinosporidium* in entwicklungsgeschichtliche Beziehung zum Typus der Olpidieen gestellt wurde, so mögen daraus noch keine vorläufigen systematischen Konsequenzen gezogen werden, zumal über die Ontogenese und die Zytologie dieses Organismus noch zu wenig Sicheres bekannt ist. Jedenfalls aber gibt er uns eine gute Vorstellung, wie sich auf einer noch tieferen Organisationsstufe, die ungefähr dem Entwicklungsniveau der Olpidieen entsprechen dürfte, der Übergang vom Zoosporangium zum Sporangium vollziehen konnte.

Ein ähnliches Interesse beansprucht der Formtypus von *Coccidioides immitis*, dem Erreger granulomatöser Hautabszesse des Menschen, somit auch wieder einem tierischen Gewebsparasiten. Dank den neueren Untersuchungen von Ciferri und seinen Mitarbeitern wissen wir heute, dass dieser Organismus in seiner saprophytischen Phase ein zartes, verzweigtes, septiertes und coenozytisches Myzelium entwickelt (in künstlichen Kulturen) welches demjenigen der Cladochytrien nicht unähnlich ist. Ähnlich ist auch die Bildung interkalärer oder terminaler, einzeln oder seriat angeordneter, mit dicker Membran versehener „Chlamydosporen“. Diese keimen, ohne Bildung eines Keimschlauches, in der Regel im Wirtsorganismus aus, wobei ihr Inhalt in eine Anzahl von behäuteten Aplanosporen zerfällt. Diese sollen, nach Ciferri, unter Umständen miteinander kopulieren. Die „Chlamydosporen“, die wir somit als Aplanosporangien auffassen müssen, scheinen die Infektion der Menschenhaut zu vermitteln. Im Gewebe wird das Myzelium rasch resorbiert, sodass nur die Sporangien, als dickwandige „Zysten“ bezeichnet, in den Läsionen nachweisbar sind. Sie stellen die parasitische Phase in der Ontogenese dar.

Die Übereinstimmung mit dem Typus der Cladochytrien gestattet uns, die „Chlamydosporen“ bzw. „Zysten“ als die Abkömmlinge der Zoosporangien zu interpretieren, wobei, ähnlich wie bei *Rhinosporidium*, die monadoide Schwärmerphase unterdrückt ist. Wir stellen somit zum zweiten Male, an einer anderen Stelle und in einem anderen Niveau des Archimyzetensystems die reaktive Wandlung des Zoosporangiums in ein Sporangium fest. Ob eine Verwandtschaft zwischen den

Coccidioidiazeen und den Cladochytriazeeen wirklich besteht, ist, mangels an begeisselten Keimzellen bei den ersteren, mit absoluter Sicherheit nicht festzustellen. Es kann nur gesagt werden, dass der Entwicklungsgang und die Gestaltung der Coccidioidiazeen, die von Zoologen und Medizinern zu den Protozoen gerechnet wurden, mit dem Gestaltungstypus der Cladochytrieen übereinstimmende Ähnlichkeiten besitzen, weshalb ihre Einstellung in das Chytridieensystem nicht unberechtigt erscheint.

Als eine noch weitergehende „Anpassung“ an die Lebensweise in einem tierischen Wirtsorganismus und an die dadurch bedingte Verbreitungsweise der Sporen kann der nahestehende Typus von *Paracoccidioides brasiliensis* angeführt werden, der in Brasilien granulomatöse Läsionen beim Menschen verursacht. Auch bei diesem pathogenen Organismus konnte durch Ciferri und Redaelli eine saprophytische Myzelphase und eine parasitische Zystenphase ermittelt werden. Die Zysten entsprechen den vorerwähnten, interkalar am Myzel entstehenden „Chlamydosporen“ und sind wohl den Zoosporangien etwa vom Typus der Cladochytrieen vergleichbar. Anfangs einkernig, nimmt durch multiple Mitosen die Kernzahl mit dem Reiferwerden der Zysten zu. Die Kerne lagern sich peripher, ebenso das Zytoplasma, welches einen grossen zentralen Saft Raum umschliesst. Zum Unterschied von *Coccidioides* erfolgt aber hier nicht ein plasmotomer Zerfall in Sporenanlagen, sondern die Zyste treibt sterigmenartige Auswüchse an der ganzen Oberfläche der Zyste heraus, in die je ein Kern hineinwandert. Das distale Ende dieser Sterigmen schwillt gleichzeitig kugelig an, sodass die Zystenoberfläche mit kleinen, kugeligen „Exosporen“ besetzt erscheint. Dass das zystäre Zoosporangium die Fähigkeit des Austreibens von Entleerungsschläuchen besitzt, ist uns bereits bekannt. Hier findet ein reaktiver Funktionswechsel dieser Entleerungsschläuche derart statt, dass sie an Zahl vermehrt, nur je einen Kern als Äquivalent einer Sporenanlage durchlassen und die Sporen selber differenzieren sich in den kleinen Membransäckchen ausserhalb des Sporangiums. Erfahrungsgemäss ist man gewohnt, solche extrasporangial zur Ausbildung gelangenden Sporen als den Ausdruck einer weitgehenden Anpassung an die anemochore Sporenverbreitung aufzufassen. Da auch bei *Paracoccidioides* die Übertragung der Keime durch die Luft geschieht, erscheint es uns als durchaus sinngemäss, dass die Erzeugung der Sporen topographisch an die Oberfläche des Sporangiums verlegt wurde, wodurch ihre Erfassung durch die Luftströmungen wie überhaupt durch mechanische Mittel erleichtert wird. Während aber bei *Coccidioides* noch die ganzen Zysten, mit einer verhältnismässig geringen Anzahl von „Endosporen“ als Verbreitungs- und Übertragungskörper fungieren, sind es bei *Paracoccidioides* die einzelnen „Exosporen“ selber, die durch die Verbreitungs-

vehikel erfasst werden. Zweifellos eine ökologisch günstigere Konstellation, vom Standpunkt der „Erhaltung der Art“ aus. Was aber vom vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen und organogenetischen Standpunkt aus besonders hervorgehoben zu werden verdient, ist die Tatsache, dass schon bei einer relativ so tiefen Gestaltungsstufe des Pilzreiches exogene, anemochore Sporen ausdifferenziert worden sind, eine Erscheinung, die bei den höherorganisierten, landbewohnenden Pilzen (Zygomyzeten, Basidiomyzeten u. a.) zu einem hervorstechenden Merkmal ausgeprägt erscheint. —

Wir gehen nun zur Besprechung eines weiteren Gestaltungstypus im Bereiche der Archimyzeten über, der gewöhnlich in Fachkreisen vernachlässigt wird; es ist das von Sorokin beschriebene *Zygochytrium aurantiacum*, welches für die vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Analyse sehr wertvoll erscheint. Die eingeiselligen, opisthokonten Schwärmer lassen wohl keinen Zweifel über die Zugehörigkeit dieses Pilzes zum Formenkreis der Chytridialen aufkommen. Abweichend von diesen ist das saprophytisch lebende, aus zwei Gabelästen aufgebaute Myzel, dessen Astenden sich je in ein kugeliges, operkulates Zoosporangium umwandeln. Der Entleerungsvorgang derselben geschieht nach dem Typus der ektoangialen Keimung, der Inhalt tritt ungeteilt, von einer Hülle umgeben, heraus, der Zerfall in die Schwärmeranlagen und deren Ausreifung zu den beweglichen Schwärmern vollzieht sich in der kugeligen, ektoangialen Blase. Die Schwärmer dienen ausschliesslich der agamen Fortpflanzung. Unterhalb der Mitte der Myzelgabel wachsen inwärts zwei Kopulationsäste aufeinander zu, die nach ihrer Abtrennung durch je eine Querwand und nach ihrer frontalen Verschmelzung eine kugelige, mit dicker, in Endo- und Exospor differenzierten Wand versehene Zygote liefern. Über die Zytologie wissen wir leider noch nichts, doch wird man wohl nicht weit fehl gehen, das Myzel und ebenso die Kopulationsäste als coenozytisch anzunehmen. Dagegen lässt sich über die Wertigkeit der Zygote noch nichts Sicheres voraussagen; es ist möglich, dass es sich um eine Coenozygote handelt.

Trifft die coenozytische Struktur des Myzels und der von diesem abgezweigten Kopulationsäste zu, so liegt eine entwicklungsmechanische Situation vor, ähnlich wie wir sie bei den Lagenidieen kennen gelernt haben, d. h. eine lokale Sexualisierung des einheitlichen „zystären“ Myzelkörpers. Diese sexuell „umgestimmten“ Myzelabschnitte nehmen die Befruchtung (Plasmo- und Karyogamie) vor. Ob in diesem und in ähnlich situierten Fällen schon von „Gametangien“-Ästen gesprochen werden darf, oder ob es sich vielmehr nur um eine lokale Abgrenzung von „Gamonten“-Abschnitten handelt, das muss erst eine genaue zytologische Analyse des vorliegenden Befruchtungsvorganges erweisen. Da aber bei einem submers lebenden Pilz für eine „Gamet-

angien-Kopulation“, ökologisch betrachtet, keine rechte Veranlassung vorliegt, so erscheint vorerst die Analogie zum Befruchtungstypus der Lagenidiales plausibler. Im übrigen soll *Zygochytrium* als ein höherdifferenzierter Typus der myzelbildenden Chytridiales, mit weitergehender Arbeitsteilung des Myzels aber mit durchaus noch primitiven Gesamtzügen aufgefasst werden. Die scheinbare „Zygogamie“ fassen wir zunächst bloss als einen Sonderfall der Gamontenkopulation auf; sie stellt keine „Vorstufe“ zur echten Zygogamie der Zygomyceten dar, sondern lediglich einen konvergenten Annäherungstypus dazu, der uns das Verständnis vermittelt, wie überhaupt eine Befruchtung zwischen amerogonen Sexualorganen entstanden sein kann.

Mit den zuletzt angeführten Beispielen sollten einige adaptio-genetische Varianten des im Bereiche der Archimyceten realisierten Grundgestaltungstypus vorgeführt werden und ihre morphologische wie entwicklungsphysiologische Entfaltung, in Übereinstimmung mit den ökologischen Bedingtheiten, aufgezeigt werden. Es wurde schon gesagt, dass die fortschreitende Entwicklung innerhalb der Archi- und Phycomyzeten durch zwei gestaltungsgenetische Momente gekennzeichnet ist: einerseits durch die zunehmend mächtigere Entfaltung des trophischen Myzels, und anderseits durch die funktionelle Scheidung zwischen Zoosporangien und Gametangien, die in immer grösserer Zahl am Myzel erzeugt werden, womit der Fortpflanzungsprozess quantitativ gesichert wird. Es sei auch noch daran erinnert, dass der organophyletische Vergleich erwiesen hat, dass das Zoosporangium dem Organtypus der Vermehrungszyste bei den Flagellaten homolog ist, und dass Zoosporangien und Gametangien daher ebenfalls einander homologe Organe vorstellen.

Ein komparativer Überblick über die gesamten Protophyten fördert folgende Erfahrung zutage. Die aus den agamen und sexuellen Zysten hervorgehenden Schwärmer verhalten sich in der Ontogenese vorerst als ungeschlechtliche Keimzellen, welche zum Teil noch die von den freilebenden Flagellaten übernommene autonome Teilungsfähigkeit besitzen können. Es hängt von einer, im Detail noch unklaren physiologischen Umstimmung ab, dass die genetisch gleichartigen Schwärmer fakultativ zuerst und später obligatorisch auch als Gameten fungieren können. Es kommt dabei zunächst zu einer Gametenkopulation zwischen freischwimmenden unbehüteten Gametenindividuen. Wenn die Sexualisierung jedoch innerhalb der Ontogenese verspätet einsetzt, so vollzieht sich der Kopulationsakt zwischen zwei Individuen, die morphologisch den Aspekt erwachsener, vegetativer Zellen haben und wir kennzeichnen dann diesen, der Gametenkopulation wesensgleichen Vorgang als hologame Gamontenkopulation oder kurz als Hologamie. Diese kann auch zwischen zwei bereits behüteten Partnern vor sich gehen, u. zw. sowohl extra- als auch intramatrikal. Diese Prozesse

klingen alle noch an die der freilebenden Flagellaten an, bloss mit umgekehrter Sukzessionsfolge, da bei letzteren die Hologamie das Primäre ist. Die Voraussetzung hiefür wird in der Reduktionsteilung geschaffen, welche in der keimenden Zygote vorgenommen wird und die genetisch bestimmte sexuelle Tendenz der vegetativen Monadenzellen vorwegnimmt. Die Sexualisierung selbst kann zu einem verschiedenen Zeitpunkt einsetzen und wird voraussichtlich auch von äusseren Faktoren mit ausgelöst.

Grundsätzlich in der gleichen Weise hat man sich den Sexualitätsprozess auch bei den einzelligen Algen und Pilzen vorzustellen. Die „Zelle“ derselben entspricht phylogenetisch einer Flagellatenzyste. Diese erzeugt im Augenblick der Fertilisierung zunächst agame Schwärmer, die der quantitativen Vermehrung der vegetativen Generationen dienen. Bei Eintritt einer bestimmten inneren und äusseren Konstellation können jedoch diese Schwärmer, mit geringfügigen morphologischen Unterschieden, als Gameten fungieren. Die diese Gameten erzeugenden Zellen treten, wenn man so sagen darf, in den physiologischen Zustand einer Zygote ein, deren Entfaltungspotenz ja in der phylogenetischen Abstammung der Algen- bzw. Pilzzelle gelegen ist.

Bei Überschreitung der Formstufe der Einzelligkeit wird der vegetative Körper der Thallophyten entweder mehrzellig oder coenozytisch. In beiden Fällen bekommt der Thallus die Entfaltungspotenzen für die Ausbildung der Schwärmer sowie für die physiologische Determinierung derselben von den monadoiden Vorfahrenstypen mit, so dass die Vorgänge der Fortpflanzung bei den Thallophyten nur von diesem übergeordneten Gesichtspunkte aus betrachtet und richtig gedeutet werden können. Die einzelnen Zellen bzw. die einzelnen Energidien, welche den Thallus aufbauen, haben die phylogenetische Wertigkeit nicht von einzelnen Monadenzellen sondern die von Flagellatenzysten. Die Umwandlung der Thalluszellen bzw. -energidien in Fortpflanzungsorgane (Zoosporangien, Gametangien) in einem bestimmten Phasenabschnitt der Ontogenese ist daher zwangsläufig, weil im Erbtypus verankert. Anfangs sehen wir denn auch, dass sich die in den Zoosporangien erzeugten Schwärmer entweder agam verhalten, oder fakultativ auch die Funktion von Gameten ausüben können. Mit Erreichung einer höheren Organisationsstufe jedoch wird eine obligatorische funktionelle Scheidung derart getroffen, dass bestimmte Zellen des Thallus — oder beim coenozytischen Thallus bestimmte Abschnitte desselben — entweder nur in den Dienst der ungeschlechtlichen oder nur der geschlechtlichen Fortpflanzung gestellt werden. Diese in der physiologischen Umstimmungsfähigkeit des „zystären“ Sporangiums der Protophyten begründete Scheidung führt zur organographischen Differenzierung zwischen Zoosporangien und Gametangien, die dank der mächtigeren Entfaltung des vegetativen Thalluskörpers quantitativ

am Individuum vermehrt werden können. Damit ist die Vermehrung und die genetische Stabilisierung des Artindividuums gesichert. Die funktions- und organmässige Scheidung der einander homologen Zoosporangien und Gametangien darf somit als eine historisch rezentere Erwerbung der höher differenzierten Thallophyten angesehen werden. Es liegt im Wesen dieses kurz skizzierten Entwicklungsgeschehens, dass das primäre Zoosporangium (zystären Ursprungs) auch bei den höheren Thallophyten vielfach noch an jener Stelle des ontogenetischen Ablaufes lokalisiert erscheint, die phylogenetisch bedingt und daher selbstverständlich ist, nämlich bei der Auskeimung der Zygote. Hier erfolgt auch anfangs die Reduktionsteilung und somit die sexuelle Determinierung der aus den Keimswärmern hervorgehenden Thalli. Um das Verständnis für die späteren Erörterungen zu erleichtern, wollen wir dieses in der keimenden Zygote noch manifest werdende Zoosporangium, in welchem die Gonendifferenzierung vollzogen wird, also als Gonotokont fungiert, kurz als *Gonangium* bezeichnen.

Allmählich erlangt die aus der Gametenkopulation entstandene Zygote die Fähigkeit, direkt auszukeimen — die Anlage hiezu erkennen wir bereits in der ektoangialen Reifung des Keimsporangiums — um so, ohne eingeschaltete Latenzpause, einen mehrzelligen oder coenozytischen Thallus zu liefern. Es ist phylogenetisch durchaus verständlich, dass sich in einer solchen direkt auskeimenden Zygote (als Gonotokont) noch die Reduktionsteilung vollziehen kann, so dass in diesem Falle ein haploider Thallus aus ihr hervorgeht. Im späteren Verlauf der phylogenetischen Fortentwicklung kann aber der Zeitpunkt der Reduktionsteilung eine Verzögerung erfahren, der aus der keimenden Zygote hervordwachsende Thallus wird dadurch diploid. Die Reduktionsteilung selbst wird in ein thallusbürtiges Zoosporangium vorverlegt, welches somit einem innerhalb des ontogenetischen Zyklus verspätet zur Entfaltung gelangenden Gonangium entspricht. Damit ist die Voraussetzung für die Ausprägung des antithetischen Generationswechsels wie auch für die Erreichung des Diplontentypus geschaffen, letzteres namentlich dann, wenn, wie dies in extremen Fällen durchgeführt ist, die aus dem thallusbürtigen Gonangium hervorgehenden Schwärmer sofort zu Gameten umgestimmt werden. In diesem entwicklungsgeschichtlichen Grenzfalle tritt, sekundär, die funktionelle, amphigoniale Wiedervereinigung — wie wir sie aus praktischen Gründen nennen möchten — von Zoosporangium und Gametangium ein.

Diese Parenthese wurde hier zur Erleichterung des Verständnisses für die folgenden Betrachtungen eingeschaltet. Den morphologischen und physiologischen Entwicklungsprozess im Bereiche des Fortpflanzungsgeschehens führt uns der Typus von *Allomyces* klar vor Augen, bei dem die organographische Differenzierung in thallusbürtige Zoosporangien und Gametangien durchgeführt ist. Beide Organtypen ent-

stehen, bei normalem Kernphasenwechselverlauf, am haploiden Myzel. Aus der Zygote, die direkt auskeimt, geht ein diploides Myzel hervor, welches nebst diploide Schwärmer erzeugenden Zoosporangien auch noch Hypnosporangien hervorbringt. In diesen letzteren geht die Reduktionsteilung vor sich, sie entlassen haploide agame Schwärmer, welche wiederum gametophytische Individuen liefern. Die oben besprochene Verlegung des „Gonangiums“ auf das Myzel tritt hier deutlich in Erscheinung und es ist, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, geradezu „selbstverständlich“, dass diese Hypnosporangien mit einer dicken schützenden Membran versehen sind, stellen sie doch gonangiale Zygoten vor, die innerhalb des ontogenetischen Ablaufes „verspätet“ zur Ausprägung gelangen.

Mit diesen Darlegungen haben wir den Boden für die Erörterung eines vielumstrittenen Gestaltungstypus vorbereitet, der uns in der von Guilliermond beschriebenen *Spermophthora Gossypii*, der Erregerin der Stigmatomykose der Baumwollsaamen, entgegentritt. In diesem Pilze glaubte man die ersehnte „Stammform“ der Ascomyzeten gefunden zu haben und dieses Motiv wurde seither in allen Tonarten und ... in allen Auflagen gespielt. Guilliermond, der selber zu diesen Spekulationen den Anlass gab, war später einsichtig genug, auf die Ähnlichkeit mit dem Entwicklungszyklus der Blastocladiaceen, speziell mit *Allomyces*, hinzuweisen, wodurch er wohl das Richtige getroffen haben dürfte. Dieser Gedanke stimmt auch mit unserer Auffassung überein. Zur Zeit der Entdeckung von *Spermophthora* wusste man über den Kernphasenwechsel der niederen Pilze so gut wie gar nichts; kein Wunder daher, dass der von Guilliermond aufgedeckte antithetische Generationswechsel von *Spermophthora* der spekulativen Phantasie einen Auftrieb gab und, genau besehen, war es dieser Generationswechsel allein, der den Vergleich mit den Ascomyzeten provozierte, wobei man allerdings alle übrigen morphologischen und ontogenetischen Unterschiede in der Begeisterung ausser acht liess. Diese Unterschiede sind aber von wesentlicher Bedeutung. Wir wollen daher den Typus von *Spermophthora* ganz nüchtern, an Hand der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Methode analysieren.

Vorerst sei hervorgehoben, dass der in Rede stehende Pilz an eine relativ sehr trockene Lebensweise „extrem angepasst“ ist, d. h. er hat sich von der Anwesenheit liquiden Wassers weitgehend emanzipiert. Das gibt den Schlüssel zum Verständnis seiner morphologischen Ausgestaltung und Organdifferenzierung. Das „primäre“, coenozytische und unseptierte Myzel wächst endophytisch, ist haploid und erzeugt Gametangien, die durch Quersepten vom vegetativen Myzel abgetrennt werden. Die Gametangien sind von der Anlage an mehrkernig, die Kernzahl wird dann durch einen oder zwei Teilungsschritte noch er-

höht. Schliesslich werden die Gameten individualisiert, welche aber, in sinngemässer Übereinstimmung mit der xerophyten Lebensweise, nicht als begeisselte Schwärmer sondern als behütete Gametosporen ausgebildet werden. Sie werden durch Verschleimung der Gametangienwand frei und kopulieren vermittelst zweier kurzer, aufeinander zuwachsender Kopulationsschläuche paarweise und isogam miteinander. Aus dieser Plasmogamie entsteht eine H-förmig gestaltete Zygote, in welcher bald darauf die Karyogamie vollzogen wird. Aus der Verschmelzungsbrücke wächst direkt ein Keimmyzel hervor, welches sich, als „sekundäres Myzel“, weiterentwickelt, verzweigt und terminal oder lateral kugelige Sporangien trägt. Zum Unterschied von dem primären, mächtiger entwickelten, ist das sekundäre Myzel septiert, die einzelnen Zellsegmente sind einkernig, die Kerne diploid. (So bei normalen Ablauf.) Der Inhalt der Sporangien zerfällt in acht behütete Sporen, welche bei ihrer Auskeimung wiederum ein primäres, haploides, gametophytisches Myzel liefern, woraus hervorgeht, dass die Reduktionsteilung in den jungen Sporangien vor sich geht. Damit ist der normale ontogenetische Zyklus von *Spermophthora* geschlossen.

Fasst man die einzelnen Phasen dieses Zyklus ins Auge, so ergeben sich folgende Tatsachen. Die coenozytische Struktur des primären Myzels stellt noch eine verhältnismässig primitive „Zellstufe“ vor, die an diejenige der höheren Archimyzeten erinnert. Auch die Ausbildung von Gametangien am haploiden Myzel ist uns etwa vom Typus der Blastocladien her geläufig und man kann es als ein fortschrittliches Moment auffassen, dass bei *Spermophthora* am Gametophyten nur mehr Gametangien allein erzeugt werden. Ein den Typus beeinflussender Unterschied besteht darin, dass die Gameten ihre Eigenbeweglichkeit eingebüsst haben und sich mit einer schützenden Membran versehen haben. Dieser Unterschied erscheint uns aber als durchaus sinngemäss, wenn wir wissen, dass sich der Kopulationsakt in einem relativ trockenen Milieu abspielen muss. Die phyletisch inhärente Fähigkeit der Gameten, sich wie die freilebenden Monaden zu enzystieren, wird hier gewissermassen „reaktiviert“ und versetzt unseren Pilz in die Lage, seinen Kopulationsakt in einem vom Wasser mehr oder weniger unabhängigen Milieu vorzunehmen. Dass die mit einer festen Membran versehenen Gametosporen nicht zu einer einheitlichen, abgerundeten Zygote verschmelzen können, ist verständlich. Sie greifen daher zur Bildung von Kopulationsschläuchen, zu einer latenten Bildungsfähigkeit also, die auch schon den Mikrozysten der Archimyzetenschwärmer eigen ist. Die so entstandene zweigliedrige Zygote keimt, wie dies bei in trockenen Substraten lebenden Pilzen üblich ist, mittels eines Keimschlauches aus, der direkt in das sekundäre, diploide — nicht dikaryotische! — Myzel übergeht. Die Gonangienbildung ist auf diese Myzelphase hinausverlegt, wodurch gleichzeitig auch die Erzeugung einer

grösseren Anzahl von Sporangien (Gonangien) und somit auch eine Sicherung des arterhaltenden Regulativs der Reduktionsteilung ermöglicht wird.

Etwas fremd mutet uns nur die Segmentierung des sekundären Myzels in einkernige Zellabschnitte, was wohl als ein innerphysiologisch determinierter Vorgang aufzufassen ist; an sich neu ist er nicht, da wir schon bei den Cladochytrieen die Septiernug des Myzels feststellen konnten. Abgesehen davon und abgesehen von der adaptiogenetisch bedingten Ausprägung der Gametosporen weist *Spermophthora* im Ganzen betrachtet durchaus noch relativ primitive Gestaltungszüge auf, die uns nur dann verständlich erscheinen, wenn wir sie mit dem Gestaltungstypus der höherstehenden Archimyzeten in Parallele setzen. Die Gliederung des ontogenetischen Ablaufes in eine haploide und eine diploide Phase ist an sich noch kein Markstein für eine „höhere“ Organisationsstufe. Die neuzeitlichen Erfahrungen mit dem Kernphasenwechsel bei den niederen Pflanzen haben gezeigt, dass dieser autonom und unabhängig von der Gestaltungsstufe der jeweiligen Organismontypen abläuft. Wir wissen über den Kernphasenwechsel der Archimyzeten noch zu wenig, um weitgehende Schlüsse zu ziehen, doch ist a priori anzunehmen, dass der Ablauf desselben auch innerhalb dieser Pilzgruppe Schwankungen aufweist. Es sei beispielsweise nur an *Tetrachytrium* erinnert, welches nach der Beschreibung seines Entwicklungszyklus durch S o r o k i n vermuten lässt, dass er sich in der Diplophase abwickelt. Das Schema des Kernphasenwechsels von *Spermophthora* berechtigt somit nicht zu phylogenetischen Schlüssen. Es kann nur gesagt werden, dass dieses Schema mit dem von *Allomyces* (vor allem weil dieser gut bekannt ist) weitgehend übereinstimmt. Ob dies der Ausdruck einer bestehenden „Verwandtschaft“ ist, bleibe dahingestellt. Immerhin, wenn schon an Verwandtschaft gedacht werden muss, so liegt diese im Bereiche der Blastocladien eher noch, als in dem der Ascomyzeten. Eine „Ableitung“ der letzteren von einem so hoch spezialisierten Gestaltungstypus, wie *Spermophthora*, ist an sich schon ein missliches Unternehmen. Weder die Gametangienbildung noch die Sporangienbildung lässt einen wissenschaftlich fundierten Zusammenhang mit den Geschlechtsorganen oder gar mit dem Ascus der Ascomyzeten erkennen. Eine sichere „Stammform“ für die Ascomyzeten kennen wir derzeit nicht und es ist im Hinblick auf die Diskontinuität des stammesgeschichtlichen Geschehens auch wohl mehr als fraglich, dass eine solche unter den rezenten Pilzen existiert.

Im Zusammenhang mit den Gestaltungsprozessen in den Formkreisen der Archi- und Phycomyzeten sei hier weiters eines Gestaltungstypus gedacht, der immer noch kontrovers, einer vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Analyse bedürftig erscheint. Gemeint ist

damit der Typus von *Protomyces*. Fassen wir vorerst zusammen, was wir heute vom ontogenetischen Zyklus dieses Pilzes wissen. Er lebt endophytisch in höheren Landpflanzen (Umbelliferen, Compositen) und darf somit vom ökologischen Standpunkt aus ebenfalls als „extrem angepasst“ gelten; jedenfalls steht fest, dass sich seine Lebensweise weitgehend vom Vorhandensein des Wassers distanziert hat. Das Myzel ist coenozytisch, somit eine relativ noch primitive Zellorganisationsstufe aufweisend, aber in mehrkernige Segmente abgeteilt. Einzelne, interkalare oder terminale, Abschnitte schwellen zu verhältnismässig grossen, mehr oder weniger kugeligen, mit dicker Membran versehenen Dauergebilden an, die man, in Ermangelung etwas Besseren, deskriptiv als „Chlamydosporen“ bezeichnet. Die topographische Stellung derselben und die in ihnen sich abspielenden Reproduktionsvorgänge lassen sich, *cum grano salis*, etwa mit den sogenannten „Spindelkörpern“ der Cladochytrien in Beziehung bringen.

In der Anlage ist die „Chlamydospore“ coenozytisch und mit Zytoplasma ganz erfüllt. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung treten grössere Vakuolen auf, die sich nach und nach zu einem grossen, einheitlichen Saft Raum vereinigen. Zu gleicher Zeit tritt der Inhalt ungeteilt und von einer dünnen Membran umgeben durch eine Öffnung in der doppelwandigen Membran aus der „Chlamydospore“ heraus und macht darin die Reifung durch. Es ist jetzt schon klar, dass die sogenannten Chlamydosporen einem Zoosporangium („Prosporangium“) entsprechen, wie es bei den Chytridialen üblich ist und dass der Reifungsprozess ektoangial vollzogen wird. Auch dieses Verhalten ist uns von den Chytridialen her geläufig, der Unterschied liegt bloss darin, dass bei *Protomyces* die Keimzellen als behütete Sporen ausdifferenziert werden.

Der ganze zytoplasmatische Inhalt der „Chlamydospore“, die wir jetzt schon als Hypnosporangium bezeichnen dürfen, wandert also in den ektoangialen Sack, dessen Wand mit einer verhältnismässig dünnen Belagschichte auskleidend und den grossen Saft Raum umschliessend, wobei in einem bestimmten Zeitpunkt eine multiple Kernvermehrung auf mitotischem Wege einsetzt. Aus dem plasmatischen Wandbelag werden dann, im Wege einer multiplen Plasmotomie, kubische, einkernige Teilstücke herausgeschnitten: die primären Sporenanlagen. Jede solche primäre Sporenanlage macht dann noch eine Tetradenteilung durch, von der mit v. Büren wohl angenommen werden darf, dass sie mit der Meiosis verkoppelt ist. Daraus gehen je vier sekundäre Sporenanlagen hervor, die sich nun mit einer Membran umgeben und so zu den definitiven, für die Verbreitung und Fortpflanzung bestimmten Sporen werden. Grundsätzlich spielt sich also die Keimung und die Reifung des Hypnosporangiums („Chlamydospore“) wie bei den Dauersporen der Chytridialen ab; eine mutative Abänderung besteht

lediglich darin, dass aus den begeisselten Schwärmern behäutete Sporen geworden sind. Wir wollen daher den ektoangialen Abschnitt, in welchem sich der eigentliche reproduktive Reifungsprozess abspielt, zunächst in morphologisch-deskriptivem Sinne, als *Episporangium* bezeichnen.

Wie schon Frl. P o p t a feststellte und später von B ü r e n bestätigte, verhalten sich die Sporen während der weiteren Ontogenese physiologisch als Gametosporen, welche vermittelt einer Kopulationsbrücke plasmogam verschmelzen, in letzterer vollzieht sich auch die Karyogamie. Die Zygoten keimen direkt zum diploiden Myzel aus. Der ontogenetische Zyklus rollt somit in der Diplophase ab, was zwar gegenüber den vermutlich haploiden Cladochytrien einen karyologischen, aber keinen grundsätzlichen Unterschied bedeutet. Wesentlich für den morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Vergleich ist der Entstehungsort und die Organogenese der Sporangien, gleichgültig auf welcher Kernphase sie entstehen, denn für den erbtypisch determinierten Bau dieser Organe sind die Gene in den Chromosomen ausschlaggebend und diese bleiben innerhalb eines gegebenen Gestaltungstypus qualitativ dieselben, ob sie in der einfachen oder in der doppelten Zahl vorhanden sind. An der phyletischen Gestalt ändert sich dadurch nichts.

Warum nun das Episporangium von *Protomyces* als „Ascus“ gedeutet wurde und wird ist für jemanden, der Morphologie und Organogenese der niederen Pflanzen beherrscht, schlechthin unverständlich. Seit B r e f e l d bilden die Protomycetaceen einen eisernen Bestandteil der „Protoascineen“ oder „Hemiascineen“, ein gleich unglücklich gewählter Begriff und Name, der die „natürliche“ Systematik der Pilze nachhaltig und in ungünstigem Sinne beeinflusst hat. Die während des Krieges erschienenen, vorbildlichen Untersuchungen von C h a d e f a u d über die Morphologie des Ascus, nebst allem anderen, was wir über seine Genese, Differenzierung und Lagerung wissen, kennzeichnet seine spezifische Eigenart so eindeutig, dass eine Verallgemeinerung des Begriffes „Ascus“ über den Rahmen der genuinen Ascomyceten hinaus absolut unzulässig ist. Seit den Anfängen der mykologischen Forschung hat sich der Abusus eingebürgert, fast jedes Organ, welches „endogen“ Sporen erzeugt, kurzerhand als Ascus zu benennen. Man fragt sich da unwillkürlich: wo sollen in einem Sporangium denn sonst die Sporen entwickelt werden? Doch bleiben wir bei *Protomyces*. Weder das Hypno- noch das Episporangium hat organophyletisch und ebenso im Prozess der Sporogenese die entfernteste Ähnlichkeit mit einem Ascus, und wenn V a r i t c h a k die Situation in der Weise zu retten versucht, dass er einen „Hemiascus“ als einen Ascus kennzeichnet, der von der frühen Anlage an „noch“ polyenergisch ist, so müssten mit der gleichen Berechtigung alle Zoosporangien und Sporangien der coeno-

zytischen Pilze als Asci oder deren homologen Äquivalente angesehen werden. Doch wir betreiben keine idealistische Morphologie; vergleichende Morphologie ist die Lehre der Gestaltung in entwicklungsgeschichtlicher Schau und diese ermöglicht uns, das phyletische Werden des Organischen zu erfassen, gleich, ob es sich um einen Organismen- oder um einen Organtypus handelt.

Dieser vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungsweise folgend erscheint uns der Gestaltungstypus von *Protomyces* als verhältnismässig primitiv, im Sinne seines stammesgeschichtlichen Niveaus, und er lehnt sich somit unschwer an jenen Typus an, der in der Formenreihe der Cladochytrien zur Entfaltung gelangte. Auch ökologisch, d. h. die endophytische Lebensweise, steht mit dieser Auffassung nicht in Widerspruch, denn die Nutzbarmachung des endophytischen Milieus ist ja doch in der endobiotischen Lebensweise der niederen Archimyceten erbtypisch verankert. Der Befall einer höheren phanerogamen Pflanze bedeutet somit garnicht eine „extreme Anpassung“, sie ist nur ein Sonderfall einer ökologischen Eigenart, die allen primitiven Archimyceten bereits eigen ist.

Nur ein Punkt muss noch schärfer ins Auge gefasst werden. Aus der Darstellung der Sporogenese durch v. Büren geht hervor, dass in den primären Sporenanlagen eine, höchstwahrscheinlich von der Reduktionsteilung eingeleitete Tetradenteilung stattfindet, was ihn zu der Deutung veranlasste, in den primären Sporenanlagen ebensoviele „Asci“ zu erblicken. Diese Deutung, die auch von Gäumann übernommen wurde, ist, wenn man vom ominösen Wort „Ascus“ absieht, an sich nicht unrichtig; sie muss nur im Sinne einer zeitgemässen organophyletischen Analyse umgedeutet werden. Der Thallus von *Protomyces* ist coenozytisch gebaut, er geht direkt von der Zygote hervor, die in ihm enthaltenen Kerne sind durchwegs Abkömmlinge des Syngaryons, also Äquivalente des diploiden Zygotenkerns. Somit symbolisieren die primären Sporenanlagen, die während des Reifungsprozesses des Episporangiums sichtbar individualisiert werden, entsprechend vermehrte, direkte Äquivalente der Zygote, oder anders ausgedrückt, der *Protomyces*-Körper baut sich aus lauter zygotischen Energideinheiten auf. Während der Sporogenese wird ihre zelluläre Individualität manifest und es ist auch aus diesem Grunde mehr als wahrscheinlich, dass die Reduktionsteilung in ihnen — man möchte sagen als dem legitimen Ort dafür — stattfinden muss. Daraus geht die haploide Sporentetrade hervor. Das Episporangium entspricht somit einer Summe, einem Integral primärer, in den Zygotenenergiden (primären Sporenanlagen) lokalisierter Gonangien, das ganze Organ ist eine höherwertige Einheit, ein Coenangium. In der integrativen Struktur des Episporangiums drückt sich wohl auch eine höherwertige Stufe in der Gesamtorganisation von *Protomyces* aus, die die Schlussfolgerung gerechtfertigt erscheinen lässt,

dass sich dieser Gestaltstypus etwas über das Durchschnittsniveau der Cladochytrien erhebt, mit denen die Protomycetazeen, wie auch u. a. Ciferri in letzter Zeit meint, in verwandtschaftlicher Beziehung stehen dürften. Mit dieser Schilderung erscheint die Herkunft, die Organisation und das Entwicklungsniveau des *Protomyces* objektiv erfasst. Alle sonstigen daran geknüpften Spekulationen haben, unserer Meinung nach, nur mehr historisches Interesse.

Wir kommen jetzt noch zu einem weiteren Formenkreis, der üblicherweise auch zu den Ascomyzeten in verwandtschaftliche Beziehung gebracht wird, u. zw. entweder direkt oder, wie G ä u m a n n tut, durch Vermittlung der Hemiasci. Diese hergebrachte Anschauung drückt sich schon in der Namensgebung aus: wir meinen damit die *Exoascineen*.

Zu ihrer unbeeinflussten Charakterisierung möge gleich der ontogenetische Ablauf vorgeführt werden. Aus der Zygote, die durch Keimschlauch auskeimt, wächst das in verschiedenen phanerogamen Pflanzen endophytisch lebende Myzel heran. Dieses ist zunächst unseptiert, coenozytisch, und führt lauter Kernpaare, weil die Karyogamie in der Zygote unterbleibt und auf einen späteren Zeitpunkt der Ontogenese hinausverschoben ist. Die Verzögerung der sexuellen Kernverschmelzung ist eine bei Pilzen häufig entgegengesetzte Erscheinung und ist auch schon im Bereiche der Archi- und Phycomyzeten stellenweise angedeutet. Im Verlaufe der weiteren Myzelentfaltung treten immer häufiger Querwände auf, welche das Myzel in immer kernärmere Zellabschnitte segmentiert, bis schliesslich gegen Ende der vegetativen Entfaltungsphase nurmehr zweikernige (dikaryotische) Segmente resultieren. Das reife Myzel breitet sich unter der Epidermis aus und entsendet auswärts gerichtete zweikernige Seitenäste, die sich mehr oder weniger dicht palisadenartig anordnen. Es sind dies die Anlagen der Sporangien — die auch hier „Asci“ genannt werden — die dann gewöhnlich basal noch eine Stielzelle abgliedern. Wie die übrigen Zellen des fertilen Myzels sind auch die jungen Sporangien zweikernig, bald darauf findet in ihnen die Karyogamie statt und darauffolgend die Reduktionsteilung. Auf diese folgen noch mehrere haploide Mitosen, das Sporangium erzeugt schliesslich eine stattliche Anzahl von Sporen. Durch einen an die Zellvermehrung der Sprosshefen erinnernden Sprossvorgang erfolgt innerhalb und ausserhalb des Sporangiums eine vegetative Vermehrung der Sporen in Keimgonidien oder Sporidien — ein Vorgang übrigens, der unter Umständen auch bei den Sporen von *Protomyces* vorkommt — und diese Sporidien sind es, die mittels eines kurzen Kopulationsschlauches paarweise kopulieren. Diese Sporidiengenerationen stellen gewissermassen eine haploide Phase des Organismus vor. Der Sexualakt spielt sich unter dem Aspekten einer physiologischen Anisogamie ab, d. h. der Inhalt der einen Gametospore ergiesst sich in die andere, die somit als weiblich determiniert gelten kann. Diese

letztere fungiert als Zygote und treibt bei der Keimung, die gleich erfolgt (ohne Latenzpause), einen Keimschlauch aus, der zum vegetativen Myzel auswächst.

Das hier skizzierte ontogenetische Ablaufschema weist eine nicht abzustreitende Übereinstimmung mit dem von *Protomyces* auf, und diese entwicklungsgeschichtlich ermittelte Parallelität dürfte wohl kaum auf einer blossen Konvergenz beruhen. Doch, selbst wenn dies zuträfe, mit den Ascomyzeten sind überhaupt keine auf Organisationsmerkmalen basierende Ähnlichkeiten zu erkennen. Dass das Myzel in dikaryotische Segmente zergliedert wird, besagt an sich, ohne entsprechend fundierte organogenetische Vergleichsmomente, nichts. Wesentlicher ist es, dass das Mycel zu Anfang der Ontogenese noch coenozytisch ist, also eine den tieferstehenden Archimyzeten analoge Zellstruktur aufweist, und erst später in die zweikernigen Abschnitte segmentiert wird. Es lässt sich also hier während der Ontogenese der Vorgang der Umwandlung des primär coenzytischen in den sekundär segmentierten Zustand des Myzels ablesen, wie er im Verlaufe der Phylogenese an verschiedenen Stellen des Pilzsystemes, unabhängig voneinander, sich abgespielt hat. Dass im Falle der Exoascineen die Zellsegmente schliesslich zweikernig ausfallen, geht auf die verspätet eintretende, in das Sporangium vorverlegte Karyogamie zurück, welches dadurch den organophyletischen Wert eines Gonangiums hat. Die verspätete Karyogamie im vorliegenden Falle ist der Vorverlegung des zygotischen Zustandes koordiniert und hat mit dem komplizierten Vorgang der ascogenen Hyphen bei den Ascomyzeten weder formal noch phyletisch Berührungspunkte. Daher fehlen auch die Haken, nicht etwa deswegen, weil sie „rückgebildet“ sein könnten, sondern weil sie einfach von vorneherein nicht da waren, nicht da sein konnten! Schliesslich ist es vielleicht nicht ganz müssig darauf hinzuweisen, dass der dikaryotische Zustand bei den Exoascineen von Anfang an vorhanden ist, während er bei den Ascomyzeten erst nach erfolgtem Befruchtungsakt am haploiden Myzel entsteht. Es besteht somit im Entwicklungsschema der beiden Organismontypen eine Diskrepanz, die freilich ganz natürlich erscheint, wenn man sie als unabhängig voneinander entstandene Gestaltungsreihen ansieht.

Es möge noch auf einen, schon von Juel hervorgehobenen und entsprechend gewürdigten Umstand hingewiesen werden. Die Art und Weise, wie die Sporenanlagen aus dem peripheren Sporangienplasma herausgeschnitten und differenziert werden, stimmt zwar im Prinzip mit den analogen Prozessen der Sporogenese bei den Archi- und Phycomyceten überein, dagegen gar nicht mit der sogenannten „freien Zellbildung“ bei der Sporogenese des Ascus. Da aber die Reproduktionsorgane, wie wir schon öfters hervorgehoben haben, ihre phyletisch bedingte Eigenart in allen Detailprozessen konsequent beibehalten, so kommt diesem Merkmal zweifellos eine entscheidende Bedeutung zu.

Und was schliesslich die rein formale Gegenüberstellung zwischen den palisadenartigen Ansammlungen der Sporangien in der Blattepidermis bei den Exoascineen und dem Ascushymenium anbelangt, so soll hier nur hervorgehoben werden, dass letzterer eine sehr zirkumskripte Struktur und eine genau verfolgbare Genese aufweist, die in der Gestaltung des Fruchtkörpers begründet sind. Die Sporangienansammlungen der Exoascineen wird man am besten schlicht als Sporangiensori, ähnlich wie sie in den verschiedensten Klassen der höherorganisierten Thallophyten vorkommen, bezeichnen.

Wenn somit bei den Exoascineen das hervorstechendste Organisationsmerkmal der Ascomyzeten, nämlich der Ascus, fehlt, so erübrigt sich jede weitere spekulative Diskussion über verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen beiden Pilzgruppen. Weder im progressiven noch im regressiven Sinne kann man die Exoascineen als Ascomyzeten ansprechen. Die verbreitete Anschauung, die Exoascineen stellten „extrem an die parasitäre Lebensweise angepasste“ und somit „rudimentierte“ Ascomyzeten dar, hält einer kritischen Prüfung nicht stand. Die konträre Vorstellung, dass ein in seiner Gesamtorganisation „primitiver“ Pilztypus zur endophytischen Lebensweise übergegangen sei und seine primitiven Merkmale beibehalten hat, ist nicht von der Hand zu weisen. Gewiss, es gibt auch endophytische, „extrem“ an die parasitäre Lebensweise in phanerogamen Pflanzen angepasste Ascomyzeten; aber diese weisen die charakteristischen Merkmale der Gruppe, nämlich Asci und Fruchtkörper auf und daran erkennen wir, dass es sich um wirkliche Ascomyzeten handelt!

Dagegen fördert der Vergleich des Entwicklungszyklus der Exoascineen mit jenem der Protomyzetinen recht beachtenswerte Übereinstimmungen zutage, u. a. sei noch darauf hingewiesen, dass beispielsweise bei *Taphrina aurea* die Sporangien eine Differenzierung zwischen einem im Parenchymgewebe des Wirtes eingesenkten hypnosporangialen und einem über die Blattoberfläche hinausragenden episporangialen Abschnitt zeigen. Diese Differenzierung ist im vorliegenden Falle sicherlich durch die Lagerung und Entstehung der Sporangien in der epidermalen Schicht ausgelöst, sie zeigt aber zugleich auch die erbtypisch bedingte Fähigkeit, eine solche Gliederung, die im wesentlichen auf die Keimung des Hypnosporangium zurückzuführen ist, überhaupt durchzuführen. Man kann diese Erscheinung als einen Rest des Keimungsvorganges einer Dauerspore (Zygote) ausserhalb des Wassers auffassen und liefert daher ein phylogenetisch verwertbares Merkmal. Ein solcher rudimentärer Keimungsvorgang ist bei keinem echten Ascus bekannt.

Im Vorangehenden wurde versucht, die Gestaltungstypen der mit begeisselten Schwärmern versehenen Pilze einer vergleichend-morphologischen und vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Analyse zu

unterziehen, wobei der Werdegang, das Gestaltungsgeschehen der niederen Pilztypen und ihre weiteren, fortschrittlichen Entfaltungsrichtungen im Sinne eines Werdungsprozesses dargelegt wurden. Anschliessend daran ist versucht worden, einige Gestaltungstypen, bei denen das Merkmal des Schwärmerbaues fehlt, in gleicher Weise zu analysieren und die möglichen, mutmasslichen Anschlüsse an die erstgenannten Typen zu ermitteln. Daraus ergab sich eine komparativ unterbaute Gruppierung, welche auch phylogenetisch und somit geeignet erscheint, die systematische Gliederung dieser Pilzgruppen in objektiver Form anzubahnen. Die Aufgabe war, ist und wird weiterhin schwer lösbar bleiben, denn bei der heterogenen Beschaffenheit dessen, was wir kurz „Pilze“ nennen, wird es nie möglich sein, die einzelnen Äste des räumlich gedachten „Stammbaumes“ bis zu ihren natürlichen Ursprungsstellen zurückzuverfolgen. Die Situation ist auf dem uns hier interessierenden Gebiete nicht anders als bei anderen Organismen: die rezent erhaltenen Entwicklungsreihen sind fragmentarisch und die historischen Urkunden, die uns die Morphologie und die vergleichende Entwicklungsgeschichte indirekt liefern, reichen noch nicht aus, um den phylogenetischen Werdegang erschöpfend zu rekonstruieren. Diese in der Natur des Untersuchungsmateriales gelegenen Schwierigkeiten werden sich noch mehr bei der Besprechung der nun folgenden Pilztypen auswirken, bei denen, mangels an beweglichen Schwärmern, schon der mutmassliche Ursprung in Dunkel gehüllt bleiben muss. Trotzdem wollen wir davor nicht zurückschrecken und prüfen, wie weit bzw. wie tief wir in dieses Dunkel vordringen können.

4. Gestaltung und Gestaltungsrichtungen in der Klasse der Zygomyzeten.

Das Fehlen von jeglichen begeisselten Keimzellen charakterisiert die Zygomyzeten als eine isoliert dastehende Entwicklungsreihe von Pilzen, die auf Grund einer Anzahl von bezeichnenden Konstitutionsmerkmalen den Eindruck der Geschlossenheit, der „Natürlichkeit“ erwecken. Das Nicht-Vorhandensein von Schwärmern sowohl in der agamen als auch in der sexuellen Sphäre dieses Gestaltungstypus schliesst von vornherein jede Möglichkeit einer Erwägung, an welche konkrete Typen der Archi- oder der Phycomyzeten er einen Anschluss finden könnte, aus. Jeder derartigen Spekulation haftet der Charakter des Subjektiven an und ist daher für eine induktive Betrachtung wertlos. Die übliche, mehr oder minder deutlich ausgesprochene Anschauung geht dahin, dass man sagt: die terrestrische Lebensweise, zu der alle Pilze vom Zygomyzetentypus übergegangen sind, hat zur Folge gehabt, dass die vollständige Entfaltung der schwärmenden Keimzellen nicht mehr zum Abschluss gelangte, dass sie „rückgebildet“ wurden, so dass einerseits die

agamen Fortpflanzungs- und Verbreitungskeime der Anemochorie überantwortet wurden, und der Sexualakt, anderseits, ausserhalb des liquiden Wassers vorgenommen werden konnte. Wenn damit der physiologische und ökologische Status, der mit dem Gestaltungstypus der Zygomyzeten zweifellos gekoppelt erscheint, gekennzeichnet wird, so ist dieser Gedanke als richtig anzunehmen. Er gibt uns aber keinen objektiv fassbaren Aufschluss darüber, ob sich dieser, offensichtlich typusgebundene Status kausal in der Vergangenheit vollzogen hat, denn mit der Vorstellung einer „direkten Anpassung“ lässt sich nicht sonderlich operieren. Die weitere, stillschweigend hingenommene Anschauung konkretisiert sich um den Gedanken, dass die Zygomyzeten von Archi- oder Phycomyzeten „abstammten“. Es ist dies der Abklatsch jenes so schwer zu überwindenden „linearen“ Vorstellungsvermögens, dass jene Organismen, die am Anfang eines systematischen Buches aufgezählt sind, die Vorläufer der auf den folgenden Seiten angeführten sein müssen. Vergewärtigen wir uns jedoch, dass das stammesgeschichtliche Geschehen ein in Zeit und Raum ablaufender Vorgang ist und dass daher eine der wesentlichsten Voraussetzungen für die phylogenetische Methodik das „räumliche Sehen“ ist.

Eine weitere Erschwerung in erkenntnistheoretischer Hinsicht liegt in dem Tatbestande, dass die Zygomyzeten uns gleich in einer relativ höheren Entfaltungsstufe entgegentreten, d. h. sie haben die Formstufe der primären „Einzelligkeit“ bereits durchwegs überschritten. Dies schliesst einen spekulativen Vergleich mit den niederen Archi- und Phycomyzeten ebenfalls aus. Wir müssen uns daher lediglich darauf beschränken, die konstitutionellen Merkmale dieses Gestaltungstypus ganzheitlich zu betrachten und allenfalls den Versuch daran knüpfen, welche von diesen Merkmalen eine Parallelität mit den bereits besprochenen Gestaltungsreihen erkennen lassen. Um aber dies später tun zu können, müssen wir uns vorerst die erbtypische Konstitution der rezent bekannten Zygomyzeten vor Augen führen.

Sie besitzen alle ein saprophytisch im oder am organischen Substrat wohlentwickeltes Myzel, welches nur bei Formen, die uns einen stärker abgeleiteten, also organmässig differenzierteren Eindruck machen, in wenig- oder einkernige Abschnitte abgegliedert erscheint. Nur wenige Arten sind parasitisch, wobei dahingestellt bleiben möge, ob der Parasitismus ein primäres Verhalten oder eine sekundär erworbene Lebensweise vorstellt. Gewohnheitsmässig nimmt man das Letztere an. Während der ontogenetischen Entfaltung obliegt das Myzelium lediglich trophischen Funktionen, was sich mitunter in der Ausdifferenzierung besonders geformter Saughyphen (Appressorien, Haustorien) bzw. Fanghyphen ausdrückt. In die fertile Phase übergehend ist das Myzel zugleich auch Erzeuger und Träger der Fortpflanzungsorgane, wobei eine

topographische und morphologische Differenzierung zutage tritt, wohl als Ausdruck einer verhältnismässig höheren Gestaltungsorganisation.

Die rein formale Inbeziehungsstellung der Zygomyzeten zu den Phycomyzeten erklärt die coenozytische Myzelstruktur der ersteren einfach als ein Erbstück der letzteren. Das kann, muss aber nicht wahr sein. Die gestaltungsgenetische Analyse der niederen Pilze hat gezeigt, dass der polyenergide Zustand des Myzelkörpers an verschiedenen Stellen ihres Entfaltungsraumes entstanden ist und dass er mithin, so wie die Gestaltungstypen selber, polyphyletischer Herkunft ist. Aitiogenetisch geht die Ausprägung der coenozytischen Zellstruktur auf die integrativen Entfaltungspotenzen der Flagellatenzelle zurück, was an sich schon einen gesonderten Ursprung des Zygomyzeten-Typus nicht ausschliesst. Bei der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung der niederen Pilze gewinnen wir den Eindruck, dass die coenozytische Struktur im einen Falle progressiv erlangt wurde, im anderen dagegen im Ursprungstypus schon gegeben war. Ersteres träfe etwa bei den Olpidiazeen und Chytridiazeen zu, deren Körper zu Anfang der ontogenetischen Entwicklung noch einkernig ist und erst beim Übergang in die reproduktive Phase mehrkernig wird, als Vorbereitung zur Erzeugung der Schwärmeranlagen. Man kann sich zumindest vorstellen, dass die mehrkernige Phase verfrüht einsetzt, also rückverlegt erscheint, oder aber dass der mehrkernige Zystenzustand allmählich trophische Funktionen übernimmt; beide Denkalternativen eigneten sich, die Entstehung eines coenozytischen vegetativen Pilzkörpers zu erklären. Bei den Plasmodiophoreen hingegen haben wir die coenozytische Konstitution als primär angenommen und leiteten sie von jenen amöboiden Flagellatentypen ab, die infolge einer Asynchronizität zwischen multiplen Kernteilungen und merogoner Plasmazerklüftung in einen plasmodialen vegetativen Zustand übergehen. Das Plasmodium der Plasmodiophoreen besitzt, wohl infolge ihrer Ursprünglichkeit und auch infolge ihrer endoparasitischen Lebensweise, keine eigene Membran. Man kann sich aber vorstellen, dass heterotrophe, plasmodiale Flagellaten sich auch in ihrem primären, saprotrophen Lebensraum früher oder später mit einer Zystenhülle umgeben — was denn auch tatsächlich bekannt ist — und dass diese polyenergide Zyste trophische Funktionen und die Fähigkeit des gerichteten Wachstums erlangte. Eine solche Coenozyste — wie wir sie der Verständigung halber kurz benennen wollen — wird beim Eintritt in die reproduktive Phase zunächst, entsprechend ihrer monadoiden Herkunft, in begeisselte Schwärmer zerfallen, bzw., wenn sie von einem ausgesprochen rhizopodialen Typus her stammt, amöboide Keimzellen hervorbringen. Die Enzystierungsfähigkeit solcher Keimzellen (Mikrozystenbildung!) befähigt den entsprechenden Organismus bei seinem Übergang zur geophilen Lebensweise behütete Sporen auszubilden. Diese Überlegungen geben uns

eine Vorstellung, wie verschiedene polypenergide Pilztypen entstanden sein können, so z. B. die Blastocladien, Woronineen, Saprolegnieen, Plasmodiophoreen u. a.

Von dieser zwar hypothetischen, aber auf bekannten Tatsachen beruhenden Rekonstruktion ausgehend, können wir die Vorstellung gewinnen, wie der Zygomyzeten-Typus, frei von irgendwelchen systematischen Bindungen, im Laufe der Phylogenese ausgeprägt worden sein kann. Es ist kein Wagnis, wenn die Vorstellung an den Anfang unserer Betrachtungen gestellt wird, dass die Zygomyzeten von einem coenozytisch-zystären Formtypus ihren Ablauf genommen haben, womit zugleich zum Ausdruck gebracht werden soll, dass wir für den Gestaltungstypus der Zygomyzeten einen autonomen Ursprung annehmen. Wo dieser Ursprung genau anzusetzen ist, wissen wir nicht und es weiss dies, wahrheitsgemäss, niemand. Da das verlässlichste Vergleichsmerkmal, nämlich die Schwärmer, fehlt, erscheint es uns als gerechtfertigt, in den Zygomyzeten eine zu den übrigen bisher besprochenen myzelbildenden Phylotypen parallele Entwicklungsreihe zu erblicken, die von einem derzeit noch nicht genau präzisierbaren coenozystären Ursprungstypus ihren Entfaltungsablauf genommen haben. Die Schilderung der Fortpflanzungsorgane und ihrer Genese soll zeigen, dass der von uns eingeschlagene Weg zumindest nicht verfehlt ist.

Der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienen eigene Organe, Sporangien genannt, die auf besonderen, einfachen oder verzweigten Trägern, Sporangiphoren, gebildet werden. Letztere stellen Myzeläste vor, die physiologisch umgestimmt, negativ geotropisch wachsen und an ihren Enden kugelig anschwellen, so die Anlagen der Sporangien bildend. Das negativ geotropische Wachstum der Sporangienträger gewährleistet eine günstige Exposition, durch welche die reifen Sporen der bewegten Luft, die ihre passive Verbreitung vermittelt, ausgesetzt werden. Es tritt somit am Myzel eine Differenzierung zwischen einem trophischen und einem sich von diesem erhebenden reproduktiven Bestandteil statt, was wohl in Beziehung zur terrestrischen Lebensweise dieser Pilze steht.

Zunächst drängt sich der Gedanke auf, diese Sporangien als Homologa der thallusbürtigen Zoosporangien der höheren Archi- und Phycomyzeten aufzufassen, mit dem adaptiogenetisch bedingten Unterschiede, dass die Keimzellen in Anpassung an die Anemochorie sich in behäutete Sporen umgeprägt hätten. Dass ein solcher „sinngemässer“ Umprägungsprozess stattgefunden hat, ist nicht zu bestreiten, es fragt sich bloss, ob die angedeutete Homologisierung, oder anders ausgedrückt, ob die herkömmliche „Ableitung“ des Zygomyzeten-Sporangiums vom obgenannten Zoosporangientypus zu Recht besteht. Oder noch anders ausgedrückt: stellen die Zygomyzeten einen „Seitenast“ der

Phycomyzeten dar, oder gehen sie von einem tieferen, selbständigen Gestaltungsablaufsniveau aus?

Da uns hier das phyletische Vergleichsmoment des Schwärmerbaues nicht zur Verfügung steht, können wir diese Frage nur auf Grund einer vergleichenden Analyse der Sporogenese beantworten. Bei den bisher analysierten Typen der Archi- und Phycomyzeten spielt sich die Reifung der Zoosporangien im wesentlichen folgendermassen ab. Die anfangs einkernige Zoosporangienanlage wird infolge multipler sporogoner Mitosen mehrkernig bis dann eine simultane Plasmotomie einsetzt, die den Zytoplasten in ebensoviele Schwärmeranlagen, als Kerne vorhanden, aufspaltet. In letzteren erfolgt die Rekonstruktion des lokomotorischen Apparates, womit die reifen, aktiven Schwärmerzellen ausgebildet werden. Dieser Vorgang spielt sich sowohl in den vegetativen Zoosporangien als auch in den keimenden Zygoten (als Gonangien) in gleicher Weise ab. Mit Erreichung des coenozytischen Körperzustandes werden die Zoosporangien am Myzel erzeugt, sie sind daher von der Anlage an ebenfalls mehrkernig. Der Beginn ihrer Reifung wird in der Regel durch Mitosen eingeleitet, die eine Erhöhung der Keimzellenanzahl bedingen. Ist dieser plurinukleäre Zustand erreicht, so erfolgt wiederum eine simultane Plasmazerspaltung, wodurch normalerweise einkernige Schwärmeranlagen herausgeschnitten werden. Es können zwar infolge von Störungen dieses Zerspaltungsprozesses auch zwei bis mehrkernige Schwärmeranlagen bzw. Schwärmer entstehen, doch das sind Abweichungen von der Norm, die den typischen Verlauf der Sporogenese nicht beeinträchtigen.

Anders in den Sporangien der Zygomyzeten. Diese werden als endständige kugelige Anschwellungen des Sporangienträgers angelegt und sind, entsprechend dem coenozytischen Charakter des Myzels, ebenfalls von Anfang an vielkernig. Bevor die Sporangienanlage von der Trägerhülle durch eine Wand abgegrenzt wird, findet in ihrem Zytoplasten eine Differenzierung in den eigentlichen fertilen Teil und in die in diesen vorspringende Anlage der Columella statt. Letztere stellt einen Teil des Trägerzytoplasten vor, der sich halbkugelig in den Raum des jungen Sporangiums vorwölbt. Die Grenze zwischen dem Sporangienplasma und dem Plasma der Columella ist anfangs nur an einer verdichteten Grenzschicht zu erkennen, die sich aus dem Unterschied zwischen dem dichteren, vielkernigen Sporangienplasma und dem weniger dichten, kernärmeren Plasma des Sporangiphors bzw. der Columella ergibt. Erst dann bildet sich zwischen diesen beiden Plasmabezirken ein Spalt und zu gleicher Zeit setzt auch die Zerspaltung des Sporangienplasmas in mehrere, ungleich grosse und mehrkernige Portionen ein. Diese sind voneinander durch Spalträume getrennt. Die auf diese Weise herausgeschnittenen Teilstücke des ursprünglich einheitlich erscheinenden Sporangienzytoplasten zerfallen weiters durch

den gleichen segregativ-plasmatomen Vorgang in noch kleinere, ebenfalls mehrkernige Teilstücke, die sich schliesslich abrunden und mit einer eigenen Membran umhüllen. Ungefähr zur gleichen Zeit scheidet auch die an das Sporenplasma angrenzende Plasmafläche der Columella eine Membran aus, die an die Seitenwand des Sporangiphors ansetzt, wodurch das heranreifende Sporangium vom Träger abgegrenzt wird. Zugleich wölbt sich die Columella infolge des im Träger herrschenden osmotischen Druckes immer weiter in das Sporangienlumen vor, nimmt je nach Spezies kugelige oder konische Gestalt an und bewirkt schliesslich das Reißen der Sporangienwand und die Entleerung der Sporen. Diese sind also mehrkernig und das dürfte bei den Mucorineen der Normalfall sein. Doch können bei anderen Formen durch fortgesetzte Plasmatomie auch einkernige Sporen entstehen, die als Grenzfall dieses Prozesses angesehen werden können.

In der Mehrkernigkeit der „Sporangiosporen“, wie sie hier genannt werden, erkennen wir einen auffallenden Unterschied gegenüber den einwertigen Keimzellen der Archi- und Phycomyzeten. Dieser Unterschied wird noch mehr dadurch unterstrichen, dass während der Sporogenese eine weitgehende Unabhängigkeit der Kernvermehrung von der Zerspaltung des Zytoplasma hervortritt. Diese beiden Vorgänge sind zueinander nicht streng koordiniert, wie bei der Sporogenese der Phycomyzeten, sondern sie verlaufen, speziell zu Beginn der Sporangienreifung, ziemlich unabhängig voneinander. Dies ergibt das Bild einer segregativen Teilung oder Zerspaltung, wie sie beispielsweise bei den coenozytischen Algen (Siphonocladalen u. a.) in ähnlicher Weise angetroffen wird, bei den bisher besprochenen Pilzreihen jedoch nicht vorkommt. Das Resultat dieses, offensichtlich in der erblichen Konstitution des Zygomyzetentypus gelegenen Vermehrungsvorganges, den wir auf Grund von vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Überlegungen als Coenogonie bezeichnen, ist, dass die Sporen der Zygomyzeten primär nicht als Homologa von enzystierten („versporteten“) Schwärmzellen, also von „Mikrozysten“, angesehen werden können, sondern dass sie coenozytischen Zysten gleichgestellt werden müssen.

Diese Art der mehrkernigen Teilzystenbildung kennen wir von Flagellaten, Rhizopoden, Sporozoen u. a. her und sie tritt auch bei verschiedenen Algenreihen im Zusammenhang mit ihrer polyenergiden Gesamtkonstitution in Erscheinung. Wir haben schon angedeutet, dass wir geneigt sind, für die Zygomyzeten einen gesonderten, coenozystären Ursprung im Niveau der höherwertigen Flagellaten anzunehmen. Die Vorgänge während der Sporogenese, in welcher überall anzestrale Merkmalssymptome manifest werden, scheinen zugunsten dieser Auffassung zu sprechen. Mit der coenozystären Herkunft des Zygomyzetenkörpers ist aber seine coenozytische Struktur nicht sekundär, sondern primär, phylotypisch, gegeben und darin müssen wir einen

konstitutionellen Unterschied gegenüber der progressiv erworbenen Polynergidie der Archi- und Phycomyzeten erblicken. Mit der aitiogenetisch bedingten coenozytischen Zellstruktur der Zygomyzeten ist auch die hier manifest werdende segregative Plasmotomie genetisch verbunden, die nicht nur in der Sporogenese, sondern auch bei der Ausdifferenzierung der „Chlamydosporen“ in Erscheinung tritt. Was man bei den Zygomyzeten Chlamydosporen nennt entspricht etwa den „Akineten“ der coenocytischen Algen. Ein polyenergider Abschnitt des Myzelplasmas isoliert sich segregativ und umgibt sich innerhalb des Myzelschlauches mit einer eigenen schützenden Membran: im wesentlichen also wieder auch nichts anderes als die Reproduktion einer „Coenozyste“, welche nach unserer Auffassung das phyletische Grundmaterial für die Ausprägung des Zygomyzetenkörpers vorstellt. Dieses Grundaufbauorgan tritt in der Ontogenese entsprechend den jeweiligen physiologischen und ökologischen Bedingungen in verschiedenen, morphologisch und topographisch anders situierten Varianten in Erscheinung, immer jedoch die phyletische Grundgestalt wiederholend, „verratend“.

Dies vorausgeschickt gehen wir zur Betrachtung der Geschlechtsorgane über. Fasst man das Myzel der Zygomyzeten als ein Gebilde auf, welches von einer, vom reproduktionsphysiologischen Standpunkt aus als omnipotent veranlagt anzusehenden Ur-Coenozyste her stammt — (und die Omnipotenz wird ihr ja vom Syndrom des Flagellaten-Phylotypus mitgegeben) —, und durch entsprechende Oberflächenvergrößerung und geregeltes Wachstum die heutige quantitative und qualitative Entfaltung erfahren hat, so erscheint es als durchaus verständlich, dass einzelne, lokal begrenzte Abschnitte physiologisch umgestimmt werden, in den die spezifisch reproduktiven Funktionen lokalisiert werden. Die funktionelle „Arbeitsteilung“, die allmählich zur Ausprägung diskreter Organe führt, lernten wir schon bei den Lagenidiales kennen, — die wir hier — zur Vermeidung von Missverständnissen sei hier gesagt — nur im Sinne eines Analogie-Vergleiches heranziehen. Wir trafen sie bei den Zygomyzeten selber bei der topographischen und organographischen Differenzierung der agamen Reproduktionszentren, bei der Bildung der Sporangien, wieder an. Und so auch bei der Ausprägung der „Gametangien“. Diese Gametangien — (oft werden sie auch kurzerhand als Gameten bezeichnet) — die als seitliche Äste von Myzelfäden angelegt und von den Suspensoren durch eine Querwand abgegrenzt werden, sind, wie nicht anders zu erwarten, in ihrer Anlage schon polyenergид. Eine morphologische Individualisierung von Gametenzellen (planetischen oder aplanetischen) findet darin nicht statt, man kann nur füglich sagen, dass diese durch die darin vorhandenen Sexualkerne symbolisiert werden, unter der Voraussetzung allerdings, dass man die Zygomyzeten-Gametangien in entwick-

lungsgeschichtliche Beziehung zu den Planogametangien der Phycomyeten bringt und annimmt, dass die Gametenindividualisierung „rudimentiert“ wurde. Unbedingt zwingend ist diese Annahme nicht, denn wir sahen schon im Falle der Lagenidialen, dass die Ausdifferenzierung der gametangialen Thallusabschnitte — die wir dort als Gamontenabschnitte deuteten — in analoger Weise geschieht und dass somit der Geschlechtsakt auch primär ohne Ausbildung von getrennten Gametenzellen vollzogen werden kann. Eine ähnliche, wohlgemerkt! analoge Situation präsentiert sich auch bei den Zygomyceten, bei denen die Gametangien amerogon sind, u. zw. nicht im Wege einer Regression im Ablauf der Sporogenese, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach primär, erbtypusbedingt. Da somit in solchen „Gametangien“, die wir nicht zu den gleichnamigen, den Zoosporangien homologen Organen der Archimyceten in direkte Beziehung stellen können, die ganzen unindividualisierten Gameten-Energideneinheiten vereinigt sind, empfiehlt es sich, sie auch sprachlich besonders zu kennzeichnen. Es wurde für sie der Ausdruck *Coenogametangien* geprägt, womit wir nicht bloss den in der amerogonen Struktur gelegenen morphologischen Wert sondern auch die mutmasslich getrennte entwicklungsgeschichtliche Herkunft dieser Organe präzisieren möchten.

Der Befruchtungsakt vollzieht sich als eine plasmogame Verschmelzung der coenozozytischen Inhalte, mit nachfolgenden, erst in der Zygote vor sich gehenden Kernverschmelzungen. Die Zahl der letzteren schwankt, können stark reduziert oder auch ausbleiben, was jedoch für die wesentliche Betrachtung des Vorganges nicht weiter von Belang ist. Wir möchten für eine zwischen zwei amerogonen Gametangien sich abspielende Befruchtung das Wort *Angiogamie* vorschlagen, welches die plumpere Bezeichnung „Gametangienkopulation“ kurz ersetzen soll. Für den primär realisierten Fall, dass dabei mehrkernige Gametangieninhalte miteinander verschmelzen steht auch die Bezeichnung *Coenogamie* in Anwendung. Da wir die konstitutionelle Organisation des Zygometen-Typus an der Struktur und der Genese seiner Fortpflanzungsorgane abgelesen haben, so eignet sich auch für das Organ der agamen Fortpflanzung die zutreffendere Bezeichnung *Coenosporangium*, da doch jede Teilcoenosozyste, die auf segregativem Wege in ihm herausdifferenziert („reproduziert“) wird, einem Teilsporangium, einer „Sporangiospore“, entspricht. Letztere können konform *Coenosporen* benannt werden.

Die aus der Angiogamie hervorgehende mehrkernige Zygote ist eine *Coenozygote*. Cutter ist es (1942) endlich gelungen, in den Coenozygoten von *Absidia spinosa* die Reduktionsteilung nachzuweisen, wodurch diesem Organ die Dignität mehrwertiger Gonangien zukommt. Sie keimen mittels Keimschläuche aus, ein Vorgang, der uns in der Ontogenese in abgekürzter Form das Verständnis ver-

mittelt, wie aus der hypothetisch angenommenen Coenozyste das gerichtete Myzelwachstum entstanden ist. In vielen Fällen geht der Keimschlauch progenetisch zur Ausbildung eines Keimsporangiums über, womit eine analoge Situation gegeben erscheint, wie bei der Differenzierung in Hypno- und Episporangium. Es ist daher zu erwarten, dass, wie aus genetischen Experimenten erschlossen wurde, die Reduktionsteilung auch im Keimsporangium vor sich gehen kann.

Überblicken wir alle diese Vorgänge vom geschichtlichen Standpunkt aus, so erscheinen sie uns aitiogenetisch verständlich, weil sie auf die organbildenden Entfaltungspotenzen, die im Phylotypus der Flagellaten „mobilisiert“ sind, zurückgehen. Wenn somit in der organographischen Ausgestaltung „Ähnlichkeiten“ auftreten, so bedeutet dies noch nicht, dass diese der Ausdruck einer mehr oder weniger näheren Verwandtschaft zwischen bestimmten Pilzgestaltungstypen sein müssen; die Ähnlichkeiten entstehen in eigengesetzlicher Abfolge und zwar deswegen, weil der Ursprung aller dieser Gestaltungstypen gleichartige oder ähnliche Entfaltungspotenzen mitbekommen haben. Es handelt sich um parallel aufstrebende, homoplastische Entwicklungsreihen, die untereinander eine gewisse „Verwandtschaft“ erkennen lassen, weil sie von ihrem Ursprungsraum aus mit einem bestimmten phyletischen Syndrom ausgestattet sind. Diesem ist es, dank seinen spezifischen Gestaltungspotenzen und auch dank einem gewissen „Bildungs-temperament“, zuzuschreiben, dass neue Wege der Gestaltung in aufsteigender Richtung eingeschlagen wurden, im konkreten Falle also in Richtung zu den verschiedenen Gestaltungsreihen, die wir als gesondert erkennbare und charakterisierbare Pilzgruppen herauschälen. Dass alle diese Pilzgruppen in der Ausbildung der vegetativen und reproduktiven Morphe Ähnlichkeiten zeigen, ist nicht der zufällige Ausdruck einer kombinierten Reaktionswirkung mechanischer Faktoren in einer gleichartigen Umwelt, sondern primär im Merkmalssyndrom der phyletischen Gestalt begründet, die aus einem begrenzten Bildungszentrum und einem bestimmten Bildungsniveau im Typusbereich der Flagellaten „zwangsläufig“ hervorgegangen ist. Die mehr dilettantische Art der „Ableitungen“ irgend eines rezenten Pilztypus von irgend einem anderen „ähnlichen“, ebenfalls rezenten Pilztypus muss unbedingt abgelehnt werden, weil sie den Grundtatsachen des stammesgeschichtlichen Geschehens widersprechen. Ein Typuswandel adulter Organismen konnte noch in keinem Falle nachgewiesen werden!

Um das Charakterbild der Zygomyzeten, im engeren Sinne, zu vervollständigen, führen wir noch an, dass wohl im Zusammenhang mit ihrer terrestrischen Lebensweise und in sinngemässer Ausnützung der anemochoren Verbreitung ihrer Sporen, diese die Tendenz einer zunehmend günstigeren Exposition an die bewegte Luft, als Verbreitungs-

vehikel, zeigen. Dies geschieht in der Weise, dass die Coenosporien in ektoangialen Säckchen ausgebildet werden, die an der Oberfläche des Coenosporangium hervorsprossen. Diese Sporangiolen können entweder mehrere Coenosporien enthalten oder es findet nach und nach eine Reduktion ihrer Zahl bis auf 1 statt. Zugleich kann auch die Kernzahl in den Coenosporien ebenfalls bis auf 1 herabsinken. Parallel mit diesem Prozess geht eine Vermehrung der entsprechend verkleinerten Sporangiolen an einem Muttersporangium einher, sodass dadurch die quantitative Erzeugung der Vermehrungskeime zumindest nicht abnimmt, eher ergibt sich daraus eine erhöhte Produktion derselben. Das ist der eine Weg der „exogenen“ Sporenentwicklung, wie er uns beispielsweise im Gattungstypus *Blakeslea* u. a. entgegentritt. Ein anderer Weg wurde bei *Thamnidium* u. a. eingeschlagen in der Weise, dass der Sporangienträger, der mit der Ausbildung eines terminalen Coenosporangiums endet, unterhalb desselben eine reiche Verzweigung erfährt, deren Ästchen je mit einem sporenrärmeren Sporangium enden. Die Reduktion der Sporenzahl in einem solchen Sporangium und ebenso der Kernzahl in der darin erzeugten Spore kann auch hier, wie z. B. in der Gattung *Haplosporangium*, bis auf 1 heruntergehen. Auch in diesem zweiten Falle wird die verminderte Sporenzahl je Sporangium durch die erhöhte Zahl von Sporangiolen an einem Sporangienträger kompensiert, ja sogar überkompensiert, wodurch die quantitative Vermehrung des Individuums und der Art gewährleistet erscheint. Das ist somit eine Erscheinung, die wir fraglos in biologische Beziehung zur geophilen Lebensweise setzen dürfen. Der „Bildungstrieb“ dazu ist das erfahrungsmässig feststellbare „Streben“ in der Natur, die Erhaltung der Art zu sichern. Dort wo, wie bei *Mucor* u. a. nur „endogene“ Coenosporien in verhältnismässig geringerer Zahl erzeugt werden können, tritt uns eine ungeheuerliche Vermehrung der Sporangien selber an einem Myzelindividuum entgegen. Wir erwähnen dies nicht nur, weil wir darin ein interessantes ökologisches Korrelat erblicken, sondern auch weil die Wandlungen in der Ausbildungsweise der Fortpflanzungsorgane mit der Ausprägung des jeweiligen Gestaltungstypus enge verknüpft sind. Die Natur „arbeitet“ da nicht rationell, oder, um im Sinne der Zeit zu sprechen, „kapitalistisch“, sondern profus, „kollektivistisch“, mit dem Ziele, nicht nur die Existenz der für diesen Zweck zahllos hervorgebrachten Individuen, sondern darüber hinaus die Erhaltung des biologischen Typus (Rasse, Art, Gattung usw.) zu sichern. Darin liegt ja der tiefere Sinn des Lebens überhaupt. Je höher wir in der Entwicklungsleiter des Organischen aufsteigen, desto manifester wird diese „Überproduktion“ von Verbreitungs- und Erhaltungskeimen, namentlich dort, wo, wie die bei den landbewohnenden Pilzen, die Sporenverbreitung passiv, dem „Zufall“ überantwortet, geschieht. Bei der Samenverbreitung der phanerogamen Landpflanzen ist es genau so. In

diesem „Sicherungsquotient“ steckt die eine Triebfeder für die adaptio-nelle Gesaltung der landbewohnenden Pilze und ihr verdanken sie zum grossen Teil die reiche und mannigfaltige Entfaltung in der Frucht-körperbildung. Doch davon später.

Wir wollen uns nun die Frage stellen, ob innerhalb des Phylotypus der Zygomyzeten noch in seiner Auseinandersetzung mit dem Lebens-raum Wandlungen stattgefunden haben. Bisher haben wir unsere Be-trachtungen an Hand jenes Formenkreises angestellt, der sich um die Mucorineen ziehen lässt und uns den Eindruck des genuinen Zygomy-zeten-Typus macht. Damit ist aber noch nicht die ganze Bildungsfähig-keit des Gesamttypus erfasst. Wir wollen dazu vorausschicken, dass das Myzel, welches vornehmlich der Nahrungsaufnahme und Nahrungs-zuleitung dient, wenig morphologisch Vergleichbares bietet, weshalb das Hauptgewicht der komparativen Betrachtung auf die Reproduktions-organe, und unter diesen speziell auf die besonders konservativen sexuellen Organe fallen muss. Das gilt übrigens *caeteris paribus* auch für alle anderen Pilztypen.

Es wurde schon gesagt, dass die Coenogametangien als Seitenäste mit begrenztem Wachstum von vegetativen Hyphen angelegt werden. Je nachdem ob die fertilisierten Äste an getrennten Haupthyphen oder an ein und derselben Hyphe entstehen, resultiert ein verschiedenes Bild der angio-gamen Reaktion. Im ersteren Falle nämlich entsteht zwischen den Erzeugerhyphen eine quergestellte Brücke und man spricht dann, namentlich wenn mehrere solche Brücken hintereinander gebildet werden, von einer skalaren oder leiterförmigen Kopulation (oder Konju-gation). Die miteinander in sexuelle Reaktion tretenden Myzelfäden können dabei entweder vom gleichen oder von zwei verschiedenen Ein-sporindividuen stammen; im ersteren Falle liegt Homothallie vor, im zweiten sind die reaktionsfähigen (kompatiblen) Individuen heterothal-lisch (diözisch) differenziert. Bei homothallischen Formen erfolgt die Kopulation aber auch zwischen zwei benachbarten, am gleichen Myzel-faden entstehenden Gametangienästen, was das Bild einer lateralen oder seitlichen Kopulation ergibt. Alle diese Varianten sind erblich kontrol-liert.

Das Aufeinanderzuwachsen der Gamentangienäste wird von zygo-tropischen Reizwirkungen geregelt, was eine frontale Verschmelzung der Gametangien, bei skalarer, oder eine laterale, bei lateraler Kopu-lation zur Folge hat. Dieses zygotropisch gerichtete Wachstum, im Verein mit einer bestimmten Orientierung der mizellaren Struktur der Gametangienwände bewirken es, dass in vielen Fällen die beiden Game-tangien sich schraubig umwinden, wodurch in anthropomorphistischer Anschauung eine „Sicherung“ des Sexualaktes gegeben erscheint. Wahr-scheinlicher ist es jedoch, dass bloss eine durch die beiden genannten Faktoren bedingte Entfaltungsbewegung vorliegt, die freilich selektiv

von einer gewissen Bedeutung sein kann. Wir heben diese Umschlingungs-Zygotropie hervor, weil sie uns bei den Zygomyzeten zum ersten Male im Verlaufe unserer Betrachtungen entgegentritt und weil sie uns auch noch in anderen Verwandtschaftskreisen begegnen wird. Sie tritt bei landbewohnenden Pilzen in Erscheinung, bei denen der angiogame Kopulationsakt in der Luft vorgenommen wird; Kehl hat auf experimentellem Weg den regulierenden Einfluss einiger im Luftraum wirksamer Faktoren geprüft. Die Neigung zur Umschlingungskopulation macht sich in schwächerem Grade bei *Syncephalis* u. a. bemerkbar und erreicht einen hohen Entfaltungsgrad bei den von Drechsler studierten, auf Protozoen und anderen niederen Tieren parasitierenden Zoopagaceen. Schraubiges Wachstum zeigen auch die Spontanzygophoren von *Mucor*; es tritt auch bei der parasitären Reaktion der Schröpfungsbildung von *Chaetocladium* auf, was unsere Annahme zu bestätigen scheint, dass es ein durch bestimmte mechanische Faktoren bedingtes Merkmal vorstellt, welches im Erbsyndrom der Zygomyzeten enthalten ist. Wir nehmen daher Abstand davon, im vorliegenden wie auch in ähnlichen Fällen von einer zweckmässigen Anpassung zu sprechen.

Bei der skalaren und teilweise auch bei der lateralen Kopulation entsteht die Zygote median, d. h. in der Mitte der Kopulationsbrücke, wo sie das Lumen der beiden verschmolzenen Gametangien ausfüllt. Bei anisomorpher Ausbildung der Gametangien erscheint ihre Lage entsprechend in Richtung zum weiblichen Gametangium hin verschoben. Das Zygotenplasma hebt sich segregativ von der Wand ab und scheidet, nach Art einer Coenozyste, eine eigene, dicke, zweischichtige Membran aus. Sie wird durch Zerfall der Gametangienmembran frei. In manchen Fällen wird sie von Austreibungen der Suspensoren locker umhüllt. Solche Zygoten haben den Charakter von Dauerorganen (Hypnosporen) und wir sahen auch schon, dass sie nach Überdauerung der Latenzperiode durch Keimschläuche wieder zum Leben erwachen. Ferner erwähnten wir auch, dass der Keimschlauch nicht immer gleich in das vegetative Myzel auswächst, sondern dass er progenetisch in ein vegetatives Keimsporangium übergeht, dessen Sporen erst das Myzel ausbilden. Wir wiesen auch schon auf die Ähnlichkeit dieses Keimmodus mit der Differenzierung der keimenden Zygote in ein Hypno- und ein Episporangium, wie auch auf ihre Dignität eines mehrwertigen Gonangiums hin.

Zwischen der skalaren und der lateralen Kopulationsweise, die als habituelle Grenzfälle unterschieden werden, gibt es Übergangsvarianten, die in den verschiedenen Gattungstypen morphologisch fixiert sind. So kommt es bei *Blakeslea*, *Piptocephalis* u. a. vor, dass die Zygophoren eine mehr oder minder parallele Stellung, mit leichter Neigung zur gegenseitigen Umschlingung, zueinander einnehmen. Die Gametangien werden durch eine Querwand terminal vom Suspensorabschnitt abge-

trennt, krümmen sich zueinander zu und verschmelzen, genau genommen, frontal oder subfrontal. Die hervorgehende Zygote erscheint in solchen Fällen terminal gestellt, getragen von den beiden Suspensoren. Die terminale Stellung der Zygote ist noch ausgeprägter bei den Zoopagaceen (z. B. bei *Endocochlus*, *Bdellospora* u. a.), wo sie sich von den verschmolzenen Gametangienästen durch einen zwischengeschalteten Stielteil erhebt und an diesem zur Entfaltung und Reifung kommt.

Diese Habitusbilder leiten zum Kopulationsbild von *Endogene* über. Die Zygophoren, die mehr oder weniger anisomorph sein können, stehen auch hier ungefähr parallel zueinander und die Gametangien verschmelzen an ihren distalen Enden, etwas sublateral. Die Zygote kommt aber nicht im Lumen der verschmolzenen Gametangienäste zur Entfaltung, sondern sie wölbt sich vor, sprosst gewissermassen hervor und wird von den beiden Gametangienästen terminal getragen. Bucholtz hat diesen Vorgang bei *Endogene lactiflua* verfolgt und gefunden, dass die Zygote, bevor noch die Kernverschmelzung vor sich geht, aus dem Verschmelzungsraum der Gametangien hervorquillt und ausserhalb desselben zur Ausreifung gelangt. Man kann diesen Prozess als eine Grenzstufe der Differenzierung zwischen Hypno- und Episporangium ansehen, die in abgekürzter Form während des Sexualaktes noch abrollt. Zugleich findet eine physiologische Verschiebung dieser beiden Zustände derart statt, dass aus der angio gamen Verschmelzung nicht sofort die Zygote, als „Dauersporangium“ hervorgeht; dieses „keimt“ gewissermassen frühzeitig und liefert das „Episporangium“, welches hier zur eigentlichen Zygote wird. In dieser Verschiebung der Zygotenbildung ausserhalb oder über die Kopulationsbrücke hinaus liegt das für die Endogonaceen charakteristische Merkmal der Befruchtung. Es stellt einen Grenzfall einer Entfaltungsrichtung dar, die im Zygomycetentypus latent vorhanden ist und bei anderen Formen eine andere, ursprünglichere Ausprägung erfährt. Die ursprünglich deutliche topographische Scheidung zwischen hypno- und episporangialer Phase der Dauersporen-(Zygoten-)-Keimung ist im Falle von *Endogone* näher zusammengedrückt. Grundsätzlich Neues stellt dieser Fall nicht vor, nur die zeitliche und topographische Korrelation ist variiert, u. zw. im Sinne einer abbreviativen Kombination bestehender, erbtypisch gebundener Entfaltungselemente. Eine Typusänderung ist damit nicht gegeben, wohl ist aber das Resultat derart beschaffen, dass es eine zirkumskripte Typusvariation vorstellt, die uns zu der gesonderten Zusammenfassung solcher Formen in eine eigene Familie (Endogonaceae) berechtigt. Ebenso empfiehlt es sich, die einem Episporangium entsprechende Bildung hier besonders zu charakterisieren und sie, im Hinblick auf spätere Vergleiche, als *Epigonium* zu benennen.

Noch eine Eigenart des Befruchtungsvorganges von *Endogone* muss hervorgehoben werden. Das Myzel dieser Gattung ist coenozytisch und

somit sind die Gametangien bei ihrer Anlage ebenfalls vielkernig. Von den vielen vorhandenen Gametangienkernen wird aber in jedem Gametangium je einer für die Vornahme der Karyogamie „bevorzugt“, der, um mit Cutter zu sprechen, in die „expanded phase“ übergeht und sich so entsprechend stark vergrößert. Die anderen, in der „retracted phase“ verbleibenden Kerne nehmen am eigentlichen, genetisch wesentlichen Vorgang der Befruchtung nicht teil. Etwas Ähnlichem sind wir einmal schon beim Differenzierungsprozess der weiblichen Gametangien der Peronosporaceen u. a. begegnet. Es handelt sich um eine innere funktionelle Differenzierung der Geschlechtskerne, die gewöhnlich in den weiblichen Gametangien durchgeführt wird und mit der sekundären physiologischen Ausgestaltung der weiblichen Organe (Gameten, Gametangien) häufig im Organismenreich geschieht. Das Besondere im Falle von *Endogone* liegt darin, dass die Reduktion der Sexualkerne auch im männlichen Organ erfolgt. Der Umstand, dass diese selektive Reduktion der Gametenkerne bei einem Formtypus entgegentritt, der wegen seiner morphologischen Ausgestaltung eine höhere Organisationsstufe als die durchschnittlich einfacheren Mucorineen verrät, berechtigt uns zu dem Schluss, dass diese Kernreduktion die Endstufe eines inneren Gestaltungsprozesses in den Gametangien vorstellt, der wohl von innerphysiologischen Faktoren gesteuert wird, mithin eigengesetzlich abläuft. In der üblichen Ausdrucksweise würde man hier von einem „abgeleiteten“ Verhalten sprechen, was denn auch wohl gelten mag, wenn man unter „abgeleitet“ eine später erreichte Stufe eines orthogenetisch ablaufenden Differenzierungsprozesses innerhalb des Anlagebereiches des gleichen Erbtypus versteht!

Vorausgesetzt dass die Gruppe der *Entomophthorales* in ihrer gegenwärtigen Abgrenzung als „natürlich“ angesprochen werden kann, bietet sie uns, unabhängig davon, für die komparative Betrachtung des Gestaltungsprozesses innerhalb des Zygomyzeten-Bereiches wertvolle Anhaltspunkte. Die in den Rang von Gattungen erhobenen Gestaltungstypen gestatten ihren differenzialen Entfaltungsablauf zu verfolgen und somit die eigengesetzlich sich vollziehende Abwandlung zu verfolgen. Die Entomophthorales liefern gewissermassen die Probe aufs Exempel für die bisherige vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Analyse, obwohl sie sich morphologisch und ökologisch vom Grundtypus der Mucorineen distanziert haben. Hier muss die allgemeine Bemerkung eingeschaltet werden, dass zwischen der Organisationsstufe der Fortpflanzung und der des Somas nicht immer eine strenge entwicklungsgeschichtliche Korrelation bestehen muss. Das Soma kann infolge adaptiogenetischer Abwandlungen eine „höhere“ Organisationsstufe erreichen, während in der Fortpflanzungssphäre des gleichen Organismus eine ursprünglichere Konstellation beibehalten wird, und umgekehrt. Daher ist die Taxierung der Organisationshöhe eines thallophytischen Organismus als Ganzes

betrachtet von diesen beiden, bis zu einem gewissen Grade autonom ablaufenden Teilgestaltungsprozessen abhängig und die Wertung kann meist nur eine relative, keine absolute, sein. Wesentlich ist es dabei, immer die Organisationspotenzen des übergeordneten Gesamttypus im Auge zu behalten, da sich der organisatorische Wandlungsprozess nur im Rahmen dieser erbtypisch gegebenen Potenzen abspielen kann.

Vom vergleichenden Standpunkt aus können wir vielleicht von *Conidiobolus* ausgehen. Hier wachsen zygotropisch, von verschiedenen oder von gleichen Mutterhyphen aus, kurze keulige oder mehr oder weniger kugelige Gametangienäste aufeinander zu, die anisomorph differenziert sind und sich frontal oder subfrontal eng aneinanderschmiegen. Nach den neueren Beobachtungen von Couch an *Conidiobolus Brefeldianus* (1939) findet hier nicht eine „zygogame“ Verschmelzung statt, sondern das kleinere, coenozytische Gametangium ergiesst seinen kernhaltigen Inhalt durch bloss lokal begrenzte Auflösung der trennenden Wände in das grössere, weiblich determinierte Gametangium. In letzterem kommt, endoangial, die Coenozygote zur Ausbildung, indem sie eine eigene Zystenwand ausscheidet; sie enthält einen grossen, exzentrisch gelegenen Öltropfen und ein exzentrisch gelagertes Zytoplasma. Die Zygotenkeimung erfolgt, wie bei allen Entomophthoreen, voraussichtlich durch Keimschlauch.

Der hier kurz geschilderte Befruchtungsvorgang bedarf eines Kommentars. Das Überfliessen des männlichen in das rezeptiv weibliche Gametangium ist bei der typisch zygotamen Angiogamie der bisher behandelten Zygomyzeten (Mucorineen) nicht üblich. Die Wichtigkeit, die der Diathese des Sexualaktes in systematischer Hinsicht zukommt, erstellt daher die Frage: repräsentiert der Befruchtungsmodus von *Conidiobolus* einen der zygotamen Angiogamie vorangehenden Status, oder hat er sich aus dieser abgewandelt? Die erstere Alternative führte uns dazu, für *Conidiobolus* einen Ursprung in einer Pilzgruppe zu suchen, in der sich der Sexualvorgang in ähnlicher Weise vollzieht, so z. B. in der Gestaltungsreihe der *Lagenidiales*, speziell von *Ancylistes*, mit welchem in neuerer Zeit *Conidiobolus*, und mit ihm die Entomophthorales, in verwandtschaftliche Beziehung gebracht werden (vgl. Berdan, 1937, 1938). Dem steht aber, abgesehen von anderen Überlegungen entwicklungsgeschichtlicher Art, vor allem die Tatsache entgegen, dass bei den Lagenidialen die zwar gleichfalls coenozytischen und endoangialen Zygoten als Zoosporangien keimen und dass somit das Vorhandensein von charakteristisch begeisselten Schwärmern dem Vergleich mit den akonten Zygomyzeten grundsätzlich im Wege steht. So sehr der Morphologie der Sexualorgane eine präponderante Bedeutung in vergleichend-organophyletischer und mithin auch in phylogenetischer Beziehung zukommt, so muss auch hier streng differentialdiagnostisch vorgegangen werden, da bei der relativen Einfachheit der

äusseren Erscheinungsform konvergente Gestaltung auch in diesem Bereich der Morphe nicht ausgeschlossen ist. Sie kann die wahren Zusammenhänge tarnen.

Die Sachlage bei *Conidiobolus* lässt sich auch anders deuten, u. zw. unter Berücksichtigung der im Zygomyzetentypus wirksamen Abwandlungspotenzen. Die Neigung zur anisomorphen Ausbildung der Gametangien und somit zum Übergang zur morphologischen und physiologischen Anisomorphie tritt bei verschiedenen, typisch zyogamen Formen, wie *Zygorhynchus*, *Piptocephalis* u. a. zum Vorschein. Eine Steigerung dieser Tendenz kann dazu führen, dass in das weiblich determinierte Gametangium die wesentlichsten Funktionen des Geschlechtsaktes, wie Plasmogamie, Karyogamie, Reduktionsteilung und Aufspeicherung von Reserven für die embryonale Entwicklung, einseitig verlegt wird, eine Situation also, die auch in anderen Verwandtschaftsbereichen der Thallophyten realisiert erscheint. Nimmt man an, dass bei den Zygomyzeten der Geschlechtsakt mit einer isogamen Angiogamie einsetzt — und man wird sich von dieser konventionell gefestigten Vorstellung wohl kaum frei machen können — so stellt der Sexualvorgang bei *Conidiobolus* eine Stufe davon dar, in welcher die morphologische und physiologische Anisogamie stärker akzentuiert, in Richtung zum oogamen Status hin, erscheint. Da die funktionsgemässe Wandlung von der isogamen zur oogamen Befruchtung in allen Entwicklungsreihen der Thallophyten (in denen sie sich vollzogen hat) einem eigengesetzlichen Impulse folgt, so tritt sie an verschiedenen Stellen des Systems, auch des Pilzsystemes, unabhängig voneinander in Erscheinung. Das Endprodukt, die oogame Befruchtung, hat in jeder dieser konvergent hervorgegangenen Endstufen ein ähnliches oder sogar sehr ähnliches habituelles Aussehen, was ja funktionsbedingt ist. Der blosse Vergleich dieser Endstufen miteinander kann daher für phylogenetische Fragen nicht verwertet werden und jeder Versuch, auf Grund eines solchen formalen Vergleiches „verwandtschaftliche“ Beziehungen aufzudecken, muss, oder kann, scheitern. Nur die auf möglichst breiter Basis — soweit das jeweilige Tatsachenmaterial reicht — durchgeführte vergleichend-organogenetische Analyse kann zu einem weitgehend objektiv begründeten Resultat führen. Wir glauben daher, dass es nicht nötig ist, für den Typus von *Conidiobolus* „weitläufige“ Verwandte zu suchen. Er fügt sich in den Rahmen seiner näheren Verwandtschaft, unter den angegebenen Voraussetzungen, recht gut hinein.

Verfolgen wir die Entfaltungsvarianten der Zygotenbildung weiter, so tritt uns bei *Empusa* die ektoangiale Entstehungsweise des angio-gamen Kopulationsproduktes wieder entgegen. Das endozoische Myzel zerfällt in mehrkernige Bestandteile, die als Gamonten (= Coenogametangien) funktionieren. Hier manifestiert sich die coenozystäre Natur des Myzelkörpers im sekundären Zerfall in einzelne Glieder, ein Vorgang,

der uns verständlich erscheint, wenn wir in ihm die fakultative Segregation in primäre Coenozysteneinheiten erblicken. Die Zygote entsteht nicht im Raume der angioam verschmelzenden Gamonten, sondern ausserhalb desselben, also ähnlich wie bei *Blakeslea*, *Endogone* u. a.

Eine weitere, für die vergleichende Betrachtung wichtige Variante bietet *Entomophthora*. Die seitlich oder terminal an Myzelhyphen entstehenden Gamontenabschnitte oder Coenogametangien verschmelzen miteinander. Sie sind anisomorph ausgebildet und die Führung in der weiteren Entwicklung während des Sexualaktes übernimmt das grössere, weibliche Gametangium. Doch zur Ausbildung der Zygote kommt es in diesem nicht, sondern es treibt eine kugelige Austreibung nach aussen, das Epigonium, welches erst die morphologische und funktionelle Ausgestaltung einer Zygote erfährt. Nachdem sie vom Mutterindividuum abgefallen ist, keimt sie mittels Keimschlauch, der sofort in die Bildung eines Keimsporangiums (hier oft „Konidie“ genannt) übergeht. In Wirklichkeit handelt es sich um die bereits besprochene Erscheinung der Gliederung der keimenden Zygote in einen hypno- und einen episporangialen Abschnitt.

Im Falle von *Entomophthora* haben wir also eine Kombination von einigen Variationsstufen des Sexualaktes, die wir bei anderen Zygomyzetenformen je getrennt auftretend konstatierten: die anisomorphe Ausgestaltung der Gametangien, als coenozytische Gamontenabschnitte des vegetativen Myzels; die Verlegung eines Teiles der wesentlicheren Teilakte des Sexualvorganges in das weiblich determinierte Coenogametangium, und schliesslich die Auskeimung desselben in situ zum Epigonium, als episporangialer Abschnitt betrachtet, welches später als reife Zygosporangie abfällt. Diese keimt dann frei mittels Keimschlauch. Wir stellen also fest: die Entfaltungselemente sind im Typusbereich der Zygomyzeten überall dieselben und latent vorhanden; aus der kombinierten Variation dieser Elemente ergeben sich jeweils verschiedene morphologisch differenzierbare Typen, die wir dann berechtigterweise als Gattungen oder Arten unterscheiden. Den inneren Zusammenhang zwischen allen diesen, mehr oder weniger willkürlich abgegrenzten Einheiten vermittelt die Gestaltungspotentialität der übergeordneten Systemeinheit, des Phylotypus, der von einem bestimmten Gestaltungszentrum im Niveau der Flagellaten ausgehend, mit eigengesetzlicher Konsequenz die einzelnen Formtypen aus sich erstehen lässt. Darin liegt die „natürliche Verwandtschaft“ begründet!

Dabei sind auch noch innerphysiologische, adaptiogenetische Momente wirksam, die mitunter zu scheinbaren „Abweichungen“ vom typischen Entfaltungsgeschehen führen. Einen solchen Fall erkennen wir in der Typusvariante von *Basidiobolus*. Dieser weicht schon im vegetativen Anteil insoferne stärker ab, als sein Myzel in einkernige Zellsegmente zergliedert erscheint. Man kann darin wohl die Endstufe

einer zellphysiologisch bedingten Differenzierung des ursprünglich polyenergiden Myzelkörpers erblicken, wie er auch in anderen Verwandtschaftskreisen parallel und in ähnlicher Sukzessionsfolge abläuft. Damit steht es wohl im Zusammenhang, dass die seitlich hervorwachsenden Gametangienäste (die sogen. „Schnäbel“) ebenfalls einkernig angelegt werden. Sie entstehen links und rechts von einem Querseptum, also von zwei benachbarten Myzelsegmenten entspringend, und legen sich lateral eng aneinander. Die Kerne wandern an die Spitze der Gametangienäste, als wenn es dort zur sexuellen Verschmelzung kommen würde. Dies ist als eine Reminiszenz an die angiogame Reaktion anzusehen ebenso wie der Umstand, dass die Kerne hier eine Teilung vornehmen, als letzter Rest der coenozytischen Struktur der Gametangien aufzufassen ist. Die Kernteilung erfolgt fast gleichzeitig mit dem Resultat, dass je ein Tochterkern in der Schnabelspitze verbleibt und die beiden anderen in Richtung zu den Myzelmutterzellen zurückwandern. Die Spitze der beiden Gametangienäste wird durch einen Anlauf zu einer Querwandbildung, die mitunter vollständig durchgeführt sein kann, abgetrennt. Die eigentlichen Gametangien sind hier funktionslos geworden.

Inzwischen schwillt die eine der beiden fertilen Nachbarzellen, welche den etwas grösseren Gametangienast gebildet hat, stark kugelig an. Die Querwand zwischen den beiden Nachbarzellen löst sich zentral auf und der eine Tochterkern des männlich determinierten Gametangienastes dringt durch diese Öffnung in die vergrösserte Zelle, welche also weibliche Funktionen übernimmt, ein. Die beiden Geschlechtskerne legen sich aneinander, verschmelzen jedoch nicht sofort. Darauf kontrahiert sich der Inhalt der weiblichen Zelle, löst sich von der Wand ab und scheidet, innerhalb der Mutterzellhülle, eine eigene, dicke Membran aus: es entsteht die Zygote, in welcher bald darauf auch die Karyogamie vor sich geht.

Hier ist also, aus Ursachen, die wir zur Zeit nicht ermitteln können, eine Rückverlegung der Zygotenreifung in die Mutterhyphenzelle erfolgt. Früher schon sagten wir, dass bei der Ausbildung der Gametangien eine lokale Sexualisierung bestimmter Abschnitte des omnipotenten Myzels vor sich geht. Es ist daher verständlich, dass dieses unter bestimmten inneren und äusseren Umständen jederzeit in der Lage ist, die Funktionen der Fortpflanzung einzuleiten oder zu übernehmen. Der Vorgang ist etwa so zu verstehen, dass ein Rückschlag in den ursprünglichen Zustand erfolgt, in welchem ein coenozystärer Organismus noch keine organmässige Arbeitsteilung durchgeführt hat. In dieser Weise können wir auch die coenozytischen Einzelglieder von *Empusa*, wie auch die sogenannte „Konidien-Kopulation“ bei *Basidiobolus* selber, auffassen. Daraus ergibt sich ein Formtypus, der im ersten Augenblick etwas aberrant erscheint, der sich aber in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung immer noch in den Rahmen des Gestaltungs-

potentiales der Zygomyzeten einfügen lässt. Die bei *Basidiobolus* erreichte Abweichung ist aber charakteristisch genug, um diesen Typus von den übrigen Zygomyzeten und auch von den übrigen Entomophthorazeen zu sondern, weshalb die oft proponierte Aufstellung einer eigenen Familie der Basidiobolazeen gerechtfertigt erscheint.

Sieht man von der abweichenden Lokalisierung der Zygotenreifung bei *Basidiobolus* ab, so bietet dieser Formtypus in vergleichend-morphologischer Hinsicht einen wertvollen Anhaltspunkt für das Verständnis eines weiteren Gestaltungskreises, dem wir jetzt unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen. Es handelt sich um die Gruppe der *Endomycetales*, deren bisherige Einreihung in das System der Pilze äusserst unbefriedigend erscheint.

In vegetativer Beziehung sind die hiehergehörigen Pilzformen durch ein septiertes, in mehrkernige bis einkernige Hyphensegmente (Zellen) gegliedertes Myzel gekennzeichnet. Diesen Status lernten wir bei *Basidiobolus* kennen und fassten ihn als eine Endstufe der inneren Differenzierung des sonst für die Zygomyzeten charakteristischen coenozytischen Myzels auf. Der komparative Überblick lehrt, dass die Septierung des Myzels und die fortschreitende „Verdünnung“ der Kernzahl in den einzelnen Segmenten in verschiedenen Gestaltungskreisen der Pilze verfolgbare sind, so bei den Cladochytrieen, Spermothoreen, Protomyzeteen, Taphrineen u. a. Man gewinnt dabei den Eindruck, dass die fortschreitende Zergliederung des coenozytischen Myzels in kürzere Zellabschnitte ein physiologisch bedingter, autonom verlaufender Prozess ist, etwa so autonom, wie die Wandlung von der Isogamie zur Oogamie, die auch nicht an einen bestimmten Formenkreis gebunden ist, sondern „polyphyletisch“, gewissermassen, in den verschiedensten Entfaltungsreihen der Thallophyten abläuft. Beide Vorgänge stellen daher keine absoluten Wertungsmerkmale für einen bestimmten Verwandtschaftskreis oder für eine bestimmte Verwandtschaftsrichtung vor, sondern man kann nur sagen, dass sie in bestimmten Gruppen fixiert sind, wodurch sie zum Merkmalskomplex derselben gerechnet werden müssen. Auf den in Rede stehenden Fall bezogen heisst das, dass die sekundär sich einstellende und durch Übergangszustände mit der coenozytischen Struktur verbundene Einkernigkeit der Hyphenglieder vieler Endomyzeteeen noch kein Merkmal vorstellt, das zu einem zwingenden Vergleich mit dem monokaryotischen Haplomyzel der Ascomyzeten berechnen würde.

Ein weiteres Merkmal der Endomyzetazeen besteht in der seitlichen Ausbildung der Gametangienäste, die, so wie bei *Basidiobolus*, normalerweise an der Grenz wand zweier Hyphenmutterzellen entstehen und entweder noch mehrkernig oder später auch einkernig angelegt werden. Der morphologische Aspekt solcher Gametangien und die Art ihrer frontalen oder lateralen, angio gamen Verschmelzung lässt sich durchaus

mit den analogen Prozessen bei den Zygomyzeten in Parallele bringen. Die Gametangien können aber auch an kurzen, anfangs noch mehrkernigen Seitenästchen terminal ausdifferenziert werden, wobei sie, iso- oder anisomorph gestaltet, mit ihren zygotrop zueinander wachsenden frontalen Enden verschmelzen. Wir halten daher fest: das vegetative Myzel ist bei den Endomyzeten ursprünglich coenozytisch, gegliedert, und geht allmählich in den monokaryotischen Zellzustand über; die gleiche Situation findet sich zwangsläufigerweise bei den Gametangien wieder, sie können noch mehrkernig sein, werden aber nach und nach einkernig von der Anlage ab. Wir fügen noch hinzu, dass aus Gründen, die sich aus einer allgemeinen organophyletischen Übersicht im Bereiche der gesamten Proto- und Thallophyten ergibt, die Einkernigkeit der agamen und sexuellen Fortpflanzungsorgane einen Endzustand ihrer inneren Gestaltung vorstellt.

Der Übergang von der coenozytischen zur monenergiden Beschaffenheit der Gametangien vollzieht sich vor unseren Augen innerhalb ein und derselben Gattung. Die Gametangien von *Dipodascus albidus* sind coenozytisch und in ihnen spielt sich eine ähnliche selektive Reduktion der Gametangienkerne, wie wir sie z. B. bei *Endogone* erwähnt haben, ab, d. h. es wird nur ein Kern als aktiver Geschlechtskern ausdifferenziert, „bevorzugt“, während die anderen vom Geschlechtsakt ausgeschaltet werden. Diese Differenzierungstendenz kann sich somit in verschiedenen Gestaltungs-niveaus des Zygomyzetentypus manifestieren. Bei *Dipodascus uninucleatus* Biggs werden die Gametangien einkernig angelegt, womit die bei *D. albidus* schon anlaufende regressiv-selektive Differenzierungstendenz des Geschlechtskernapparates ihren Endstatus erreicht. Dieser Status ist bei *Eremascus*, *Endomyces* endgültig, als obligatorisches Merkmal der Geschlechtsorgane beibehalten.

Eine weitere Gestaltungserscheinung des Sexualvorganges, die uns vom Zygomyzeten-Typus her geläufig ist, besteht darin, dass aus der angio-gamen Kopula direkt das Sporangium (Gonangium) hervorgeht. Vergleichend-entwicklungsgeschichtlich bedeutet dies: Die Coenozygote — als solche muss sie interpretiert werden, auch wenn der Geschlechtsakt nur zwischen zwei Kernen, sekundär, erfolgt — überspringt die hypnosporangiale Phase der Zygotenbildung; die Zygote „keimt“, ohne sich vom Mutterindividuum zu trennen — gewissermassen „vivipar“ — direkt in das episporangiale „Keimsporangium“ aus, oder mit anderen Worten: die Zygote geht ohne Latenzperiode gleich in das Epigonium über. Die einzelnen Phasen des Sexualvorganges, die bei den einzelnen Typen der einfacher differenzierten Zygomyzeten noch getrennt verfolgt werden können, sind bei den Endomyzeten abbreviativ zusammengefasst und ergeben auf diesem Wege eine morphologische Ausgestaltung des Sexualapparates, die scheinbar einfach, in Wirklichkeit aber

integrativ aus einzelnen Phasenelementen zusammengesetzt ist. Sie muss für diese Gruppe als charakteristisch erkannt und im Sinne eines Organisationsmerkmals gewertet werden. Diese Gestaltungs- und Differenzierungselemente sind im Erbtypus der Zygomyzeten enthalten. Ihre kombinierte Abfolge führt zu einer Typusvariante, die in folgender Weise gekennzeichnet werden kann: fortschreitende Zergliederung des coenozytischen Myzels in mehrkernige bis einkernige Abschnitte (Zellen), fortschreitende Reduktion der Kernzahl in den Coenogametangien, epiangiale Ausbildung der Zygote und abbreviativ ablaufende Keimung der Zygote und direktes Übergehen derselben in das Keimsporangium oder Epigonium. Daraus ging zwar keine Abwandlung aber doch eine markante Variation des Zygomyzeten-Typus hervor, was uns berechtigt, die *Endomycetales* als eine Typusvariante der Zygomyzeten aufzufassen, da alle konstitutionellen Merkmale der letzteren in den ersten vorhanden und in epigenetischer Richtung kombiniert sind. Die *Endomycetales* stellen nur eine besondere Abfolge des im Phylotypus der Zygomyzeten wirksamen Gestaltungspotentials dar.

Wir sind uns wohl bewusst, dass wir mit dieser Auffassung ein Sakrileg gegen die herrschende Anschauung begehen, derzufolge die *Endomycetales*, als ein Bestandteil der „Hemiasci“, in die nähere Verwandtschaft der Ascomyzeten gehören sollen. Wir nehmen aber gelassen diese Todsünde auf uns, u. zw. so lange, bis es der orthodoxen Partei gelungen sein wird, einen lückenlosen Beweis für ihre konventionell gewordene „Ableitung“ zu erbringen. Wir haben von einem derartigen Versuch Abstand genommen, weil wir ihn von vorneherein als aussichtslos erachten.

5. Die Saccharomyzeten.

Der Konvention gehorchend, und nicht dem eigenen Trieb, schalten wir hier die Betrachtung der Hefepilze ein, die uns in ein ganz anderes Gestaltungsniveau versetzen. Die Ansicht, dass die Saccharomyzeten zu den Ascomyzeten gehörten, geht auf Rees und De Bary zurück; letzterer führte sie zwar als „zweifelhafte“ Ascomyzeten an, meinte aber doch, dass die nicht vollständige Aufbrauchung des Zytoplasmas bei der Sporenbildung an die Sporogenese im Ascus erinnerte. Brefeld hingegen bestritt dies und verglich die Sporenbildung bei den Saccharomyzeten mit jener in den Sporangien der Zygomyzeten. Was De Bary, vorsichtig verklausuliert und durchaus nicht als endgültig Feststehendes äusserte, wurde in den folgenden Jahrzehnten als fait accompli hingenommen und seither erscheinen die Hefen als nicht mehr wegzudenkender Bestandteil der „natürlichen“ Ascomyzeten-Systeme. De Bary erwog seinerzeit zwei Alternativen: entweder stellen die Hefepilze primär einfache Pilzformen vor, oder es sind For-

men, die auf regressivem Wege den Status der Einzelligkeit erlangt haben; die Überwertung der mutmasslichen Homologie zwischen Hefesporangium und Ascus bewog ihn, sich für die zweite Denkmöglichkeit zu entschliessen, und so gelten seither die Saccharomyzeten als reduzierte, „einzellig gewordene“ Ascomyzeten. In neuerer Zeit wird namentlich von Gu ill i e r m o n d, dem die Erforschung der Saccharomyzeten viele wertvolle Beiträge verdankt, die Anschauung in den Vordergrund gestellt, dass die einzelligen Hefen gewissermassen individualisierte, zur selbständigen Lebensweise übergegangene Sprossoidien von Endomyzetineen vortellten, eine Anschauung, die prima vista zweifellos sehr suggestiv wirkt und die auch sogar G ä u m a n n dazu bewogen haben mag, die Saccharomyzeten, im Anschluss an die Endomyzetinen, in die Sammelgruppe der Protoascineen (Hemiasi) einzureihen. Auch dieser Annahme kommt aber nicht mehr Wahrscheinlichkeitswert als der konträren Überlegung zu, dass nämlich die Hefen als primär einzellige Organismen angesehen werden könnten, die nach und nach die Entfaltungsfähigkeit der Fadenmyzelbildung erworben hätten. Wir möchten aus vergleichend-morphologischen und gestaltungsgenetischen Überlegungen heraus dieser letzteren, schon von De B a r y geäusserten, später jedoch in Vergessenheit geratenen Anschauung den Vorzug geben. Die vergleichende Morphologie und ihre Nutzenanwendung, die Phylogenie, kann sich nur an den für das stammesgeschichtliche Entfaltungsgeschehen charakteristischen Vorgang der fortschreitenden und aufstrebenden Entwicklung halten. Die Gestaltungslehre kann nur dann eine wissenschaftlich fundierte Basis erlangen, wenn sie die Rekonstruktion der eigengesetzlich ablaufenden phylogenetischen Gestaltung, wie sie sich in Zeit und Raum abgewickelt hat, anstrebt. Im allgemeinen wird die in der Natur eingeschlagene Reihenfolge vom Einfachen zum Komplizierteren immer der Weg sein, den man bei derartigen Untersuchungen zu beschreiten hat. Es soll allerdings nicht in Abrede gestellt werden, dass es auch regressive Entwicklungsprozesse gibt. Diese spielen sich aber, so weit unsere biologischen Erfahrungen reichen, immer in räumlich enger begrenzten Einheitsbereichen ab, ohne dass damit ein Typuswandel verbunden wäre. Ausserdem kann man Regressionen nur dort induktiv nachweisen, wo Übergangsstufen des Reduktionsvorganges noch vorhanden sind. Es geht zu weit, wenn man einer aprioristischen Auffassung zuliebe eine Konstruktion ohne Vergleichsstufen vornimmt, denn, nicht alles, was nicht da ist, muss einmal dagewesen sein. Und ein genuiner Ascus ist bei den Saccharomyzeten effektiv nicht vorhanden, ebensowenig wie Rudimente des ascogenen Hyphenapparates!

Die Zellvermehrung durch Sprossung, die den Typus der echten Hefepilze auszeichnet, muss nicht unbedingt mit der Sprosszellenbildung, wie sie in verschiedenen Gruppen hyphenbildender Pilze als eine mehr oder weniger von äusseren Bedingungen (Ernährung, Feuchtigkeit

u. dgl.) ausgelöste vegetative Vermehrungsart in Erscheinung tritt, vergleichbar sein. Und der Vorstellung, dass solche Sprosszellen sich zu autonomen Organismen, also gewissermassen neotenisch, verselbständigen hätten, stehen doch manche Bedenken im Wege. Dass solche Sprossoidien, nach Loslösung vom Muttermyzel, sich im Wege des gleichen Sprossungsvorganges zu vermehren vermögen, ergibt unbestritten ein dem Hefewachstum sehr ähnliches Bild. Man darf aber nicht übersehen, dass auf der Formstufe der Einzelligkeit — gleich ob es sich um einen Organismus oder nur um ein Organ handelt — die äussere Morphe allein trügerisch sein kann und dass daher auf Grund eines rein formalistischen Vergleiches eine Typusverwandtschaft nicht ermittelt werden kann.

Der Zellvermehrungsvorgang durch Sprossung tritt übrigens im Pilzreich nicht unvermittelt, etwa als eine „Anpassungsform“ an bestimmte Umweltbedingungen auf, sondern er ist, wie jede andere Gestaltungsmanifestation des Typus „Pilze“, im Gestaltungspotential der Protisten (Flagellaten und Protozoen) vorweggenommen. Folglich müssen wir auch hier den historischen Weg beschreiten, um zu einer konkreten Vorstellung zu gelangen. Bei der Zellsprossung handelt es sich im wesentlichen um ein vom Kern aus kontrolliertes oder mit diesem koordiniertes, lokal begrenztes Wachstum des Zytoplasten über die Oberfläche des Zellindividuums hinaus. Dieses kann entweder ein monadoider, oder ein amöboider, ein plasmodialer oder ein zystärer Körper sein. Die Folge dieses expansiven Wachstums ist entweder die Entstehung eines mehr oder weniger schlauchförmigen Fortsatzes oder das Hervortreiben einer kleineren, allmählich an Volumen zunehmenden Knospe. Ersterer bleibt gewöhnlich dauernd im Verbande mit der ihn erzeugenden Mutterzelle und kann, wie wir gezeigt haben, zum Ausgangspunkt eines Fadenmyzels werden. Letztere hingegen löst sich verhältnismässig bald vom Mutterindividuum ab, wird selbständig und kann sich im Wege des gleichen Sprossungsvorganges vermehren. Hyphenbildung und Zellsprossung stellen somit zwei Ausprägungstypen des gleichen oder sehr ähnlichen gestaltungs-genetischen Zellprozesses dar. Es erscheint weiters verständlich, dass in einer bestimmten Gestaltungsstufe der niederen Organismen die für den Mechanismus der quantitativen Individuenvermehrung günstige Zellsprossung erbtypisch fixiert ist. So u. a. bei den Hefen. Sie verleiht diesen Organismen ein charakteristisches, konstitutionelles Gepräge. Da somit die Bildungspotenz für den Zellsprossungsprozess im Erbsyndrom der Flagellaten, von denen sich die höherorganisierten Protisten, wie z. B. auch die niederen Pilze, abgewandelt haben, vorhanden ist, so erscheint es als durchaus verständlich, dass diese Potenz auch bei höheren, myzelbildenden Pilzen unter bestimmten Umständen zur Entfaltung gelangt, da auch diese ja die gleichen Bildungspotenzen vom gleichen Ursprungszentrum her mit-

bekommen haben. Wenn daher beispielsweise das Myzel der Endomyzeten die Zellsprossungspotenz aktiviert, so erscheint dies in unserer Betrachtungsweise durchaus logisch und erbbedingt. Die formale Ähnlichkeit dieser Zellsprossungen mit denen der Hefepilze aber berechtigt uns nicht, sie als den Ausdruck einer direkten Verwandtschaft oder gar einer neotenischen „Ableitung“ aufzufassen. Dies auch aus dem Grunde nicht, weil sowohl bei den Endomyzetinen als auch bei den Saccharomyzeten begeißelte Keimzellen fehlen und wir daher nicht in der Lage sind, das genaue Ursprungsniveau dieser beiden Pilzgruppen im Bereiche der Flagellaten zu lokalisieren. Die Hefen sind daher mit den Endomyzetinen ebenso sehr oder ebenso wenig „verwandt“, wie sie mit allen anderen Pilzen verwandt sein könnten, bei denen die Entfaltungspotenz für die Zellsprossung manifest wird. Während aber bei den höheren Pilzen die Zellsprossung als ein adaptiogenetisch ausgelöster Vermehrungsvorgang in Erscheinung tritt, stellt sie bei den Saccharomyzeten ein, diesen Gestaltungstypus charakterisierendes, hervorstechendes Merkmal dar, jedenfalls das auffallendste Merkmal, welches bei der Einzelligkeit dieser Organismen morphologisch präzise erfasst werden kann. Vom zellphysiologischen Standpunkt aus kann die Zellsprossung als besonders ökonomisch aufgefasst werden, da sich die Knospen noch vor Erreichung ihrer artspezifischen Grösse von der Mutterzelle lösen und selbständig zur normalen Grösse heranwachsen. Gleiche Zeit und gleiche Aussenbedingungen vorausgesetzt wird also die Zellvermehrung durch Sprossung eine ausgiebigere als die durch Zweiteilung sein. Es ist daher denkbar, dass die sich daraus ergebende erhöhte Vermehrungsrate der Hefen diese in die Lage versetzt hat, von bestimmten Lebensräumen rasch Besitz zu ergreifen und durch die daraus resultierende enorme Vergrößerung der aktiven Oberflächen jene chemischen Umsetzungen des Substrates vorzunehmen, die ein physiologisches Merkmal dieser Pilze sind.

Wesentlicher für die Beurteilung des Gestaltungstypus der Saccharomyzeten ist aber ihr Verhalten während der sexuellen und agamen Fortpflanzung. In organophyletischer Hinsicht besteht das Charakteristikum der Hefefortpflanzung darin, dass der Sexualakt und die Sporangienbildung in abbreviierter Abfolge miteinander kombiniert sind, oder anders ausgedrückt: Zygote und Gonangium sind im ontogenetischen Ablauf abbreviativ geschaltet. Dies ist so zu verstehen. Bei den einfachen Archimyzeten werden in der Ontogenese, in mehreren aufeinanderfolgenden „Generationen“ vegetative Zoosporangien erzeugt. Den Abschluss dieser agam sich fortpflanzenden Generationsfolgen bildet der Sexualakt, der mit der Bildung der Dauerzygote abläuft. Diese keimt durch Ausbildung eines ento- oder ektoangialen, zygotischen Zoosporangiums, welches seiner Topographie und seiner genetischen Funktion nach als Gonangium gekennzeichnet werden muss. Präzygotisches

und zygotisches Zoosporangium werden also auf getrennten Individuen bzw. Generationen erzeugt.

Bei den Saccharomyceten tritt das präzygotische Zoosporangium, bzw. in diesem Falle Sporangium, nicht in Erscheinung, die vegetativen Zellgenerationen werden im Wege der Zellsprossung gebildet, und stellen somit eine quantitativ und zeitlich ausgedehnte vegetative Phase der Ontogenese vor. Den Abschluss des ontogenetischen Zyklus bewirkt der Sexualakt. Dieser spielt sich in Form einer iso- oder anisogamen Hologamie, zwischen zwei einkernigen, unbeweglichen Individuen ab, die ihrer Herkunft nach als umgestimmte, sexualisierte Individuen, mithin als Gamonten, anzusehen sind. Die Vereinigung der beiden Partner geschieht durch Vermittlung eines mehr oder weniger langen schnabelförmigen Fortsatzes, der meist an einem Ende der länglichen Gamontenzelle hervorgetrieben wird. Vergleichbares haben wir bei der Gamontenkopulation festsitzender Chytridien gesehen. Die daraus hervorgehende Kopula oder Zygote kann entweder eine einheitliche rundliche oder längliche Gestalt annehmen, oder sie lässt bis zur Keimung ihre Zusammensetzung aus den zwei Hologamonten äusserlich erkennen, in welchem Falle sie eine zweigliedrige Gestalt mit einheitlichem Lumen hat. In der Zygote erfolgt die Karyogamie, von Ausnahmefällen abgesehen, gleich, auf die in der Regel die Reduktionsteilung folgt. Diese vollzieht sich in zwei aufeinanderfolgenden Kernteilungsschritten, dem noch ein dritter folgen kann: es werden 8 haploide Sporenkerne gebildet, um die sich simultan die Sporenanlagen aus dem Zytoplasma ausdifferenzieren. Abweichungen von der Achtzahl kommen natürlich vor, die auf verschiedene Arten verteilt sein können, oder aber als Hemmungen in der Sporogenese auch bei ein und derselben Art vorkommen. Die Keimung der Zygote geschieht also endoangial, sie geht in die Zustandsphase des Gonangiums direkt über, ausgenommen in seltenen Fällen, wo die Karyogamie verspätet einsetzt und der dikaryotische Zygoteninhalt ungeteilt epiangial hervorsprosst. Das stellt aber nur eine epigenetische Variante des normalen Vorganges dar, der allein für die Typusbetrachtung massgebend ist. Die Sporen werden durch Zerfall der Sporangienwand frei und keimen gewöhnlich ohne sonderliche Ruhepause sofort zu einzelligen vegetativen Individuen aus. Ihre Keimzellnatur und ihre Umstimmbarkeit als solche manifestiert sich in jenen Fällen, in denen die Sporen, mitunter noch innerhalb des Sporangiums, die Kopulation vornehmen. Dass sie dies tun können ist nur vom Standpunkte aus verständlich, dass sie Gonenkeimlinge vorstellen, die ihre sexuelle Differenzierung sofort auswirken lassen und somit als Gameten oder Gametosporen funktionieren. Diese verstärkt abbreviative Schaltung bewirkt innerhalb der Saccharomyceten die Ausprägung einer besonderen Typusvariante, nämlich des Diplontentypus. Alles in allem genommen präsentiert sich der Sexualakt und seine weitere Keimungs-

abfolge grundsätzlich im Niveau jener Sexualprozesse, die wir auch schon bei anderen primitiven, unbeweglichen Organismen festgestellt haben, und wie er sich auf dieser Entwicklungsstufe nicht viel anders abspielen kann. Selbst beim besten Willen kann da nichts „Vergleichbares“ mit dem komplizierten Befruchtungsvorgang der Ascomyzeten aufgedeckt werden.

Fasst man die im Sporangium entstehenden Sporen als antizipativ enzytierte Keimzellen auf — die letzten Endes ja doch auf begeisselte Schwärmer eines uns unbekannten monadoiden Ursprungstypus zurückgehen dürften — so kommt in phylogenetischer Betrachtung diesen Sporen die Dignität von Zysten zu. Da ferner diese Sporen, nach ihrer Befreiung aus dem Sporangium, durch Grössenzunahme direkt in den vegetativen (trophischen) Zellzustand übergehen, so haben wir einen lehrreichen Fall vor uns, der uns die zystogene Natur der vegetativen Einzelzelle während ihrer frühen ontogenetischen Entfaltung vor Augen führt. Kurz, wir finden bei der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Analyse des Saccharomyzetentypus lauter Organisationsmerkmale, wie sie uns im Gestaltungsbereiche der primitiven, einzelligen Archimyzeten entgegentreten. Damit soll nicht gleich für eine „Verwandtschaft“ mit oder für eine „Ableitung“ von diesen playdiert werden. Bescheiden stellen wir bloss fest, dass die gestaltungsanalytische Betrachtung uns die Möglichkeit gibt, das Gestaltungsniveau der Hefepilze vorurteilsfrei zu präzisieren. Das Fehlen begeisselter Schwärmer schiebt uns da einen Riegel vor, um eine konkrete Beziehung zu bestimmten Archimyzetengruppen zu ermitteln. Eines lässt sich jedoch sagen: die phyletische Gestalt der Saccharomyzeten stimmt in ihren wesentlichen Zügen mit jenen Gestaltungstypen überein, die ungefähr im Niveau der rezenten einzelligen Archimyzeten stehen. In einem Punkte stellen wir allerdings bei ersteren eine epigenetisch bedingte Niveaudifferenz fest, nämlich in der abbreviativen Schaltung von Zygote und Sporangium wie auch im — vielleicht damit in einem korrelativen Verhältnis stehenden — Fehlen des präzygotischen Sporangiums. Letzteres könnte vielleicht so gedeutet werden, dass man sagt, die quantitativ gesteigerte Zellvermehrung durch Sprossung machte eine Vermehrung durch endogene Keimzellbildung überflüssig; doch das erscheint zu sehr anthropomorphistisch erfüllt. Wahrscheinlicher erscheint es, dass die vegetative Sporangialphase in den Ablauf des aktuellen Sexualvorganges eingebaut, d. h. abbreviativ geschaltet ist. Durch diese Entfaltungssituation erscheinen die Saccharomyzeten im Vergleich zu den Archimyzeten — die wir hier immer nur als Vergleichsmoment heranziehen — als stärker „abgeleitet“, oder wie wir sagen: die Hefepilze haben im Wege einer ontogenetischen Abbreviation in der reproduktiven Sphäre eine fortgeschrittene Schaltungsstufe der Reproduktionsphasen erlangt. Dadurch ist ein integrativer Gestaltungstypus entstanden, welcher im Bereiche der primitiven

Pilze ein höheres Entwicklungsniveau einnimmt. Die ontogenetische Abbreviation berechtigt uns, in den Saccharomyzeten einen in sich geschlossenen Gestaltungstypus zu erblicken, weil bei seiner Ausprägung eine Abwandlung des primären Archimyzeten-Typus am Werke gewesen ist. Seine Stellung im System kann er somit nur im phylogenetischen Niveau der niederen Pilze als eine selbständige, parallele Abwandlungsreihe einnehmen.

6. Die Ustilagomyzeten (Ustilagineen).

Zu den dogmatischen Postulaten, die sich allmählich durch alle Lehrbücher — die erfahrungsgemäss selten geschrieben, sondern meistens „abgeschrieben“ werden — fortgeerbt haben, gehört auch die Meinung, dass die Ustilagineen zu den Basidiomyzeten gehörten. Die Ursache davon ist, dass man namentlich in der letzten Zeit, von den sexualgenetischen Experimenten stark beeindruckt, das Hauptaugenmerk auf das Verhalten der Sporidien gelenkt, diese als die aktuellen Geschlechtszellen aufgefasst und das Promyzel, auf dem sie entstehen, in die Zwangsjacke eines Homologon der Basidie gesteckt hat. Den richtigen, man möchte sagen „legitimen“, Sexualakt der Ustilagineen, der unseren Alten recht wohl bekannt gewesen ist, kennen die jungen Botaniker nicht mehr. Daher die falsche Interpretierung, daher die so kunstvollen, aber ach! so unrichtigen „Homologisierungen“ am grünen Tisch. Die landläufige Auffassung geht dahin, dass die Brandspore einer „Chlamydospore“ — also dem unpräzisesten morphologischen Begriff in der Mykologie — entspricht und dass sie sich bei der Keimung wie eine „Hypobasidie“ verhält; das daraus hervorgehende Promyzel wird dann der „Epibasidie“, die Sporidien den „Basidiosporen“ gleichgestellt. In diesem äusserlich ähnlichen Verhalten mit dem der keimenden Teleutospore erblickt man den Ausdruck einer verwandtschaftlichen Bindung mit den Uredineen, und das wiederum führte zur Zusammenfassung dieser mit den Ustilagineen in die Gruppe der „Hemibasidii“, die man den „Eubasidii“ voran- oder nachstellt. Diese Ansicht ist heute durch den Unterricht so gefestigt, dass man wahrscheinlich mit dem Auge des Psychiaters angesehen wird, wenn man es wagt, eine andere Meinung zu vertreten. Wir wagen es aber trotzdem, u. zw. aus folgenden Gründen.

Bleiben wir zunächst bei der Brandspore. Diese als „Chlamydospore“ zu kennzeichnen ist an sich schon eine missliche Angelegenheit, weil der Begriff Chlamydospore zu vieldeutig ist. Definitionsmässig versteht man unter einer solchen einen Dauerzustand, der sich innerhalb einer Myzelzelle ausdifferenziert und mit einer eigenen dicken Membran versieht. Prinzipiell tun aber Zygosporien, Oosporen usw. innerhalb der betreffenden „Mutterzellen“ das Gleiche, u. zw. deswegen, weil

sie sich einfach nicht anders ausbilden können. Organophyletisch betrachtet stellen nämlich alle diese Sporenzustände einen „Rückschlag“ auf das primäre Zystenstadium vor, von welchem die Gestalt aller Pilze abgewandelt wurde. Eine Zyste in ihrer primären Ausprägung im Gestaltungstypus der Flagellaten hat aber die charakteristische Eigenschaft — auf welcher ja die morphologische und morphogenetische Präzisierung des Begriffes „Zyste“ beruht — dass eine bestimmte, mono- oder polyenergetische Zelleinheit sich entspannt, durch Wasserabgabe kontrahiert, in den Latenzzustand übergeht und eine Membran an ihrer freien Oberfläche ausscheidet. Chlamydosporen, Zygoten, Zygosporien, Oosporen und wie sie alle heißen wiederholen innerhalb der ontogenetischen Generationsfolgen diesen Prozess, u. zw. überall und jedesmal, wo die individuelle Entwicklung in irgend einer Form neu einsetzt; und dass diese mit jenem Stadium beginnt, von dem die Gestaltung des betreffenden Erbtypus ihren Ablauf genommen hat, ist selbstverständlich. Das, was man als „Rückschlag“ bezeichnet, ist also eine eigengesetzlich sich wiederholende morphologische Manifestation der erbtypisch gebundenen Entfaltungspotenzen. Alle diese sogen. „Sporen“, die man je nach Entstehungsart und Entstehungsort adjektivisch besonders bezeichnet, können nicht anders zur Ausbildung gelangen, als es den im Erbtypus enthaltenen Entfaltungsanlagen entspricht. So auch die Chlamydosporen, unter welchen man gewöhnlich solche zystogene Dauerstadien versteht, die sozusagen „ohne besonderen Anlass“ in vegetativen Zellen entstehen.

Nun entstehen die Brandsporen — so kann man es wenigstens lesen — in „vegetativen“ Zellen des septierten Myzels, aber schon der Umstand, dass in solchen „Chlamydosporen“ die Reduktionsteilung lokalisiert ist, lässt Bedenken gegen ihre „vegetative“ Natur aufkommen, denn eine allgemein biologische Erfahrung lehrt, dass die Reduktionsteilung immer in solchen Organen auftritt, die ontogenetisch mit dem Sexualakt gekoppelt sind; stellt doch die Reduktionsteilung die letzte Phase des amphimiktischen Prozesses dar. Bei der Beurteilung der Brandspore dürfen wir uns daher nicht allein an ihre Morphologie halten, sondern wir müssen ihre Genese, ihre genetische Motivierung innerhalb des ontogenetischen Ablaufes ins Auge fassen.

Vorher sei noch ein Rückblick gestattet, der sich auf den Vergleich eines umfassenden Tatsachenmaterials stützt. Bei den Thallophyten sind, wie schon gezeigt wurde, zwei Organtypen der Fortpflanzung ausgeprägt, einerseits das Zoosporangium bzw. Sporangium, und andererseits das Gametangium. Ersteres kommt normalerweise an zwei Stellen des ontogenetischen Ablaufes zur Entfaltung, u. zw. erstens dort, wo es phylogenetisch motiviert erscheint, d. h. bei der Keimung der Zygote, und zweitens in fertilisierten Zellen des erwachsenen Thallus, letzteres vermöge der prospektiven Fortpflanzungspotenz einer jeden Thallus-

zelle. Dieser Tatbestand hat einen so allgemeinen Geltungsbereich, dass er bei der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung der Organismen und ihrer Fortpflanzungsorgane stets als Leitmoment vorangestellt werden muss. Wenn folglich die Ustilagineen aus diesem allgemeinen Rahmen scheinbar herausfallen, so muss dies wohl an einem analytischen Fehler liegen.

Wir fragen uns daher: sind die Ustilagineen heute noch im Besitze von Geschlechtsorganen, die man als Gametangien ansprechen kann, und wo treten sie während der Ontogenese auf? Denn dass eine Sexualität bei diesen Pilzen wirksam ist, geht doch aus der Heterothalie und aus der experimentellen Herstellung von Rassenkreuzungen unzweideutig hervor. Diese Experimente wurden mit Sporidien-Kombinationen ausgeführt, und somit lautet die zweite Frage: sind diese miteinander in Sexualreaktion tretenden Sporidien wirklich die legitimen Geschlechtszellen oder liegt hier vielmehr eine sekundäre Dislozierung der Sexualfunktionen vor?

Für die Beantwortung der ersten Frage stehen verhältnismässig wenige Befunde zur Verfügung, doch schon Woronin hatte bei der Bildung der „Sporenballen“ von *Tubercinia Trientalis* Vorgänge beobachtet, die das Vorhandensein eines angiogamen Befruchtungsprozesses vermuten lassen. Es handelt sich dabei um das Aneinanderlegen zweier verdickter Hyphenseitenäste und um ihre zygotrope Umschlingung, etwa nach Art der Kopulation mancher Zygomyceten. In den daraus hervorgehenden Hyphenknäueln, welche die Beobachtung erschweren, liegen schliesslich die Sporen eingeflochten. Eine ähnliche zygotrope Umschlingung von Hyphenästen haben Ferdinandsen und Winge bei *Entorrhiza Raunkieriana* im Zusammenhang mit der Sporenbildung beobachtet und die Bilder davon, die zum Vorschein kommen, erinnern durchaus an die Befruchtung einer *Endogone* oder *Bdellospora* u. a. Die Zweikernigkeit der endständig entstehenden Sporen rechtfertigt die Annahme, dass diese tatsächlich einem Kopulationsakt ihre Entstehung verdanken und dass sie nicht wie vegetative Chlamydo-sporen entstehen. Die Zygotennatur der Brandspore geht aber aus den neueren Untersuchungen von Liro an *Ustilago Vuijckii* mit aller Deutlichkeit hervor. Hier geht der Brandsporenbildung eine angiogame Kopulation zwischen zwei benachbarten Myzelzellen voraus. Die Zelle, in welcher sich die Brandspore entwickelt, muss als weibliche Gametangienzelle angesprochen werden; die männliche, von Liro direkt als „Antheridium“ bezeichnet, stellt eine bogenförmige Verbindung, äusserlich gesehen an eine „Schnalle“ erinnernd, mit der weiblich determinierten Zelle her. Dieser Vorgang bietet eine beachtenswerte Ähnlichkeit etwa mit dem Befruchtungsakt der Endomyzetineen, bloss mit dem Unterschiede, dass bei der genannten *Ustilago*-Art die Zygote, in der auch die Karyogamie vollzogen wird, als Zygospore innerhalb des weib-

lichen Gametangiums ausreift. Nach Erreichung der vollen Reife dient sie als Vermehrungs- und Verbreitungsorgan, die Keimung zum Sporangium erfolgt unabhängig vom Mutterindividuum, worin ein noch relativ primitives Verhalten zu erblicken ist.

Liro konnte auch eine apandrische Entstehung der Sporen feststellen, wodurch auch die Möglichkeit der Ausbildung einkerniger, haploider Sporen gegeben erscheint. Dies steht im Einklang mit den Beobachtungen von Boss an *Ustilago ischaemi*, aus welchen die apomiktische Entstehung haploider Brandsporen hervorgeht, ein übrigens bei den Ustilagineen nicht seltenes Vorkommnis, das umso mehr den Eindruck der Entstehung vegetativer Chlamydosporen erwecken kann. Aus diesen zwar noch spärlichen aber durchaus verlässlichen Befunden muss die Brandspore als ein Gebilde angesehen werden, welches, zumindest primär, auf sexuellem Wege entsteht und somit als eine Zygote (Zygospore), und nicht als Chlamydospore, angesprochen werden muss. Jedenfalls steht, was für unsere gestaltungsgenetische Analyse des Ustilagineen-Typus von wesentlicher Bedeutung ist, folgendes fest: die Ustilagineen besitzen noch einen angio gamen Befruchtungsakt, dessen Resultat die Bildung einer Zygospore, der Brandspore, ist und damit haben wir den primären, „legitimen“ Ort des Sexualaktes während der normalen Ontogenese ermittelt. Allerdings gewinnen wir aus dem bekannten Tatsachenmaterial den Eindruck, dass der Sexualakt bei den rezenten Ustilagineen im „Abklingen“ begriffen ist, auto- und apomiktische Vorgänge scheinen in steigendem Masse an dessen Stelle zu treten. In letzterem Sinne sind wohl die Befunde Dangeard's an *Entyloma Glauicii* aufzufassen, bei dem männliche Gametangien nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen sind, in der Sporenanlage aber trotzdem eine Kernverschmelzung, als Rest der ursprünglich amphimiktischen Befruchtung, vor sich geht. Offenbar liegt hier ein Fall von Autogamie vor, was umso plausibler erscheint, als das endophytische Myzel vieler Ustilagineen dikaryotisch ist, womit die Voraussetzung für die sexuelle Kernverschmelzung am Ort der legitimen Befruchtung gegeben ist.

Stellt somit die diploide Brandspore eine Hypnozygote vor, so steht zu erwarten, dass ihre Keimung das für solche Organe charakteristische, d. h. erbmassig bedingte Verhalten aufweist. Wir wollen nochmals in Erinnerung bringen, wie sich die Keimung einer Zygote erbbedingt vollzieht. Der primäre Fall ist der, dass sich die Zygote direkt in ein Zoosporangium oder, bei Aplanosporie, in ein Sporangium umwandelt, mit der physiologischen und topographischen Determinierung eines Gonangiums. In anderen, vom ersteren epigenetisch abgewandelten Fällen keimt die Zygote mittels eines Schlauches aus, in den die aktuelle Funktion des Zoosporangiums respektive Sporangiums hinausverlegt wird: sie geht also in die Entfaltungsphase des ektoangialen Gonangiums über. Damit ist morphologisch eine Differenzierung in ein Hypno-

(oder seiner Lage nach auch Hyposporangium) und in ein Episporangium gegeben (vgl. *Protomyces*, *Polyphagus* u. a.). Diese Gliederung in einen hypno- (bzw. hypo-) und in einen episporangialen Abschnitt des Zygotenkeimes ist somit — und das wollen wir besonders unterstreichen — im Bereiche der niederen Pilze als eine typische Entfaltungseigenart vorweggegeben; sie stellt einfach einen Keimmodus dar, und keine adaptiogenetische Reaktion. Eine weitere Entfaltungsstufe ist dann gegeben, wenn der episporangiale Abschnitt nicht sofort in die reproduktive Phase eintritt, sondern zunächst als vegetativ erscheinender, mit begrenztem Wachstum versehener Keimschlauch hervorsprosst, und der erst nach Abschluss seines Wachstums mit der Ausbildung eines terminalen Keimsporangiums endet. Diese Stufe stellt den Übergang zur Verlegung der Sporangienbildung auf das vegetative, vollentwickelte Myzel vor und ist zunächst nur vom vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus verständlich, nämlich wenn man diesen Keimschlauch organogenetisch dem Episporangium gleichstellt. Man kann, in etwas verallgemeinerter Form und unter Zugrundelegung des organophyletischen Überblickes, diesen mit begrenztem Wachstum versehenen, aus der keimenden Zygote hervorstwachsenden und zunächst steril verbleibenden und dem episporangialen Abschnitt des Zygotenkeimlings homologen Keimschlauch allgemein als *Promyzel* bezeichnen.

So betrachtet, finden wir die letztere Situation auch bei der Keimung der Brandspore vor; diese keimt mit einem relativ kurzen vegetativen Keimschlauch von begrenztem Wachstum aus, in den die aus der Reduktionsteilung hervorgehenden haploiden Kerne hineinwandern. Ein Unterschied besteht bloss darin, dass diese Kerne nicht, wie man es nach dem organophyletischen Vergleich erwarten würde, zu Kondensationszentren für die Ausdifferenzierung „endogener“ Sporen werden. Letztere werden vielmehr „exogen“ als längliche, pfriemliche oder sichelförmige Vermehrungskörper entweder am Scheitel (*Tilletiaceae*) oder an den Flanken (*Ustilaginaceae*) des Promyzel ausgebildet. Es sind dies die „Kranzkörperchen“ oder die *Sporidien*. Die Verlegung der Sporenbildung aus dem Inneren des Sporangiums an die freie Oberfläche desselben haben wir bereits in einem anderen Zusammenhange als eine sinngemässe, anschauliche Einrichtung gekennzeichnet, die die stärkere Exposition der Vermehrungskeime an die bewegte Luft begünstigt. Dieser ökologische Zusammenhang gilt sicher auch für den Fall der in Phanerogamen lebenden Ustilagineen, welche somit die Verbreitung der Sporidien dem Wind überantworten müssen. Dagegen ist es nicht richtig, in der Gliederung der keimenden Brandspore in einen hypo- und einen episporangialen Abschnitt — oder, wie gewöhnlich gesagt wird, in eine Hypo- und Epibasidie — eine „Anpassung“ an die terrestrische Lebensweise dieser Pilze zu erblicken. Diese morphologische Gliederung ist vielmehr schon im Erbtypus verankert und wenn

ein „sinngemässer“ Zusammenhang zwischen dieser Organdifferenzierung und der Lebensweise besteht, so nur in folgendem Sinne: Die Ustilagomyzeten sind eine Gestaltungsreihe, die ihre primäre endobiotische Lebensweise beibehalten hat und somit befähigt gewesen ist, auch auf die endophytische Lebensweise in phanerogamen Landpflanzen überzugehen. Das erbtypisch gegebene und beibehaltene Merkmal der Zygotenkeimung mittels eines dem Episporangium homologen Promyzels hat sich offensichtlich für die aerophile Lebensweise bewährt (als „zweckmässig erwiesen“) und hat bloss eine Umprägung in Richtung zur exogenen Abgliederung der Sporen erfahren. Wenn also von einer „Anpassung“ die Rede sein muss, so kann diese höchstens auf die Bildungsweise der Sporidien Bezug haben. Und was die Sporidien selber anbelangt, so sind wir auf Grund unserer gestaltungs-genetischen Analyse berechtigt, sie als Homologa der endogenen Sporen des Episporangiums aufzufassen. Brandspore, Promyzel und Sporidien stellen gemeinsam einen morphologischen Komplex dar, der im wesentlichen einer Prolongation des zygotischen Sporangium entspricht. Abbreviation und Prolongation während der Ontogenese sind aber die beiden wirksamen Gestaltungsfaktoren, die in der Phylogeneese eine Typuswandlung herbeiführen können. Wir können daher jetzt schon sagen, dass die Ustilagomyzeten im Reich der Pilze eine autonome Gestaltungsreihe vorstellen, die, soweit wir bisher sehen konnten, durch ein relativ ursprüngliches phylogenetisches Merkmalssyndrom ausgezeichnet ist.

Die analytisch ermittelte Feststellung, dass die Sporidien als Homologa der endogenen Sporen eines Episporangiums aufzufassen sind, zieht die weitere Konsequenz nach sich, dass die Sporidien durch die in der Zygote oder im Episporangium vorangehende Reduktionsteilung in zwei Geschlechter aufgespalten werden. Darauf beruhen die sexual-genetischen und Bastardierungsversuche, die in den letzten Jahren an Hand der Sporidienreaktionen durchgeführt wurden. Die Sachlage ist klar, da in der Zygote, als Gonagium (Gonotokont), die genotypische Determierung der Keimzellen vollzogen wird, die somit die Anlage von Gameten oder Gametosporen mitbekommen. Die sexuelle Potenz dieser letzteren kann sich sofort nach ihrer Befreiung auswirken, d. h. sie können gleich eine sexuelle Reaktion vornehmen. Oder aber die sexuelle Potenz bleibt noch latent und der Kopulationsakt erfolgt zu einem späteren Zeitpunkt des ontogenetischen Zyklus. Bei den Ustilagineen trifft der erstere Fall zu, die Sporidien, die wir ihrer sexuellen Determinierung und ihrer Reaktionsweise nach als Gametosporen betrachten können, nehmen gleich nach ihrer Befreiung, manchmal sogar noch am Promyzel, eine Kopulation vor, die ihrem Aspekte nach unbedingt den Eindruck einer sexuellen Verschmelzung zweier Gametenzellen macht. Aus diesem Tatbestande ergibt sich aber die vorerst

paradox erscheinende Situation, dass innerhalb der Ontogenese die Befruchtung an zwei Orten vorgenommen würde. Das widerspräche allen Erfahrungen in der Biologie und ist auch genetisch undenkbar.

Das Verhalten der Kerne während und nach der Sporidienkopulation klärt jedoch die Situation auf. Die zweifellos in plus und minus differenzierten Sporidienkerne verschmelzen bei der plasmogamen Vereinigung der Sporidienzellen, die durch Bildung einer Kopulationsbrücke geschieht, nicht miteinander. Sie bleiben von Anfang an getrennt und leiten so lediglich die dikaryotische Phase des endophytischen Myzels ein. Dieser dikaryotische Zustand persistiert — normaler Ablauf des Lebenszyklus vorausgesetzt — bis zur Bildung der diploiden Brandsporen, in welchen, wie gesagt wurde, die Karyogamie vor sich geht. Die Haplophase ist durch die keimende Zygote (Brandspore), durch das Promyzel und durch die Sporidien (die sich mitunter noch autonom vermehren können) repräsentiert. Die durch die Sporidienkopulation eingeleitete Diploidisierung, oder richtiger gesagt, Dikaryotisierung schafft im Wege eines genetisch herbeigeführten heterokaryotischen Zustandes der Myzelzellen die physiologische Voraussetzung für das Zustandekommen des legitimen Befruchtungsaktes, wie wir ihn eingangs beschrieben haben; und ebenso ist damit die Voraussetzung für alle regressiven Abwandlungsstufen des ursprünglich amphimiktischen Sexualaktes gegeben. Gleichgültig ob noch ein deutlich erkennbarer angiogamer Befruchtungsvorgang mit morphologisch ausgeprägten, sich umschlingenden Gametangien vorhanden ist, oder ob sich dieser Vorgang, infolge des regressiven „Abklingens“ nur mehr in Gestalt einer seitlichen, „schnallenförmigen“ Brückenkopulation vollzieht, die Prämissen dafür sind in der dikaryotischen und heterokaryotischen Konstitution der Myzelzellen gegeben. Die brückenförmigen Zellverschmelzungen am dikaryotischen Myzel, wie sie Thren bei *Ustilago nuda*, oder die sogen. „Schnallen“, wie sie Stempell bei *Entyloma Calendulae* oder Seyfert bei *Ustilago Vuijckii* beobachtet haben, und die als „Vorrichtungen“ zur Erhaltung des dikaryotischen Zustandes aufgefasst werden, stellen in Wirklichkeit Abschwächungsstufen des ursprünglichen Befruchtungsapparates vor, wie er noch in einigen Fällen erhalten geblieben ist. Es wäre auch zu teleologisch gedacht, wenn man in diese Zellbrücken eine bewusste Absicht hineininterpretieren wollte für die Sicherstellung eines Zustandes, der auf viel einfacherem Wege hergestellt werden könnte. Es ist zwar richtig, dass im Wege dieser Brückenverschmelzungen der dikaryotische Zustand immer wieder in den Zellen hergestellt wird, doch das geschieht in dieser Weise nicht deswegen, weil sich die Ustilagineen eine besonders „sinnvolle“ Vorrichtung dafür ausgedacht haben, sondern weil diese Prozedur einfach da ist, u. zw. als ein Rest eines sehr wesentlichen und bei allen Pilzen vorhandenen Vorganges, nämlich der Befruchtung! Es sei an dieser

Stelle Allen gesagt, dass die Natur immer nur mit einfachen Mitteln arbeitet, u. zw. mit solchen, die in der Eigengesetzlichkeit des stammesgeschichtlichen Gestaltungsgeschehens gegeben sind. Gewiss, ein Organ kann je nach der jeweiligen physiologischen oder adaptiven Inanspruchnahme „zweckmässig“ erscheinende Umprägungen erfahren. Damit es aber das tut, muss es vorher vorhanden sein, denn aus dem Nichts wird nichts. Im konkreten Falle verhält sich die Sache wohl so, dass die Befruchtungsorgane eine fortschreitende vestigiale Vereinfachung erfahren, warum, das wissen wir nicht. Aber sie tun es. Und dass bei der Befruchtung überall eine Verdoppelung der haploiden Kernzahl vor sich geht, ist, biologisch gesprochen, eine Binsenwahrheit. Es ist daher die natürlichste Sache von der Welt, dass bei den „Brücken“- oder „Schnallen“-Kopulationen der zweikernige Zustand hergestellt wird, u. zw. geschieht das nicht um den Zustand der Dikaryophase ad hoc herzustellen oder zu „sichern“, sondern die Dikaryophase entsteht hier, wie überall, einfach als die selbstverständliche Folge eines, wenn auch „abgeschwächten“ Befruchtungsaktes. Das ist das ganze „Geheimnis“.

Die Ustilagineen präsentieren sich im Lichte der vorangegangenen gestaltungsgenetischen Analyse als ein besonderer, in sich geschlossener Typus von Pilzen, der in seinem phylogenetischen Syndrom sowohl relativ ursprüngliche als auch abgewandelte Züge erkennen lässt. Dadurch kommt ihnen eine Bedeutung zu, die über den Rahmen des rein fachlichen Interesses hinausgeht. In dem Vorhandensein eines noch nachweisbaren zygotischen Befruchtungsaktes erkennen wir noch ein primäres Verhalten. Morphologisch betrachtet weist die „legitime“ Befruchtung Ähnlichkeiten mit der Angiogamie der Zygomyceten auf. Auch die nachfolgenden regressiven Abwandlungsstufen dieses primären Befruchtungsvorganges zeigen, morphologisch wenigstens, Übereinstimmungen mit ähnlichen Abwandlungen des Geschlechtsgeschehens im Typusbereich der Zygomyceten. Man denke da etwa an *Basidiobolus*, oder an die Endomycetinen. In Ermangelung ausreichender Unterlagen darf man aus diesem vorläufigen Tatbestande den Schluss ziehen, dass der Typus der Ustilagineen ungefähr jenem Entfaltungsniveau entspricht, welches durch den Gestaltungstypus der *Zygomycetes* (s. l.) heute gekennzeichnet ist. Man missverstehe uns da nicht. Wir wollen damit nicht sagen, dass wir die Ustilagineen von den Zygomyceten „ableiten“, sondern wir behaupten billigerweise nur, dass namentlich die Gestalt der primären Geschlechtsorgane der Ustilagineen eine habituelle und funktionelle Übereinstimmung mit jener der Zygomyceten erkennen lässt, woraus geschlossen werden kann, dass das Entfaltungszentrum der *Ustilagomycetes* ungefähr im Niveau desjenigen der *Zygomycetes* stehen dürfte. Mehr wollen wir nicht behaupten.

Unabhängig von dieser Frage wollen wir ferner feststellen, dass wir die Ustilagomyzeten als eine gegenwärtig noch in fortschreitender Abwandlung begriffene Reihe auffassen, die sich somit in aufstrebender Entwicklung befindet. Wir können keinen Grund finden, weshalb die Ustilagineen „in Anpassung an die parasitäre Lebensweise“ reduzierte Formen (nach der üblichen Auffassung sogar reduzierte Basidiomyzeten!) vorstellen sollen. Es ist eine schwere Zumutung an den phylogenetischen Verstand einem einreden zu wollen, dass aus so hochorganisierten Pilzformen, wie den Basidiomyzeten, die einfach gebauten Ustilagineen im Wege einer Typusreduktion „entstanden“ sein sollen! Hingegen erscheint uns die Vorstellung geläufiger, dass ein verhältnismässig einfach organisierter Pilztypus, der entweder von Anfang an eine endobiotische Lebensweise hatte oder dank seinen gestaltlichen Bedingtheiten sich relativ leicht die endophytische Lebensweise gefügig machen konnte, diesen Lebensraum weiter beibehalten hat und innerhalb desselben jene gestaltlichen Abwandlungen in orthogenetischer Abfolge durchlaufen hat, die zur Ausprägung des rezenten Typus geführt haben. Wie schon einmal hervorgehoben wurde steht unserem genetisch eingestellten Erkenntnisvermögen die Vorstellung einer Entwicklung in aufstrebender Richtung näher als das umgekehrte Verhalten. Im letzteren Falle verlangt man immer objektiv erkennbare regressive Übergangsstufen.

Man wird hier einwenden können, dass gerade unsere Auffassung vom regressiven „Abklingen“ des legitimen Befruchtungsvorganges für eine „absteigende“ Entwicklungsrichtung spricht. Dieser Einwand ist nur bedingt stichhältig. Wir erinnern neuerdings daran, dass zwischen dem autonom vor sich gehenden Abwandlungsprozess in der reproduktiven Sphäre und dem des Somas eines Organismus nicht immer eine kompensierte Korrelation besteht und dass daher die getrennte Wertung dieser beiden Merkmalskomplexe nur zu einem relativen Urteil führen kann. Es ist also richtig, dass die geradezu vor unseren Augen, also in der Gegenwart, abrollende Regression im Bereich der sexuellen Fortpflanzung der Ustilagineen zu einer Vereinfachung, Rudimentierung des primären Sexualapparates führt. Jedoch, in der aktuellen Sexualisierung der Sporidien und in ihrer akzessorischen Einschaltung in den Gesamtprozess der Befruchtung erblicken wir eine Kompensation für den regressiv bedingten Verlust, und darin liegt eine progressive konstitutionelle Abwandlung des vorliegenden, man möchte fast sagen, noch „unfertigen“ Organismentypus. Diese innere Abwandlung geschieht mit den Mitteln, die diesem Typus von seinem phyletischen Gestaltungspotential her zur Verfügung stehen, sie verläuft in orthogenetischem und somit in fortschreitendem Sinne; sie sichert zugleich seinen erblichen Mechanismus und seinen Genotypus. Man braucht daher nicht zum so beliebten Auskunftsmittel der „Ableitungen“ zu greifen. Wenn

ein Gestaltungstypus im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Vergangenheit einmal in eigengesetzlicher Konsequenz ausgeprägt ist, so gehen alle Abwandlungsimpulse in streng an das erbtypische Potential gebundener Weise vor sich. Eine mutative Änderung von Phylotypen lässt sich — wir wollen es gerne gestehen — in der Gegenwart leider nicht nachweisen. Nach unseren gegenwärtigen vererbungstheoretischen Vorstellungen würde eine Typusmutation dann entstehen können, wenn während der frühesten Ontogenese eine wesentliche Genmutation der Geschlechtszellen, und das wahrscheinlich nur während des meiotischen Prozesses, herbeigeführt werden könnte. Ein solches, aus den Tatsachen des stammesgeschichtlichen Wandlungsgeschehens geforderte Experiment wurde jedoch nie ausgeführt und dürfte auch schwer reproduzierbar sein.

Zur vollständigen Charakterisierung des Ustilagineen-Typus führen wir noch die sogenannten Konidien an. Diese entstehen endständig an freien Hyphenästen, die aus dem befallenen Pflanzenorgan, etwa durch die Spaltöffnungen eines Blattes, herauswachsen. Sie können aber auch an anderen Stellen des Myzels entstehen, so z. B. an den keimenden Sporidien von *Tilletia* u. a. Es fragt sich daher, was diese Konidien in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung für Pilzorgane vorstellen. Wir bringen in Erinnerung, dass das Sporangium (bzw. Zoosporangium) an zwei Stellen der ontogenetischen Entfaltung der Thallophyten auftreten kann, nämlich einerseits bei der Keimung der Zygote (als zygotisches Sporangium) und andererseits als thallusbürtiges, also verspätet zur Entwicklung gelangendes Organ der agamen Fortpflanzung (präzygotisches Sporangium bzw. Zoosporangium). Diese Situation tritt uns mit voller Deutlichkeit bei den höherentwickelten, ein stark entwickeltes vegetatives Myzel erzeugenden Archimyzeten (*Blastocladales*, *Monoblepharidales*) oder bei den Phycomyzeten entgegen. Schon bei diesen letzteren, u. zw. in ihren zur terrestrischen Lebensweise übergegangenen Gliedern, kommt es vor, dass die thallusbürtigen Zoosporangien an Lufthyphen angelegt werden und durch einen besonderen Ablösungsmechanismus von den Traghyphen abfallen; sie keimen erst nach Berührung mit liquidem Wasser u. zw. zunächst durch Erzeugung schwärmender Zoosporen, später aber auch durch einen Keimschlauch. Diese Sorte von Zoosporangien, die vielfach schon als „Konidien“ geführt werden, dienen also zunächst als anemochore Verbreitungsorgane und erst beim Keimungsprozess entpuppen sie sich als richtige Organe der agamen Fortpflanzung.

Obwohl die Zygomyzeten, wie wir dargelegt haben, ein anderes Ursprungszentrum als die Phycomyzeten haben dürften, wiederholt sich bei ihnen eine analoge Abwandlung des Coenosporagiums zu konidienartigen Vermehrungskörpern, u. zw. entweder in der Weise, dass sie über die Zwischenstufe der Sporangiolen, durch Abnahme der Grösse und Kernzahl, zu frei entstehenden einzelligen Konidien werden, oder

dadurch, dass das Sporangium zwar mehrkernig verbleibt, sich aber nicht in Sporen aufteilt und als Ganzes von der Trägerhyphye, wiederum durch Vermittlung eines bestimmten Turgormechanismus, abgeschleudert werden (vgl. *Conidiobolus*, *Basidiobolus*).

Bei den Ustilagineen finden wir nirgends mehr wohlausgebildete thallusbürtige Sporangien, deren Inhalt sich in einzelne Sporen aufspalteten. Die Stellung und der Abschleuderungsmechanismus der hier bekannten „Konidien“ jedoch, wie sie bei *Tuburcinia*, *Entyloma*, *Tilletia* u. a. ausgebildet werden, berechtigen uns, sie mit präzygotischen Sporangien zu homologisieren. Eine genaue vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Betrachtung, die hier nicht in extenso wiedergegeben werden kann, lehrt, dass die osmotisch bedingten Schleudermechanismen nur bei jenen Organen auftreten, die den Sporangien bzw. Zoosporangien homolog sind. Man könnte daher in den „Konidien“ der Ustilagineen eine morphologische Übereinstimmung mit den Zygomyzeten erblicken, mit dem Unterschiede zwar — der vielleicht nur gradueller Natur ist — dass bei den Ustilagineen nur mehr die Endstufe der Abwandlung vom merogonen Sporangium zur amerogonen Konidie erhalten ist. Jedenfalls gehen wir nicht fehl, wenn wir auch die Konidien der Ustilagineen als Homologa der gleichnamigen Organe bei den Zygo- und Phycomyzeten auffassen, homolog in dem Sinne, dass sie die gleiche organophyletische Abwandlung durchgemacht haben.

7. Gestaltung und Abwandlung im Formenkreis der Ascomyzeten.

Mit den vorangegangenen Betrachtungen über den Gestaltungstypus der Zygomyzeten und die von uns daran angeschlossene Abwandlungstypen haben wir Anhaltspunkte gewonnen, die uns gestatten, den gestaltungsgenetischen Prozess innerhalb der „höheren“ Landpilze konsequent weiter zu verfolgen. Dadurch, dass wir uns aus vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Überlegungen heraus veranlasst fühlten, für den Formenkreis der Zygomyzeten einen gesonderten Ursprungsraum anzunehmen, ergibt sich zwischen diesen Pilzen einerseits und den Archi- und Phycomyzeten andererseits eine stammesgeschichtliche Zäsur, die auf folgenden Organisationsmerkmalen der Zygomyzeten beruht:

1. Jegliches Fehlen von begeisselten Fortpflanzungszellen.
2. Die aus einem hypothetischen Coenozystenstadium abgeleitete, primär coenozytische Struktur des Thallus.
3. Parallele Entfaltung von präzygotischen Sporangien am Thallus, die dank ihrer coenozystären Grundstruktur als Coenosporangien ausgeformt sind und deren Abwandlung zu Konidien.
4. Vornahme des Sexualaktes mittels, ebenfalls primär coenozytischen, amerogonen Gametangienäste, die als Coenogametangien er-

kannt wurden. Der angiogame Kopulationsakt spielt sich ausserhalb des liquiden Wassers ab (Angiogamie).

5. Bei der Keimung der Coenozygote tritt allmählich die Ausprägung einer parallelen Differenzierung in Hypno- und Episporangium in Erscheinung. Die Reduktionsteilung wurde auch hier in die Zygote bzw. in das Episporangium lokalisiert, womit ihnen die Funktion eines Gonangiums (Gonotokonts) zukommt.

6. Weitgehende Übereinstimmung zwischen Organbildung und terrestrischer Lebensweise als ökologisch-adaptogenetisches Korrelat nachweisbar.

Damit ist die phyletische Gestalt dieses Formenkreises in seinen wesentlichsten Zügen gekennzeichnet und sie eröffnet uns den Ausblick auf die fernere Gestaltung im Pilzreich. Wenn wir uns nun gleich dem Formenkreis der Ascomyzeten zuwenden, so wolle man darin nicht etwa eine „Ableitung“ der letzteren von den ersteren wittern. Es soll zunächst nur zum Ausdruck gebracht werden, dass auch die Ascomyzeten durch die erwähnte Zäsur von den Archi- und Phycomyzeten räumlich getrennt sind und dass sich infolgedessen ihr Ursprung und ihr Entfaltungsraum (psychotechnisch ausgedrückt) „rechts“ von dieser Trennungslinie befinden. Viel mehr wird man über diese Frage nicht sagen können u. zw. aus folgendem Grund. Die Ascomyzeten treten uns heute in einer ungeheuren Anzahl von Ausprägungstypen (Gattungen und Arten) entgegen, der im Verhältnis dazu nur eine verschwindend kleine Anzahl von entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gegenübersteht. Wer die methodischen Schwierigkeiten solcher Untersuchungen kennt weiss, dass es nicht am guten Willen der Forschung gelegen ist. Deshalb wäre es verfrüht, wollte man da ein abschliessendes Urteil fällen. Unsere Aufgabe stecken wir uns daher nur so ab, dass wir versuchen, den Gestaltungstypus als solchen im Sinne unserer vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Methode zu erfassen und seine Abwandlungsrichtungen zu verfolgen. Und auch dieser Versuch wird man vorderhand nur als provisorisch und als ausbaubedürftig betrachten müssen.

Was am Gestaltungstypus der Ascomyzeten auffällt ist — abgesehen von der spezifischen Art der Ausbildung bestimmt geformter und strukturierter Fruchtkörper — die zeitlich und topographisch gesetzmässige Bindung der Organe der sexuellen mit denen der agamen Fortpflanzung innerhalb des ontogenetischen Ablaufraumes. Daraus geht eine wohlumschriebene Phase hervor, die in einem streng alternativen Entfaltungsverhältnis zur vegetativen Phase des Individuums steht. Vegetative und reproduktive Phase sind, abgesehen von ihrer verschiedenen anatomisch-histologischen Ausgestaltung, auch karyologisch gekennzeichnet, indem erstere monokaryotisch, letztere dikaryotisch ist. Der Wechsel zwischen diesen beiden Kernphasen — und zugleich Gene-

rationen — vollzieht sich nicht in getrennten Umwelträumen, als selbständige Bionten, sondern innerhalb ein und desselben Individuums (Biont): die typisch ausgebildeten Ascomyzeten sind somit *Diplobionten*, mit haplo-diplontischer Phasengliederung des ontogenetischen Lebensablaufes. Daraus ergibt sich eine spezifische Konstruktion des Ascomyzetenkörpers, die uns bei den übrigen Pilztypen noch nicht begegnet ist. Zwar sind Pilztypen bekannt, bei denen der ontogenetische Zyklus in eine haploide und in eine diploide Phase zerfällt, diese beiden Phasen bzw. Generationen treten aber als zwei selbständige Teilindividuen in Erscheinung, auch wenn ihre Alternanz in obligater Folge geschieht. Etwas grundsätzlich Neues ist somit beim Ascomyzetentypus weder mit der Ausdifferenzierung noch mit der obligatorischen Alternanzfolge gegeben. Neu ist bloss die abbreviative Konstruktion dieser beiden Phasen in das Individuum, womit das wesentliche Grundschemata des vorliegenden Erbtypus gekennzeichnet ist. Es war daher eine einseitige Überwertung des Kernphasenwechsels, als man z. B. im Typus von *Spermophthora* wegen seiner obligatorisch durchgeführten Phasenalternanz die erwünschte „Urform“ der Ascomyzeten ansehen zu müssen glaubte. Wir haben darüber schon gesprochen und weisen daher neuerdings auf die betreffende Textstelle hin.

Die haploide Phase gliedert sich ihrerseits in zwei Entwicklungsabschnitte, u. zw. in das mehr oder weniger reich entfaltete trophische Myzel, und in die den sterilen Teil des Fruchtkörpers aufbauende Myzelkomponente. Die zeitliche Grenze der Haplophase wird mit der Entfaltung der Sexualorgane erreicht. Diese geben der Diplophase (Dikaryophase) den Ursprung, welche mit der Ausbildung der Sporangien oder *Asci* ihren Abschluss findet. Die Zweikernphase kann, je nach Bauweise und Raumgrösse des Fruchtkörpers, eine mehr minder grosse Mächtigkeit erreichen und von dieser Entfaltungsgrösse hängt die mehr oder weniger grosse Zahl der an ihr entstehenden *Asci* ab. Die Grundsituation ist also die gleiche wie bei einem selbständigen Diplonten, der, aus einem Geschlechtsakt hervorgehend, eine grössere Anzahl thallusbürtiger Sporangien erzeugt, in denen die Reduktionsleitung vollzogen wird. Bei den Ascomyzeten ist der Diplont als eine in physiologischer Abhängigkeit vom haploiden Soma stehende, in dieses eingebaute und der agamen Fortpflanzung dienende, körpereigene Phase ausgebildet. Ihre praktische Bedeutung bekundet sich darin, dass mit jedem einzelnen Sexualakt eine grössere Zahl von Sporangien gebildet wird, und da sich in diesen die Reduktionsteilung vollzieht, so ist damit eine Erhöhung der Zahl der Reduktionsteilungsorte verbunden. Damit ist wiederum eine Vervielfältigung der Merkmalsaustauschzentren während der Meiose verbunden, woraus sich, im Sinne der zu wenig gewürdigten Theorie von Svedelius, die starke Formungsplastizität der Ascomyzeten, z. T. wenigstens, erklären liesse. Doch auch das ist keine

Prärogative des Ascomyzetentypus, denn solche Aufgaben erfüllt ein selbständiger Diplont auch. Wesentlich für diesen Pilztypus ist nur die abbreviativ-integrative Einbauung des Diplonten in das Artindividuum, dem wir infolgedessen eine komplexere Aufbaustufe zusprechen müssen. Schon aus diesen Gründen dürfen wir zunächst den Schluss ziehen, dass die Ascomyzeten im stammesgeschichtlichen Entfaltungsraum ein relativ höheres Niveau als die bisher besprochenen Pilze einnehmen.

Die aussergewöhnlich grosse Zahl von Gattungs- und Arttypen wurde schon hervorgehoben. In stammesgeschichtlicher Betrachtung ist das wohl der Ausdruck für eine rege Bildungsplastizität, wie sie sowohl in der Jetztzeit als auch in der palaeontologischen Vergangenheit bei Organismen typen festgestellt wird, die in aktiver, fortschreitender evolutionärer Abwandlung begriffen sind. Es ist wichtig, dies für die allgemeine Wertung des Ascomyzetentypus hervorzuheben, denn diese Pilze erwecken unbedingt den Eindruck, dass sie eine relativ junge Gestaltungsreihe mit heftigem „Bildungs temperament“ vorstellen. Dieser Werdungsprozess, der sich zum Teil noch heute, sozusagen vor unseren Augen, abspielt, erklärt einerseits die aktive Besitzergreifung des terrestrischen Lebensraumes wie auch die Plastizität der inneren Gestaltung und Organdifferenzierung. Dieser evolutive Grundzug muss in den Vordergrund unserer Betrachtung gestellt werden, wenn man an die gestaltungs genetische Analyse des Ascomyzetentypus herangehen will, mit dem Ziele, seine phylogenetische Stellung und seine phyletische Gestalt zu präzisieren.

Dies vorausgeschickt wollen wir uns nun der Betrachtung jener Merkmale zuwenden, die man als für die Ascomyzeten „typisch“ bezeichnen darf. Dazu gehört vor allem der Ascus. Wir stellen gleich fest, dass der Ascus in organophyletischer Hinsicht ein Sporangium ist. Weshalb fasst man aber dieses Sporangium als etwas Besonderes auf? Seit den grundlegenden Untersuchungen von Strasburger, Harper u. a. ist es bekannt, dass sich die Individualisierung der Sporen im Wege der sogenannten „freien Zellbildung“ vollzieht, die darin besteht, dass, nach Ablauf der Reduktionsteilung und Herstellung der (meist in der Achtzahl vorhandenen) haploiden Kerne, die Abgrenzung der Sporenanlagen unter Mitwirkung eines in diesem Zeitpunkt auftretenden Zentriols geschieht. Dieses ist karyogenen Ursprungs und von ihm geht eine Plasmastrahlung aus, die um den Kern herum einen Plasmabezirk abgrenzt, der zum Protoplasten der Sporenanlage wird. Die Aufteilung des Ascuszytoplasten geht somit unter Mitwirkung eines kinetischen Zentrums vor sich. Nach unserer Meinung — die wir hier allerdings nicht in extenso begründen können — stellt das Manifestwerden eines solchen kinetischen Zentrums gerade im Augenblick der Sporenausbildung ein wichtiges phylogenetisches Merkmal vor, welches in Richtung zur Ausdifferenzierung begeisselter Schwärmer, also eines hypothetisch

anzunehmenden „Zoosporangiums“, hindeutet, wissen wir doch, dass der lokomotorische Apparat der Schwärmzellen karyogener Herkunft ist und in Gestalt eines zentriolartigen Organells in Erscheinung tritt. Es ist daher durchaus plausibel, dass dieses Organell bei den Ascomyzeten seine ursprüngliche Funktion, im Zusammenhang mit der terrestrischen Lebensweise dieser Pilze, nicht voll ausüben kann, dafür aber eine funktionelle Umprägung erfuhr.

Ferner stellt der Umstand, dass bei der Sporogenese nicht das ganze Ascusplasma für die Ausdifferenzierung der Sporenanlagen aufgebraucht wird, sondern ein Teil als Epiplasma zunächst unbenutzt übrigbleibt, eine weitere charakteristische Eigentümlichkeit des Ascus. Es ist zweifellos richtig, dass bei den Zoosporangien der Archi- und Phycomyzeten wie auch bei den Sporangien der Zygomyzeten eine derartige Differenzierung des Protoplasten im allgemeinen nicht vorkommt. Uns macht es den Eindruck, dass diese Scheidung in ein sporogenes und in ein plastisches Plasma innerhalb des Ascus zellphysiologisch bedingt sein dürfte und sich sekundär im Zusammenhang mit der ausserhalb des Wassers vor sich gehenden Ausbildung und Ausreifung desselben eingestellt hat. Die Zoosporangien der Algen und der submers lebenden Pilze stehen, ebenso wie die darin sich entwickelnden Schwärmer, in einem unmittelbar osmotischen Kontakt mit dem umgebenden Wasser. Es ist somit denkbar, dass bei den im Luftraum entstehenden Ascosporangien der für die Sporogenese notwendige „Wasserraum“ vom trophischen Myzel in das Epiplasma zugeleitet wird und dass dieses letztere gewissermassen ein Wasserreservoir, eine „Wasserhülle“ für die in Entstehung begriffenen Sporen vorstellt. Mit dieser Meinung steht es im Einklang, dass das Ascusplasma zu Beginn der Sporogenese und auch während derselben ausserordentlich stark vakuolisiert erscheint, wodurch offenbar der nötige Wasserbedarf gedeckt wird. Schliesslich wird aber auch das Epiplasma verbraucht, sei es als plastisches Element beim Aufbau der Sporenmembranskulpturen, sei es bei der Ausdifferenzierung der für den genuinen Ascus charakteristischen Öffnungs- und Ausschleuderungsstrukturen an seinem Scheitel. Es ist daher von Interesse hervorzuheben, dass wir in der inneren Organisation des Ascus zwei verschiedene phylogenetische Differenzierungsstufen erkennen: die Art der Ausdifferenzierung der Sporen weist noch primäre Züge auf, während wir in der Scheidung in Sporo- und Epiplasma eine adaptogenetische höhere Abwandlungsstufe erblicken. Alles in allem erscheint also der Ascus als ein sehr wohl umschriebenes Organ, welches geeignet erscheint, als ein hervortretendes Organisationsmerkmal der Ascomyzeten gewertet zu werden. Dies allerdings nur dort, wo ein genuiner Ascus tatsächlich vorhanden ist!

Mit der Feststellung, dass der Ascus in organophyletischer Hinsicht einem Sporangium entspricht, bringen wir hier an sich nichts Neues,

doch ist sie für spätere Auseinandersetzungen wichtig genug, um als eine feststehende Tatsache registriert zu werden. Vor allem aus folgendem Grunde. Wir haben oben die Meinung geäußert, dass der Ursprung des Ascomyzeten-Gestaltungstypus mutmasslich in jenen Entfaltungsraum des Pilzreiches anzusetzen ist, der durch die von uns angenommene Zäsur vom Entwicklungsraum der ursprünglicher erscheinenden Archi- und Phycomyzeten getrennt ist. Wir deuteten auch an, dass diese zeitlich und räumlich gedachte Trennung nicht so gemeint ist, dass die Ascomyzeten einen „Seitenast“ der Zygomyzeten vorstellen. Die Struktur und die Sporogenese des Ascus zeigt uns, dass wir mit unserer Meinung wahrscheinlich am richtigen Wege sind, denn der Ascus weist heute keine Merkmale auf, die zu seiner Ableitung von einem Coenosporangium berechtigen. Das Manifestwerden eines kinetischen Zentrums während der frühen Phase der Sporogenese, u. zw. an der homologen Stelle der Ontogenese wie bei den Zoosporangien, berechtigt uns dazu, für den Ascus noch ein verhältnismässig tieferes und zugleich ein von dem der Zygomyzeten verschiedenes Ursprungsniveau anzunehmen. Obwohl also der Ascomyzetentypus in seiner rezenten gestaltlichen Ausprägung ein verhältnismässig höheres Entwicklungsniveau im Ganzen einnimmt, weist der Ascus zum Teil noch relativ primitive, anzestrale Merkmale auf. Daraus ergibt sich eine entwicklungsgeschichtliche Diskrepanz innerhalb des Gestaltungstypus, die wir schon in einem anderen Zusammenhang hervorgehoben haben und die für die relative Wertung der Entwicklungshöhe von Bedeutung ist.

Wie bekannt werden die Asci auf der dikaryotischen Phase des Ascomyzetenkörpers, u. zw. auf den ascogenen Hyphen, erzeugt. Das ist, wenn man die Diplophase als einen in den Individualkörper eingebauten Diplonten auffasst, nichts Merkwürdiges, denn dasselbe findet auch bei den haplodiaplontischen Algen und Pilzen statt. Verhielte sich die Sache so, dass die Asci an den ascogenen Hyphen einfach als seitliche oder terminale diploide Sporangien entstünden, so wäre die Situation vollkommen unproblematisch. Problematisch wird die Sache erst dadurch, dass die ascogenen Hyphen — vom Curvasceentypus — durch einen merkwürdigen Zellteilungs- und Kernverteilungsmechanismus, d. h. durch den Vorgang der Hakenbildung, ausgezeichnet sind. Wie sich diese abspielt, ist in jedem Lehrbuch richtig dargestellt und kann somit als bekannt vorausgesetzt werden. Die wichtigere Frage ist, was denn eigentlich diese Haken bedeuten. Es gibt verschiedene, teils physiologisch, teils mechanistisch suggerierte Erklärungsversuche, meist mit dem Refrain, dass die Hakenbildung die Aufgabe hätte, den dikaryotischen Zustand zu stabilisieren. Diese formale Erklärung widerspricht sich aber schon dadurch, dass es Ascomyzeten, vom sogenannten Rectasceentypus, gibt, bei denen die Zweikernigkeit der ascogenen Zellen auch ohne Vermittlung der Hakenbildung, einfach durch Zellteilung

und konjugierte Kernteilung hergestellt werden kann. Man wäre daher geneigt, diese letztere Methode als die einfachere und somit als die primäre anzusehen. Warum aber dann der Umweg über die Hakenbildung? Wenn im Reich des Organischen etwas geschieht, das uns Menschen den Eindruck eines „Umweges“ macht, so hat es meistens organogenetische bzw. organophyletische Gründe, denen wir nachspüren müssen, denn rein zum „Spas“ geschieht in der Natur nichts. Alles geht auf erbtypisch genau vorgezeichneten Marschrouten vor sich.

Teleologische Erklärungsversuche sind nutzlos, denn das Gestaltungsgeschehen gehorcht der Eigengesetzlichkeit des Erbtypus und die reaktive Auseinandersetzung mit der Umwelt kann daher nur so geschehen, „wie das Gesetz es befiehlt“. Somit müssen wir beim Versuch, die Frage nach der Herkunft der Haken zu beantworten, die gestaltungs-genetische Analyse zur Anwendung bringen, wobei wir an Bekanntes, im Verlaufe des Gestaltungsgeschehens bereits Realisiertes und somit Vergleichbares anknüpfen können. Im Sinne eines solchen rein komparativen Anschlusses soll an bestimmte Erfahrungen erinnert werden, die wir bei der Analyse gewisser, stärker abgewandelter Typen der Zygomyzeten sowie der Ustilagomyzeten gesammelt haben. Wir sahen dort, dass die Gametangien morphologisch und zytologisch eine fortschreitende Vereinfachung erfuhren, derart, dass sie nur als kurze seitliche Fortsätze mit verhältnismässig wenigen und schliesslich nur mehr mit einem Kern angelegt werden. Wir sahen ferner, dass diese gestaltlich reduzierten Gametangien zu beiden Seiten der Scheidewand zwischen den sie erzeugenden Hyphenzellen entstehen und unter leichter zygotroper Krümmung subfrontal oder seitlich verschmelzen. Wir lernten dann den Fall von *Basidiobolus* kennen, bei welchem die Befruchtung und die Ausreifung der Zygote in die Hyphenmutterzelle rückverlegt wurde, und dieser Fall, gewissermassen als Modellbeispiel, erleichterte uns das Verständnis für den Sexualakt von *Ustilago Vuijckii*, wo von den beiden Gametangienästen nur mehr der eine, männliche, seitlich aus einer Hyphenzelle hervorwächst, und die Befruchtung in der Weise vorgenommen wird, dass dieser männliche Gametangienast mit der benachbarten Hyphenzelle, unter Überbrückung der Trennungswand angio gam verschmilzt. Die Zygote, hier Brandspore, kommt in der weiblich determinierten Hyphenzelle zur Ausreifung. Ferner sahen wir bei den Ustilagineen, dass der anfängliche Sexualvorgang zwischen wohlentwickelten Gametangienästen rasch abklingt und als „Reminiscenz“ davon die seitlichen „Brücken“- oder „Schnallen“-Fusionen, für die *Ustilago Vuijckii* eine gute Übergangsstufe darbietet, in der Diplophase erhalten sind, womit, in der üblichen Sprechart, der dikaryotische Zustand immer aufs neue „hergestellt“ wird. Schon bei dieser Gelegenheit wiesen wir aber darauf hin, dass diese seitlichen Hyphenfusionen nicht als eine teleologisch ausgedachte Einrichtung für

die Erhaltung des dikaryotischen Zustandes anzusehen seien, sondern dass sie zwangsläufig noch erfolgen als die vereinfachteste Abwandlungsstufe des ehemaligen, „legitimen“, oder, wie wir ihn von nun an nennen wollen, *proterogamen* Befruchtungsaktes.

Diese regressive Gestaltungstendenz der Gametangien liegt in der Linie jener biologischen Erfahrung, dass Organe, die aus irgend einem Grunde in ihrer Funktion abgeschwächt werden oder ihre ursprüngliche Funktion ganz einbüßen, nicht sofort verschwinden, sondern erst nach und nach der Rudimentation verfallen. Man denke da zum Vergleich an die Staminodien mancher Blüten, bei denen der Bestäubungsakt auch mit einer reduzierten Zahl funktionstüchtiger Stamina gesichert erscheint, trotzdem aber noch die Rudimente der früher vorhandenen Staubgefäße weiter geführt werden; oder diese können sekundär neue Funktionen und damit eine neue Ausgestaltung annehmen. In allen solchen Fällen kann von einer „Zweckmässigkeit“ wohl nicht gesprochen werden, dagegen aber vom „konservativen“ Bildungsdrang im Organischen, der wiederum durch den eigengesetzlich verlaufenden Gestaltungstrieb seine Erklärung findet. Dass anderseits Organe, in denen noch Spuren ihrer ursprünglichen Funktionsweise wirksam sind, erst recht, wenn auch in rudimentierter Form, noch lange Zeit als „Relikte“ weiter angelegt werden, oder mitunter einen Funktionswechsel von adäquater Art erfahren können, ist uns ebenfalls eine durchaus geläufige Vorstellung. Nur wenn schliesslich die Funktion gänzlich erlischt und auch die Ausübung einer allfälligen Ersatzfunktion ausbleibt, dann fällt das betreffende Organ seiner vollständigen Rudimentation anheim; es ist dann morphologisch nicht mehr nachweisbar. Wir wissen ferner auch, dass ein solches Organ nicht mehr in seiner ursprünglichen Gestalt und Funktionsweise angelegt werden kann. Diese Erscheinung ist als jene Gestaltungsgesetzlichkeit bekannt, die als die Irreversibilität der Entwicklung im rezenten wie im vergangenen stammesgeschichtlichen Geschehen erkannt wurde. Diese wichtige, in der Eigengesetzlichkeit der geschichtlichen Gestaltung verankerte Erkenntnis gestattet uns, die Vorgänge in der Sphäre der geschlechtlichen Fortpflanzung der Ascomyzeten folgerichtig zu deuten.

Wir kehren jetzt zur Frage nach der eigentlichen Bedeutung der ascogenen Hyphen zurück. Die Tatsache, dass die Karyogamie, als eine der wesentlichsten Phasen der Amphimixis, im jungen Ascus vollzogen wird führte P. A. Dangeard zu der Anschauung, dass der Ascus einem „Oogon“, also einem weiblichen Gametangium, gleichzusetzen sei. Die Ansicht Dangeard's fand in Fachkreisen keinen allgemeinen Anklang und auch wir können diese Deutung umsoweniger akzeptieren, als die vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Analyse unzweideutig die sporangiale Natur des Ascus erweist. Nichtsdestoweniger wäre es unangebracht, die Vorstellungen dieses namhaften französischen For-

schers zur Gänze abzulehnen, da sie mit der Frage nach der Herkunft und Bedeutung der ascogenen Hyphen enger verknüpft sind, als es vorerst den Anschein hat. Die grundsätzliche Alternativfrage, ob die ascogenen Hyphen eine funktionsbedingte Neuerwerbung oder aber eine bereits vorhandene, funktionsentsprechend abgewandelte Organbildung vorstellen, muss dahin beantwortet werden, dass, aller Voraussicht nach, der letzteren Alternative der grössere Wahrscheinlichkeitswert zugesprochen werden muss. Dies zunächst schon aus dem Grunde, weil im Organischen selten etwas grundsätzlich Neues geschaffen wird, während reaktive Umprägungen von bereits vorhandenen Gestaltungseinheiten dem Wesen des natürlichen Gestaltungsgeschehens entsprechen. Betrachtet man die Hakenbildung genau, so wird man an diesem Vorgang kaum irgend einen Zug von „Zweckmässigkeit“ entdecken können: ebensowenig wird man ihn als eine besondere, irgendwie „räumlich“ oder „physiologisch“ bedingte Modifikation des Zellteilungsprozesses umdeuten können. Dagegen erscheint uns dieser Vorgang verständlich, wenn man in ihm einen relikartigen Prozess erblickt. Die seitliche Krümmung der paarkernigen Zelle, ihre Abtrennung von der Traghyphe durch Querwände und die Auflösung derselben zwischen Stiel und Spitzenzelle zum Zwecke des Durchganges der sexuell differenzierten Kerne, alles das erinnert an einen rudimentären Vorgang seitlicher Kopulation, wie sie etwa im Bereiche der Zygomyceten ausgeprägt ist. Kurz, es ist eine Proterogamie, die sich am dikaryotischen und heterokaryotischen Diplonten in abgeschwächter Effigie abspielt.

Eine wertvolle Stütze für diese Ansicht liefern die interessanten Befunde von Moreau, der am paarkernigen Myzel von *Parmelia Acetabulum* seitliche Fusionsbrücken festgestellt hat, die einerseits an die ähnlichen Bildungen von *Ustilago Vuijckii*, anderseits an die später noch zu besprechenden „Schnallen“ der Basidiomyceten, erinnern. Die Übereinstimmung mit einem proterogamen Vorgang geht daraus hervor, dass oberhalb der Fusionsbrücke die sexuelle Verschmelzung der bis dahin getrennten (gepaarten) Kerne vor sich geht. Das ist ganz wesentlich, denn es ergibt sich daraus, dass auch der Ort der Karyogamie nicht an einer ungewöhnlichen, „unmotivierten“ Stelle der Ontogenese erfolgt, sondern vielmehr an der organophyletisch durchaus „zuständigen“ Stelle lokalisiert und unverändert festgehalten ist. Und so etwa wie bei den Endomycetinen oder den Ustilagineen die gametangiale Zelle, in der die Karyogamie vollzogen wird, direkt in das Sporangium übergeht, so auch bei der jungen Anlage des Ascus. Gametangiale und sporangiale Entfaltungsphase des Ascus sind somit ebenfalls abbreviativ ineinandergeschaltet und prägen so ein äusserlich einheitlich erscheinendes, analytisch betrachtet jedoch integratives Organ aus. Das System der ascogenen Hyphen, mit der Hakenbildung, stellt somit eine in die Ontogenese des rezenten Ascomyceten-Individuums

eingebaute, von der Phylogenese her erhaltene proterogame Phase dar. Wir müssen daher unseren früheren Satz, dass die Dikaryophase der Ascomyzeten einem einverleibten Diplonten entspricht, dahin noch ergänzen, dass wir sagen: die Dikaryophase stellt das Homologon eines Diplonten vor, der aber Gametophyt und Sporophyt zugleich ist. Darin kommt die epigenetische Abwandlungstendenz zum Ausdruck, die im Wege der ontogenetischen Abbreviation zur integrativ höherwertigen phyletischen Gestalt führt. Die Dikaryophase führt uns also in kleinsten Raum ein Vorbild des phylogenetischen Gestaltungsgeschehens in sehr eindringlicher Form vor Augen.

Um auf die Anschauung von Dangeard nochmals zurückzukommen, so müssen wir sagen, dass sie grundsätzlich nicht falsch ist. Der Ascus führt, wie wir eben dargetan haben, tatsächlich noch eine Phasenkomponente mit sich, die einem proterogamen weiblichen Gametangium entspricht; diese Phase geht aber, in der derzeit enkaptisch durchgeführten Ausprägung des Ascus, direkt in das virtuelle Sporangium — das wir genauer noch direkt als Zygosporangium bezeichnen können — über, oder anders ausgedrückt, die gametangiale Komponente wird durch die jetzt vorwiegend sporangiale Funktion überschattet. Die Schwäche der Dangeard'schen Deutung liegt somit nicht in der Konzeption, sondern in der formalen Art der Homologisierung, die sich, was zu jener Zeit durchaus verständlich ist, zu eng an die derzeitige Erscheinungsform des gesamten Sexualapparates der Ascomyzeten heftet, der, wie gleich gezeigt werden soll, nicht einheitlich ist. Das gilt auch für den Deutungsversuch von Lohwag, der (1927) auf den möglichen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang zwischen ascogenen Hyphen und Sexualorganen, speziell mit den Archikarpien, hingewiesen hat. Er fasst die ascogenen Hyphen als funktionell modifizierte Sexualapparate auf und damit hat er wohl den richtigen Weg vorgezeichnet. Der Unterschied gegenüber der hier vorgebrachten Anschauung liegt im Niveau, in welchem die Homologisierung angesetzt wird.

Wie steht es nun mit dem Rectasceen-Typus? Dieser ist bislang vorwiegend im Formenkreis der Plectascineen vertreten, die den Eindruck von relativ ursprünglichen Ascomyzeten machen. Ob mit Recht, bleibe dahingestellt. Man wäre daher geneigt, den Rectasceentypus, im Vergleich zum oben besprochenen Curvsceentypus, als primitiver anzusehen. Dieser Interpretierung stehen jedoch gewisse Bedenken im Weg. Der Ausfall der Hakenbildung und die sich daraus ergebende direkte Umwandlung der seriaten oder auch seitlichen Ascusmutterzellen in Ascosporangien kann im Sinne unserer Deutung nur als eine noch weiter gediehene Rudimentierungsstufe des proterogamen Vorganges aufgefasst werden. Um im Bilde der Proterogamie zu bleiben darf man sagen, dass die Asci auf dem Rectasceen-Hyphensystem gewissermassen autogam entstehen.

Diese Deutung hat den Vorzug, dass sie sich an bestehende Tatsachen hält, die möglich sind. Die Rudimentierung von Gametangienästen, die Apandrie, die Autogamie, sind Erscheinungen, die wir an den rezenten Organismen feststellen. Dadurch zeigen sie, dass sie sich auch in der Jetztzeit in einer zwar langsamen aber doch stetigen Abwandlung befinden. Dasselbe gilt auch für die phylogenetische Vergangenheit. An den proterogamen Vorgängen der Ascomyzeten können wir diesen geschichtlichen Vorgang noch ablesen.

Wenn nun, nach der hier vorgebrachten Auffassung, die Dikaryophase der Ascomyzeten eine von der phylogenetischen Vergangenheit her übernommene und eingebaute Generation mit eigener Sexualität und Sporangienbildung vorstellt, steht das nicht im Widerspruch zur biologisch so gefestigten Anschauung, dass der Sexualakt innerhalb der Ontogenese nur an einer Stelle stattfinden kann? Dieser Einwand ist sehr gerechtfertigt, doch wollen wir gleich zu dessen Entkräftigung schreiten.

Wir stellen fest: das Irreversibilitätsgesetz der Abstammungslehre besagt, dass ein funktionslos gewordenes oder rückgebildetes Organ in der gleichen, homologen Gestalt nicht mehr gebildet wird. Wenn daher bei den rezenten Ascomyzeten noch ein von einem tieferen Abwandlungsniveau stammender Sexualprozess, obwohl rudimentiert, erhalten geblieben ist, und sich im Dienste der Fortpflanzung eingebaut hat, so folgt aus dem obigen kategorialen Gesetz mit zwingender Konsequenz, dass die virtuellen Geschlechtsorgane, die „Ascogonien“ und „Antheridien“, weder chronologisch noch organophyletisch den proterogamen Organen des ascogenen Hyphensystems homolog sein können. Das ist, wohlgemerkt, keine spekulative Konstruktion, sondern das ist die konsequente Folgerung, die sich aus den Erkenntnissen der modernen Abstammungslehre zwangsläufig ergibt. Ascogonien und Antheridien verdanken ihre derzeitige Ausgestaltung einem sekundären, neogamen Differenzierungsprozess, sie haben die gleichartige Funktion, aber eine neogenetische Herkunft.

Die Voraussetzungen für eine neogenetische Gestaltung sind in zwei Grunderscheinungen des Organismischen gegeben. Eine davon ist die omnipotente Entfaltungsfähigkeit, die praktisch in jeder Zelle schlummert, weil auch die Zelle schliesslich nicht ein idealistisch normierter „Baustein“ des Organischen, sondern eine historisch gewordene integrale Lebenseinheit ist. Sie führt somit von ihrem stammesgeschichtlichen Werdungsprozess her alle jene erbtypisch vorgegebenen Entfaltungs- und Abwandlungspotenzen mit, denen die organischen Systeme, die Organismen, letzten Endes ihre spezifische Gestaltung verdanken. Jede Zelle — und das gilt ganz besonders von den Zellen der niederen Organismen, wo man die Entfaltungspotentialität klarer überblicken kann — ist somit in der Lage, zu bestimmten Zeitpunkten

der Onto- und Phylogenese ihre reproduktiven Funktionen zu mobilisieren und zu aktivieren, je nach den von innen oder von aussen her wirkenden Auslösungsimpulsen. Es ist weiters selbstverständlich, dass die morphologische Manifestation dieser Entfaltungspotenzen nur innerhalb jener Grenzen geschehen kann, die vom phyletischen Syndrom abgesteckt sind. Etwas grundsätzlich Neues kann innerhalb einer gegebenen phyletischen Gestalt nicht entstehen; wohl kann aber unter dem Einfluss determinativer Impulse zu verschiedenen Zeiten des Abwandlungsprozesses vom gleichen Erbtypus Ähnliches hervorgebracht werden, namentlich dort, wo die biologische Veranlassung und die Funktion gleichartig sind. Im konkreten Falle heisst das also, dass die neogamen Organe eine den proterogamen Gametangien ähnliche Gestalt haben können, weil doch das Gestaltungsmaterial und die Gestaltungsdeterminanten in allen chronologischen Abschnitten des Abwandlungsprozesses im wesentlichen gleich bleiben. Diese Ähnlichkeit kann eine sehr weitgehende sein, muss aber nicht, denn jeder initiativ Gestaltungsakt geht zeitlich und örtlich nicht unter vollkommen gleichen Bedingungen vor sich. Namentlich die Impulse der Umwelt können zeitlich und mechanisch verschieden sein, u. zw. sowohl quantitativ als qualitativ, und ebenso muss man annehmen, dass der Genotypus, von dem jeweils ein initiativer Abwandlungsprozess den Ausgang nimmt, variabel sein kann. So dürfte bei den Ascomyzeten die Eroberung der terrestrischen Umwelt der Hauptfaktor gewesen sein, der sowohl die Rückbildung des ursprünglichen, proterogamen Sexualapparates, als auch den Ersatz dafür durch die Aktivierung des neogamen Vorganges herbeiführte. Zwingend ist diese Vorstellung allerdings nicht, denn es ist ebenso gut möglich, dass solche einander ablösende Abwandlungen rein orthogenetisch, aus inneren Ursachen heraus, sich vollziehen. Wie dem auch sei, die iterative Ausgestaltung der neogamen Sexualorgane kann mitunter bis in die Details gehende Annäherungen an die ursprünglichen Organe zeigen, was sich wohl nicht bloss aus der Entfaltungspotentialität des Erbtypus, sondern auch aus der ähnlichen funktionellen Inanspruchnahme erklärt. Ist doch bekannt, dass selbst bei weit voneinander abstehenden Erbtypen eine ähnliche Funktion ähnliche, „konvergente“ Gestaltung herbeiführen kann. Umsomehr innerhalb des gleichen Typus. Und so erklärt es sich auch, dass wegen dieser Gestaltungskonvergenz innerhalb des ganzen Gestaltungsraumes, in den auch die Ascomyzeten hineingehören, die neogenetische Entstehung ihrer rezenten Geschlechtsorgane nicht erkannt wurde.

Die zweite Grunderscheinung ist die, dass bei der iterativen Entwicklung ein gestaltungsgenetischer Initiativakt nur in jenem Zeitpunkt der Ontogenese einsetzen kann, in dem sich der embryonale Ursprung eines Individuums wiederholt. Abwandlungen der Gestalt eines Erbtypus gehen nicht vom Ende des ontogenetischen oder individuellen Zyklus

aus, sondern vom Anfang dieses Zyklus. Mit anderen Worten: der Abwandlungsprozess ist nicht einfach eine nur adaptive Formveränderung, sondern diese Änderung kann nur auf genetischem Wege vor sich gehen und gehorcht dem Mechanismus der Erblichkeitsgesetze. Die ätiogene Ursache dazu kann in Umweltseinflüssen liegen, wenn sie stark genug sind, um den Genotypus zu beeinflussen. Trifft das zu, so treten die sichtbaren Veränderungen — in prägnantester Weise als Mutationen — während der Ontogenese in Erscheinung und werden schliesslich durch das Regulativ der Reduktionsteilung erblich fixiert.

Mit dieser hier eingeschalteten Auseinandersetzung sollte dargetan werden, dass die biologischen Voraussetzungen für eine neogene Gestaltung durchaus gegeben sind und dass daher diese biologischen Erfahrungen auf den konkreten Fall der Ascomyzeten übertragen werden können. Damit ist ein wesentliches Kriterium gewonnen, um die vielgestaltigen Erscheinungen im Bereiche der neogamen Sexualität dieser Pilze zu verstehen. Die bisherigen entwicklungsgeschichtlichen und genetischen Untersuchungen haben eine so bunte Mannigfaltigkeit in Bau und Funktionsweise der Sexualorgane gezeigt, dass es zunächst schwer fällt, eine Ordnung in sie hineinzubringen. Diese Aufgabe wird auch noch dadurch erschwert, dass man sich von den althergebrachten Vorstellungen zuerst frei machen muss. Um die gegenwärtige Situation zu illustrieren sei folgendes gesagt.

Es herrscht die mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Meinung vor, dass die Ascomyzeten von Zygomyzeten abzuleiten seien. Demzufolge leitet man den Bau der Geschlechtsorgane, wie sie bei den „ursprünglichen“ Plectascineen oder bei den Discomyzeten ausgeprägt sind, ebenfalls von ähnlich gebauten Gametangien gewisser Zygomyzetentypen ab. Als einen „primitiven“ Überleitungstypus fasst man vielfach auch den Sexualakt der Perisporiales auf, während man auf der anderen Seite sein Glück in der Ableitung des Geschlechtsapparates der Collemaceen von jenem der Rotalgen versucht. In diesen Seitensprüngen, die wir durchaus nicht in polemischem Sinne registrieren, drückt sich ja gerade die Unsicherheit aus, welche in der Deutung dieser Vorgänge herrscht. So merkwürdig es auch klingen mag, die sonst in jeder Hinsicht vorbildliche Untersuchung Claussen's über *Pyronema confuens* war für die Interpretierung des Sexualapparates der Ascomyzeten beinahe ein „Unglück“. Lag doch nichts näher, als diesen verhältnismässig einfachen Organtypus mit der Angiogamie der Zygomyzeten zu vergleichen, wodurch zwei Fliegen auf einen Schlag getroffen schienen: erstens die Homologie zwischen Ascogon und Antheridium der Ascomyzeten mit den anisomorphen Coenogametangien der Zygomyzeten, und somit, zweitens, die „Verwandtschaft“ zwischen beiden Pilzgruppen.

Die Grundgestalt des neogamen weiblichen Geschlechtsapparates erblicken wir weder in den scheinbar primitiven „Gametangien“ der

Plectascineen noch im oogam differenzierten Apparat von *Pyronema*, sondern in jenem fadenförmigen, schraubig gewundenen Gebilde, welches in der älteren Literatur den Namen eines „Woronin'schen Fadens“ oder eines „Scoleciten“ führt und von De Bary als Archikarp bezeichnet wurde. Man bedenke nun folgendes: die gegenwärtigen Geschlechtsorgane sind neogenen Ursprungs, sie sind also zu einem späteren Zeitpunkt der phylogenetischen Vergangenheit ausdifferenziert worden, u. zw. als Ersatz für den abgeschwächten und heute nur mehr einen Phasenabschnitt des Gesamtsexualaktes vollziehenden proterogamen Apparates. Fassen wir ferner ins Auge, dass der Sexualakt für den Vererbungsmechanismus und somit für die gestaltliche Stabilisierung des Erbtypus ein eminent wichtiger Vorgang im Leben der Organismen ist, so erscheint es uns verständlich, dass gegebenenfalls mit einem unverhältnismässig grossen Aufwand an sexualisierten Zellen gearbeitet wird, um das Zustandekommen des Sexualvorganges zu sichern. Wir können uns daher vorstellen, dass in dem Augenblicke, in dem sich die Notwendigkeit eines Ersatzvorganges ergab, die sekundäre, neogene Ausdifferenzierung von Sexualzellen aus dem Reservoir der omnipotenten vegetativen Hyphen gleich in profuser Weise einsetzte. denn wir sagten einmal schon, dass die Natur, namentlich dort, wo es sich um die Erhaltung des Erbtypus handelt, ausserordentlich verschwenderisch operiert. Im vorliegenden Falle wurde daher die neogene Sexualisierung nicht „zaghaft“, auf einzelne Zellen sich beschränkend, wie es bei einem „gut eingefahrenen“ Sexualapparat alter Prägung genügt, vorgenommen, sondern sie setzte, „zur Sicherheit“ gleich in mehreren Zellen eines bestimmten Thallusbezirkes ein. Das können wir daran ablesen, dass gleich mehrere Zellen einer bestimmten Hyphe zu Sexualzellen umgeprägt wurden, so die Woronin'sche Hyphe oder das Archikarp liefernd. Die gesteigerte Vitalität solcher Zellen und das damit verbundene intensivere Wachstum mag dazu geführt haben, dass, möglicherweise auch in Verbindung mit einer bestimmten Micellarstruktur der Membranen, diese Hyphen rein mechanisch einen schraubigen Verlauf annehmen mussten, was uns als charakteristisches Merkmal der Archikapien imponiert. Erst nachträglich, als der neogene Sexualisierungsvorgang und der neue Sexualakt in geregelte, die Befruchtung sichernde Bahnen gelenkt wurde, schränkte sich die virtuelle Sexualisierung auf wenige Zellen des Scoleciten ein; von den anfangs vielen vorhandenen, mit der prospektiven Potenz von Sexualzellen ausgestatteten Gliedern des Archikarps, blieb schliesslich im allgemeinen nur eine Zelle aktiv, nämlich jene, die wir dank ihrer morphologischen Ausbildung und Funktionsweise als Ascogon bezeichnen. Die übrigen, oberhalb und unterhalb des Ascogons gereihten Zellen des Archikarps übernehmen auxiliäre Funktionen, die höchstwahrscheinlich vornehmlich ernährungsphysiologischer Natur

sind, da ja die Geschlechtszellen starke Verbrauchszentren vorstellen. Die epigynen Glieder wiederum bildeten das sogenannte Trichogyn aus, welches, ohne am eigentlichen Sexualprozess selbst teilzunehmen, den Transport der männlichen Kerne in das Ascogon vermittelt. Aber auch das nicht immer und überall. Die Funktion des „Trichogyns“ ist nicht einheitlich und bedarf einer experimentellen Nachprüfung.

So besehen erscheint der Typus von *Pyronema* als ein Grenzfall, bei dem das Archikarp auf drei Glieder reduziert ist, nämlich auf die Stielzelle, auf das Ascogon und auf das eingliedrige Trichogyn, welches in diesem Falle tatsächlich den Übertritt der männlichen Kerne aus dem „Antheridium“ — oder wie wir ihn aus bestimmten Gründen nennen wollen — dem *Andrangium* in das Ascogon oder *Gynangium* vermittelt. Dass es sich tatsächlich um einen zufälligen Grenzfall handelt, geht daraus hervor, dass bei anderen Discomyzeten noch mehrgliedrige Archikarprien nachgewiesen werden konnten. In gleichem Sinne können die Organe der Perisporiaceen aufgefasst werden, bei denen die Reduktion der Archikarpglieder, möglicherweise im Zusammenhang mit den räumlichen Verhältnissen des Peritheziiums, noch weiter fortgeschritten ist, obwohl man auch hier noch Reste des mehrgliedrigen Archikarps feststellen kann. Dies muss hier besonders hervorgehoben werden, weil der Befruchtungsakt der Perisporiaceen mit Vorliebe als „primitiv“ interpretiert und oft an den Anfang der Betrachtungen über den Sexualapparat der Ascomyzeten gestellt wird, was absolut irreführend ist. Ebenso ist der Sexualapparat der Plectascineen unserer Meinung nach nicht primitiv, sondern als auf die Stufe einfacher „Gametangien“ reduzierte Archikarprien aufzufassen. Auf die blosse morphologische „Ähnlichkeit“ ist nicht viel zu geben, denn die Grundform des weiblichen Organes der Ascomyzeten ist nicht ein weibliches Gametangium, ein „Oogonium“ (wie das oft fälschlich gesagt wird), sondern eine aus neogamen, weiblich determinierten, primär mehrkernigen Segmenten aufgebaute Hyphe, ein Archikarp. Dieses setzt sich aus Gliedern zusammen, die alle die prospektive Potenz neogamer Geschlechtszellen mit weiblicher Determination haben, was jedoch nicht ausschliesst, dass auch ein Kernaustausch zwischen zwei benachbarten Archikarpzellen, also auf parthenogamem Wege, erfolgen kann. In diesem Falle zeigt es sich, dass die sexuelle Determination der zweifellos bisexuell veranlagten Archikarpzellen noch nicht eindeutig normiert ist, was gerade im Sinne der Neogamie durchaus verständlich erscheint. Diese oft hervorgehobenen und verschiedentlich gedeuteten Schwankungen in der sexuellen Determination der Archikarpsegmente erklären sich leicht, wenn man sie vom Standpunkt ihrer neogenen und somit noch labilen Ausdifferenzierung betrachtet. Man kann in diesem Zusammenhang auch die Versuche von Kerl als reziproken Beweis anführen,

aus welchen die verhältnismässig leichte Rückführbarkeit der Ascogonien von *Pyronema* in vegetative Hyphen hervorgeht.

Es will uns weiter scheinen, dass der als Parthenogamie bezeichnete Vorgang, der darin besteht, dass der sexuelle Kernaustausch zwischen zwei benachbarten Archikarpgliedern vollzogen wird, eher dem anfänglichen Zustand des neogamen Befruchtungsvorganges entsprechen dürfte. Die topographische und organographische Trennung von weiblich und männlich determinierten Sexualzellen dürfte einen späteren Differenzierungsvorgang innerhalb des Ascomyzetenindividuums vorstellen, indem die Sexualisierungszentren im Gesamtsystem aus endogen, vielleicht stofflich bedingten Ursachen an verschiedenen Stellen lokalisiert wurden. Im allgemeinen erscheinen die männlichen Organe der Ascomyzeten morphologisch viel schwächer entwickelt; sie können die Form einer gegliederten Hyphe, oder eines Schlauches, oder sie können schliesslich auch auf den Formwert von konidienartigen „Zellen“ beschränkt sein, die man zweckmässig als Androkonidien bezeichnen kann. Die relative Einfachheit der männlichen Organe kann z. T. auf eine nachträgliche Vereinfachung zurückgehen, und dieser Prozess hat seit dem Zeitpunkt der neogamen Ausdifferenzierung sicherlich und zu verschiedenen Zeiten eingesetzt. Sie ist aber sicher auch primär gegeben, da diese Organe ja nur einen ephemeren Bestand haben und im wesentlichen nur die Aufgabe erfüllen, ihre, oft auf die Einzahl reduzierten Kerne, an das weibliche Organ abzugeben. Anthropomorphistisch, und mit der nötigen Vorsicht ausgedrückt, hiesse das etwa, dass bei der neogamen Ausdifferenzierung der Geschlechtsorgane die Natur etwas rationeller vorgeht. Das weibliche Organ hingegen bringt das System der ascogenen Hyphen hervor, welches physiologisch betrachtet innerhalb des Gesamtsystemes des Pilzkörpers ein sehr intensives Verbrauchszentrum vorstellt. Der primär bedingte Aufbau des Archikarps aus einer Mehrheit von Zellen, die sich in diesen physiologischen Prozess korrelativ einbauen, erscheint somit gerechtfertigt und hat zur Folge, dass die ursprüngliche Gestalt des Archikarps meistens erhalten bleibt. Selbst in jenen Fällen, wo die räumlichen Verhältnisse des Fruchtkörpers (Perisporiales, Pyrenomyzeten u. a.) eine Reduktion bedingen ist die Urgestalt des Archikarpes nachweisbar. Dort, wo die epigynen Glieder die Funktion eines Trichogyns übernehmen, welches durch zygotropisch gerichtetes Wachstum zu den örtlich getrennten männlichen Organen oder Zellen zuwachsen, kommt ebenfalls noch die ursprüngliche Gestalt des Archikarps deutlich zum Vorschein, auch wenn die Zahl der hypogynen Glieder stark reduziert ist. Es ist weiters verständlich, dass bei terrestrisch lebenden Organismen die Androkonidien, bei entsprechender Exposition an die bewegte Luft, so wie Sporen und Konidien „anemochor“ verbreitet werden können, so dass es in einzelnen nachgewiesenen Fällen auch zu einer richtigen „Bestäu-

bung“ der aus dem Thallus herausragenden Trichogynspitzen oder der Rezeptivhyphen kommt. Das sind lauter nachträglich aufgetretene Abwandlungsvarianten, die sich in sinngemäßem Zusammenhang mit der spezifischen Lebensweise der Ascomyzeten und dem besonderen Bau ihrer Fruchtkörper einstellen. Sie stellen spezifische Gestaltungsvariationen der neogamen Geschlechtsorgane vor und bieten somit ein anschauliches Bild für die starke reaktive Auseinandersetzung zwischen diesen verhältnismässig jungen Organen mit ihrer Umwelt dar. Das sind lauter spezifische Umbildungsprozesse, die sich innerhalb des Erbtypus der Ascomyzeten abgespielt haben, und in dieser Art nur in diesem Erbtypus vorgefunden werden. Deshalb ist es nicht richtig, wenn man zufällige Ähnlichkeiten, die sich bei diesem Prozess ergeben, als den Ausdruck eines verwandtschaftlichen Zusammenhanges mit anderen Organismengruppen ansieht. So ist es u. a. vollkommen abwegig, das „Trichogyn“ der Ascomyzeten mit dem zwar gleichnamigen, aber organophyletisch wesentlich anders zu bewertenden Organ der Rhodophyten in Zusammenhang zu bringen. Derartige Spekulationen sollten heute nur mehr historisches Interesse haben.

In neuerer Zeit hat sich an Hand der entwicklungsgeschichtlichen Befunde allmählich die Anschauung herauskristallisiert, dass die Sexualität der Ascomyzeten, und damit auch die morphologische Ausgestaltung der Geschlechtsorgane, im Abklingen begriffen sei, und dass diese regressive Tendenz in jenen Zustand münde, den man als Somatogamie bezeichnet. Diese Anschauungsweise drückt sich u. a. in der wertvollen Übersicht aus, die uns G ä u m a n n über die neuen Ergebnisse auf diesem Gebiete 1940 gegeben hat und sie erscheint durchaus logisch durchdacht. Tatsächlich zeigen die Ascomyzeten eine bemerkenswerte Plastizität nicht nur in der Gestaltung der Sexualorgane, sondern auch in der Durchführungsart des Sexualprozesses, d. h. im Austausch der Sexualkerne. Dieser Austausch vollzieht sich mitunter zwischen Zellen, die keine morphologisch erkennbaren Merkmale von Sexualorganen haben, er vollzieht sich aber auch zwischen „Rezeptivhyphen“ und Androkonidien, zwischen solchen Hyphen und Makro- bzw. Mikrokonidien, ferner zwischen „gewöhnlichen“ Hyphen und diesen Konidien, zwischen solchen Konidien untereinander, zwischen Konidien und keimenden Ascosporen und schliesslich zwischen „gewöhnlichen“ Hyphen allein. Diese kurze Aufzählung gibt schon eine Vorstellung von der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit dieser Erscheinungen und es ist tatsächlich nicht leicht, sie unter einen Hut zu bringen. Geht man von der Vorstellung aus, dass die Gynangien und Andrangien den anisomorphen Gametangien der Zygomyzeten homolog sind, so wirkt der deduktive Schluss, dass die zuletzt angeführten Erscheinungen einem „Abschwächungsvorgang“ ihre Ausprägung verdanken, durchaus logisch und suggestiv. Andererseits ist es aber nicht

ohne weiteres einzusehen, weshalb bei einem in aufstrebend-evolutiver Entfaltung begriffenen Gestaltungstypus gerade der für die genetische Gesetzmäßigkeit dieses Abwandlungsprozesses so wichtige Vorgang der Befruchtung im Abklingen begriffen sein sollte. Man empfindet dies als einen Widerspruch. Wir verstehen ein solches Abklingen noch bei einem Typus wie den Ustilagineen, der den Eindruck einer einseitig abgewandelten, am Ende der evolutiven Entfaltung sich befindenden Formenreihe macht. Aber bei den Ascomyzeten, mit ihrem so heftigen Abwandlungstemperament?

Von unserem Standpunkt aus betrachtet, wonach die Geschlechtsorgane einem iterativen, neogenen Ausdifferenzierungsvorgang ihre heutige Ausbildung verdanken, ist es verhältnismässig leicht, die erwähnten Varianten dem entwicklungsgeschichtlichen Gedanken zu koordinieren. Es folgt daraus, dass die Sexualorgane phylogenetisch relativ jüngere Bildungen sind, die in ihrer sexuellen Reaktion noch nicht so gefestigt sind, wie wir es von den phylogenetisch älteren Organen anderer Organismengruppen her gewöhnt sind. Es erscheint daher verständlich, dass sie sowohl in ihrer Morphologie als auch in ihrer Funktionsweise eine gewisse Labilität aufweisen. Ätiogenetisch ist diese Labilität darin begründet, dass der neogame Gestaltungsakt in einer Reaktivierung der organogenetischen Entfaltungspotenzen von vegetativen Zellen besteht. Es ist daher durchaus denkbar, dass in der Initiativphase dieses Vorganges, von dem es gar nicht ausgeschlossen ist, dass er sich noch heute abwickelt, die aktivierten Zellen noch ihre „vegetative“ Gestalt besitzen und in ihrer gegenseitigen sexuellen Reaktion das Bild einer „Somatogamie“ ergeben. Wir glauben daher, dass diese durchaus nicht eine regressive Endphase der äusseren Organgestaltung sein muss, sondern sie kann im Gegenteil ebenso gut die Initiativphase der neogamen Organausdifferenzierung vorstellen. Damit soll aber durchaus nicht in Abrede gestellt werden, dass gestaltliche Reduktionen auch bei den neogamen Organen möglich und denkbar sind und wir halten es sogar für wahrscheinlich, dass der somatogame Habitus sowohl am Anfang als auch am Ende der organogenetischen Gestaltung in Erscheinung treten kann. Um diese Frage aber restlos zu beantworten müsste man über ein weit umfangreicheres Tatsachenmaterial verfügen.

Wir erwähnen ferner, dass auf Grund der derzeitigen Befunde sich die Vorstellung ergibt, dass die regressive Tendenz im männlichen rascher vorwärtsschreite als im weiblichen Geschlecht, mit dem Ergebnis, dass in vielen Fällen die Andrangien nicht mehr in Erscheinung treten. Als Folge dieser Apandrie nimmt man weiters an, dass der Sexualakt auf parthenogamem oder autogamem Wege in den weiblich determinierten Organen vorgenommen wird. Es soll nicht bezweifelt werden, dass eine Reduktion männlicher Organe möglich ist, obwohl uns ein solcher Prozess im grossen und ganzen bei den übrigen Organis-

men nicht häufig begegnet. Es gibt daher zu denken, warum gerade bei den Ascomyzeten die Reduktion der männlichen Organe in so ausgiebigem Masse erfolgen sollte. Wir möchten daher zu dieser Frage folgendermassen Stellung nehmen. Die parthenogame Befruchtung dürfte in unserer Anschauung eher dem primären Zustand der Neogamie entsprechen, zumindest überall dort, wo die sexualgenetische Voraussetzungen für eine sexuelle Reaktion zwischen benachbarten Hyphenzellen, also vor allem bei Homothallie, gegeben sind. Denn, genau genommen, stellt die Verschmelzung oder der Kernaustausch zwischen zwei aneinanderstossenden Zellen einer Hyphe keine wesentlich andere Situation vor, als die gleiche, „somatogame“ Reaktion zwischen Zellen zweier nebeneinander liegender oder auch weiter entfernter Hyphen. Diese Situation entspricht nämlich der Initiativphase des neogamen Aktivationsprozesses. Die Zellen sind nicht nur in organogenetischer Hinsicht omnipotent, sie sind auch zugleich in sexualgenetischer Beziehung bisexuell veranlagt und es dürfte daher lediglich von der gefällsmässigen Einwirkung bestimmter Sexualstoffe, oder von der determinativen Wirkung von Sterilitätsfaktoren abhängen, ob benachbarte oder auch weiter voneinander entfernte Zellen als männlich oder weiblich aktiviert werden. Es hängt auch von den Determinanten in den sexualisierten Zentren des Gesamtsystems ab, ob mit dieser Aktivierung auch in jedem Falle eine entsprechende morphologische Differenzierung verbunden ist. Dass letztere anfangs nicht unbedingt zur Ausprägung gelangen muss, dürfen wir per analogiam aus dem parallelen Verhalten der Gametangien bei den niederen Pilzen und ebenso bei den Algen rückschliessen. Damit soll gesagt sein, dass, wenn bei den Ascomyzeten — oder richtiger ausgedrückt bei den zufällig herausgegriffenen Untersuchungsobjekten — ein männliches Organ morphologisch nicht apperzipiert werden kann, dies nicht unbedingt heissen muss, dass das männliche Geschlecht erstorben ist, wissen wir doch aus den Untersuchungen des Ehepaares Moreau, dass selbst beim Paradebeispiel von *Pyronema* Abweichungen vom Normalverhalten vorkommen, der Übertritt der Kerne aus den „noch“ vorhandenen Andrangien unterbleiben und die Paarung der Kerne im Ascogon „autogam“ vor sich gehen kann. Dies alles spricht weniger für eine Regressionstendenz als vielmehr für die Labilität des neogamen Sexualitätsstatus. Wir halten es daher nicht für angezeigt, die Apandrie in kausale Beziehung zur Parthenogamie zu setzen; letztere kann immer vollzogen werden, weil sie in der bisexuellen Potenz der neogam aktivierten Zellen begründet ist.

Um das Bild der Sexualität bei den Ascomyzeten zu vervollständigen muss noch auf folgendes hingewiesen werden. Wie bekannt sollen bei den Collemaceen, nach Stahl, Baur u. a. die aus dem Thallus herausragenden Trichogynspitzen von kleinen Zellen „bestäubt“

werden, die man füglich als männliche Befruchtungselemente auffassen kann. Die Sache ist noch nicht ganz eindeutig, weil ein Transport der männlichen Kerne durch die Trichogynzellen in das Ascogon nicht einwandfrei erwiesen zu sein scheint. Dagegen hat Bachmann bei *Collema pulposum* gefunden, dass die männlichen Elemente an den Enden intrathallinischer Hyphen angelegt werden und dass die Trichogynen auf diese Elemente zuwachsen; Verschmelzung und Kernübertritt finden dabei statt. Wie man gegenwärtig diese „männlichen“ Zellen auffassen soll, ist mangels an einem umfangreicheren Vergleichsmaterial schwer zu sagen. Es gibt dafür zwei Denkmöglichkeiten: entweder stellen diese „Androkonidien“ nachträglich auf den Formwert von „Konidien“ reduzierte Andrangien vor, oder aber sie wurden von Anfang an als konidienartige Organe angelegt und sexualisiert. Um dies plausibel zu machen möge im Sinne eines blossen Analogievergleiches an die Sexualisierung der Sporidien bei den Ustilagineen gedacht.

In ähnlicher Weise könnten dann auch die Spermiokonidien aufgefasst werden, die nach echter Konidienart an den Enden bestimmter Hyphen sukzedan abgeschnürt werden. Sie werden in eigenen Behältern von charakteristischem Bau erzeugt, die als Spermogonien geführt werden. Man nimmt vielfach an, dass die Spermiokonidien männliche Befruchtungszellen vorstellten, die die Bestäubung der Trichogynen vorzunehmen vermöchten, doch anderseits wieder diese Funktion verloren hätten. Die Meinungen gehen auseinander weil experimentelle Befunde in ausreichender Zahl noch ausstehen. Man sieht auch immer noch nicht klar, ob die Spermogonien mit den Pyknidien identisch sind oder nicht. Auch das müsste vorerst durch neue entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Untersuchungen klar gestellt werden. Wir denken da an zwei Möglichkeiten. Entweder sind Pyknidien und Spermogonien konvergent entstanden, dann müsste man den Pyknio- konidien und den Spermiokonidien von Haus aus eine distinkte Funktion zusprechen. Oder sie sind homologe Bildungen, dann wäre es denkbar, dass im Zuge des neogamen Sexualisierungsprozesses ein Teil der Pyknidien eine sexuelle Funktion übernommen hat. Die Bezeichnung Spermogonien bzw. Spermiokonidien würde dann diesen Zustand kennzeichnen. Die sexuelle Funktion der Spermiokonidien muss sich übrigens nicht in der schematischen Weise bekunden, dass die männlichen Kerne in die weiblichen Organe eindringen um sich mit den in diesen enthaltenen Kernen zu paaren. Sie kann auch, wie aus neueren Untersuchungen von Green, Dowding u. a. hervorzugehen scheint, bloss darin bestehen, dass namentlich bei Heterothallie der bisexuelle Status des Haplomyzels überkompensiert wird und durch das Eindringen der Spermiokonidienkerne — bei *Ascobolus furfuraceus* tun die Oidienkerne dasselbe — der für das Zustandekommen des Befruchtungsaktes

notwendige heterokaryotische Zustand herbeigeführt wird. Die neogame Befruchtung kann dann immer noch im Gewande einer Parthenogamie oder einer Autogamie ablaufen; sie kann aber offenbar erst einsetzen, bis die männlichen Kerne eingedrungen sind und den Zustand der Heterokaryose im Haplomyzel induziert haben.

Erwähnung verdienen schliesslich noch die männlichen Organe von *Bombardia lunata* und von *Pleurage anserina*, weil sie eine besondere Gestaltungsvariante des Andrangiums vorstellen. Hier werden die männlichen Elemente innerhalb des Andrangiums als sporenartige Zellen individualisiert und durch eine Öffnung in der Andrangienwand simultan (*Bombardia*) oder sukzedan (*Pleurage*) entlassen. Es wiederholt sich also hier auf dem Wege einer Gestaltungskonvergenz eine ähnliche Ausdifferenzierung der männlichen Keime wie etwa bei *Spermophthora*, so dass wir auch im vorliegenden Falle füglich von Gametosporen, oder besser noch, von Spermiosporen sprechen können. Allerdings, die organophyletische Herkunft und auch das Gestaltungsniveau dieser Organe sind von denen der *Spermophthora* wesentlich verschieden. Mit Rücksicht auf die ausgesprochen terrestrische Lebensweise der Pyrenomyzeten und auf die Verbreitung solcher Spermiosporen durch den Wind, erscheint es uns verständlich, dass unter den vielen, bisher bekannt gewordenen Gestaltungsvarianten der neogamen Organe auch diese realisiert werden konnte. Wir sind heute erst am Anfang der Durchforschung dieses vielversprechenden Arbeitsgebietes und es steht zu erwarten, dass eine intensivierte entwicklungsgeschichtliche Untersuchungstätigkeit noch so manches Unerwartete und Verbindende zutage fördern wird. Dafür scheint uns die ausserordentlich starke Gestaltungsplastizität des Ascomyzetentypus zu bürgen. Mit dem hier erwähnten Organtypus, den wir zur vorläufigen Charakterisierung als *Spermangium* bezeichnen wollen, dürften die männlichen Organe der *Laboulbeniales* im wesentlichen übereinstimmen. Die sekundär erworbene Fähigkeit dieser Pilze, eine submerse Lebensweise zu führen, steht nicht im Widerspruch hiezu, denn sie haben offenbar den einmal von ihren terrestrischen Vorfahren erworbenen Organtypus beibehalten. Jedenfalls besteht auch in diesem Zusammenhang keine Veranlassung, an die Spermatangien der Rhodophyceen zu denken, die eine ganz andere Genese und Ausgestaltung besitzen.

Und zum Schluss noch einige Worte über ein Problem, dem das unverdiente Los widerfuhr meist unter den Tisch gefallen lassen zu werden; wir meinen damit die von den angelsächsischen Schulen von Harper bzw. Gwynne-Vaughan (geb. Fraser) vertretene Anschauung von der sogen. „doppelten Befruchtung“ bei den Ascomyzeten. Sie besteht darin, dass schon im Ascogon eine paarweise Ver-

schmelzung der Sexualkerne, auf die dann in der Ascusanlage eine zweite zwischen zwei diploiden Paarkernen folgt, erfolgen soll. Der primäre Ascuskern wäre in diesem Falle tetraploid und in drei aufeinanderfolgenden meiotischen Teilungsschritten würde schliesslich die haploide Chromosomenzahl der Ascosporenkerne herabreguliert werden. Diese Angaben stehen im Widerspruch zu jener Auffassung, die durch Claussen in Deutschland begründet und u. a. von Moreau auch in Frankreich vertreten wurde. Genaue Nachuntersuchungen in der letzten Zeit von Gwynne-Vaughan und Williamson an *Pyronema confluens*, von Swingle an *Ascobolus magnificus* und von Tandy an *Pyronema domesticum* und die dabei sehr sorgfältig vorgenommenen Chromosomenzählungen ergaben jedoch, dass man sich über diese Befunde nicht einfach mit einem Achselzucken hinwegsetzen kann. Betrachten wir nach unserer Auffassung das Ascogon als ein neogenetisch ausdifferenziertes Organ, in welchem die Karyozeuxis lokalisiert ist, und den Ascus als das aus der Proterogamie hervorgehende Zygosporangium, so folgt daraus, dass im letzteren, als dem phylogenetisch bestimmten Ort der Karyogamie, der eigentliche amphimiktische Akt (Kernverschmelzung und Reduktionsteilung) festgehalten ist, zumal der Ascus heute noch, „in voller Rüstigkeit“, in den Gesamtverlauf des rezenten Befruchtungsprozesses eingebaut ist. Da es sich somit beim Ascogon, in unserer Lesart, um ein verhältnismässig rezentere Sexualorgan handelt, so erscheint es begründet, dass die Kernverschmelzungen in ihm zunächst unterbleiben und der rezente Geschlechtsakt vorerst bloss mit einer Paarung der konträren haploiden Kerne eingeleitet wird. Es liegt dann das Claussen'sche Schema vor. Wenn jedoch im weiteren Verlauf der Normierung dieses Geschlechtsaktes durch eine Überkompensierung des Gefälles die konträre Sexualtendenz der Kerne gesteigert, die neutrale („unspezifische“) Schwelle überschritten wird, so ist damit die Voraussetzung geschaffen dafür, dass die Kerne schon bei ihrem Zusammentreffen im Ascogon die sexuelle Verschmelzung oder Karyogamie, nach dem Harper'schen Schema, vornehmen. Die phylogenetisch bedingte Beharrlichkeit namentlich in den Prozessen der geschlechtlichen Fortpflanzung wirkt sich dabei weiter aus und führt während der proterogamen Phase zu einer neuerlichen, man möchte auch hier wieder sagen: „legitimen“, Sexualdifferenzierung der diploiden Kerne, die sich übrigens auch durch ihre Paarung und durch die konjugierten Teilungen in für diese Phase ganz spezifischer Weise verhalten. Schliesslich nehmen sie im jungen Ascus die „legitime“ karyogame Verschmelzung vor.

Damit soll hier nur angedeutet werden, dass die Befunde der Harper'schen Schule durchaus nicht so abwegig sind, wie sie vielleicht im ersten Augenblick erscheinen mochten. Unser Deutungsver-

such steht auch mit der von G ä u m a n n geäußerten Anschauung im Einklang, der der ersten Kernverschmelzung im Ascogon mehr einen „unspezifischen“, gewissermassen „vegetativen“ Charakter beilegt, wobei die sexuelle Polarität der Kerne für den zweiten Verschmelzungsakt beibehalten werden soll. Wenn wir das Ascogon als ein Organ auffassen, das erst seit verhältnismässig kurzer Zeit im Dienste der sexuellen Fortpflanzung steht, so ist es durchaus vorstellbar, dass die unspezifische (vegetative) Komponente der Kerne nicht nur, wie G ä u m a n n richtig sagt, noch beibehalten wird, sondern dass sie sich sogar für das Zustandekommen des Geschlechtsaktes noch hemmend auswirkt. G ä u m a n n führt wohl mit Recht in diesem Zusammenhange auch noch die Befunde von R a y m o n d an *Lachnea stercorea* an, wonach unspezifische Kernverschmelzungen in den vegetativen Hyphen garnicht selten, ja sogar häufiger als in den Ascogonen sind. Auch das steht mit der Vorstellung der Neogamie in gutem Einklange. Man wird freilich noch abwarten müssen, bis genetische Untersuchungen vorliegen, um auch den Erbmechanismus und die sexualgenetischen Bedingungen des neogamen Prozesses genau zu analysieren. Sollte es sich tatsächlich herausstellen, dass, wie es den Anschein hat, Hemmung und Auslösung des rezenten Sexualaktes von Sterilitätsfaktoren in den bisexuell veranlagten Haplomyzelien determiniert werden, so würde unsere Auffassung von der neogenetischen Ausdifferenzierung der aktuellen Geschlechtsorgane eine wesentliche Stütze erfahren.

Rückblickend können wir also sagen: Die Ascomyzeten stellen einen komplexen, integral aufgebauten Gestaltungstypus vor, in welchem wir derzeit mindestens zwei phyletische Gestaltungsphasen unterscheiden können. Die eine davon präsentiert sich als das, was wir als das System der ascogenen Hyphen bezeichnen und die auf Grund unserer gestaltungsgenetischen Analyse als ein in den Individualkörper der Ascomyzeten eingebauter Diplont erkannt wurde. An diesem Diplont stellten wir die proterogamen Geschlechtsorgane fest, aus denen die Zygosporangien, die Asci, hervorgehen, welche im gegenwärtigen Sexualapparat eingebaut sind und als Organe der agamen Fortpflanzung funktionieren. Auf iterativem Wege sind die neogamen Geschlechtsorgane ausdifferenziert worden, die in Gestalt und Funktionsweise noch eine grosse Labilität, eine äussere Mannigfaltigkeit, aufweisen. Der gesamte Sexualapparat der heutigen Ascomyzeten setzt sich somit aus zwei phylogenetisch verschiedenen Komponenten zusammen, die, funktionsmässig koordiniert, den äusserlich einheitlich erscheinenden Sexualvorgang vollziehen. Wir sind infolgedessen berechtigt, die phyletische Gestalt der Ascomyceten als ein höherwertiges System anzusehen, welches diesen Pilzen innerhalb des gesamten Pilzreiches eine ganz besondere Stellung zusichert.

8. Der Gestaltungstypus der Uredineen.

Um unseren Standpunkt in der Frage nach Wesen und Stellung der Uredineen zu präzisieren, wollen wir hier gleich ihren ontogenetischen Ablauf im Sinne unserer Interpretierung wiedergeben. Wir gehen von der Teleutospore aus, die wir aus Gründen, die sich aus der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung ergeben, ebenso wie die übrigen Sporenformen dieses Pilztypus, als ein Sporangium, als ein „versportes“ Sporangium, deuten. Dieses *Teliosporangium* stellt das aus der Befruchtung verspätet hervorgehende zygotische Sporangium, noch genauer ausgedrückt, das enkaptische Produkt von Zygote und Gonangium, vor. Bei seiner Keimung weist es eine ökologisch bedingte Differenzierung in einen hypo- (bzw. hypno-) und in einen episporangialen Abschnitt auf. Das Episporangium geht übergangslos in den Keimschlauch über, der in Koordination zur Tetradenteilung des Synkaryons in vier Zellen gegliedert erscheint und progenetisch die Sporidien in gleicher Anzahl an dünnen Sterigmen „exogen“ ausbildet. Es ist dies das *Promyzel*. Aus den Sporidien entwickelt sich das haploide Myzel; die Haplophase zerfällt hiemit in zwei zeitlich und örtlich getrennte Entfaltungsabschnitte: in das saprophytische Promyzel und in das endophytische Haplo- bzw. Aecidienmyzel. Auf diesem werden bei der Anlage der Aecidienlager die Geschlechtsorgane gebildet, die wir ebenfalls aus vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Gründen, als bis auf die Einkernigkeit reduzierte Gynangien und Andrangien auffassen. Nach erfolgter Zytogamie und Karyozeuxis geht aus den befruchteten Gynangien der erste Generationsabschnitt der dikaryotischen Phase hervor, welche auf siropodial aufgebauten Hyphen die präzygotischen Sporangien, als Aecidiosporen gestaltet, erzeugt. Diese geben den weiteren dikaryotischen Generationen den Ursprung, auf deren Myzel die gleichfalls noch präzygotischen Sporangien, hier als Uredosporen ausgestaltet, erzeugt werden. Die Paarkernigkeit bleibt in diesen „versporteten“ Sporangien und ebenso in den aus diesen hervorgehenden, durchaus endophytischen Myzelien erhalten, bis zur Bildung der Teleutosporen, in denen die Karyogamie, und darauf folgend die Reduktionsteilung, vor sich geht.

Im Sinne der gestaltungsgenetischen Analyse ergeben sich während der ontogenetischen Entfaltung folgende Abwandlungsphasen, die den Uredineentypus zusammensetzen: 1. Die proterogamen Anastomosen (Hyphenfusionen) am haploiden Aecidienmyzel, die, so wie die noch hinzutretenden Androkonidien-Bestäubungen, den Zustand der Heterokaryose in der Haplophase herbeiführen. Die sexualgenetische Konstitution der Haplophase entspricht somit nicht dem primären Schema der genotypischen Verteilung von Geschlechtsfaktoren, wie bei den Archi- und Phycomyzeten, sondern sie ist hier mit der Wirkung von Steri-

litätsfaktoren kombiniert, und entspricht somit dem Status der Haplophase bei den Ascomyzeten. Die Androkonidien oder Pykniosporen werden in eigenen Behältern, als „Spermogonien“ oder „Pyknidien“ bezeichnet, nur am Haplomyzel erzeugt. 2. Die zur Einkernigkeit reduzierten Gynangien und Andrangien, welche die Initiativphase des neogamen Befruchtungsaktes, nämlich die Zytogamie und die Karyozeuxis, so wie bei den Ascomyzeten, vollziehen, wofür wiederum der heterokaryotische Zustand des Haplomyzels Voraussetzung ist. 3. Die präzygotischen Sporangien, die in dimorpher Ausprägung und auf getrennten Myzelgenerationen innerhalb des diplophasischen Raumes der Ontogenese wiederholt erzeugt werden und als Aecidiosporen bzw. Uredosporen die Vermehrung und Verbreitung des in mehrere selbständige Generationsfolgen aufgegliederten Artindividuums besorgen. Von den anolozyklischen Varianten wird hier abgesehen. Und schliesslich 4. das Gonangium (zygotisches Sporangium = Teleutospore), in welchem die Schlussphase des komplexen Geschlechtsaktes, die Karyogamie und die Reduktionsteilung, und zugleich auch die primäre genotypische Geschlechtertrennung in den Gonenkernen vor sich geht.

Das hier entworfene Schema deckt eine sehr beachtenswerte Übereinstimmung mit der phasenmässigen Gestaltung der Ascomyzeten auf, ein Umstand, der schon dem Genius eines Anton de Bary nicht entgangen war. Diese gestaltungsgenetisch bedingte Parallele geriet später, wie so manches, was die geistvolle Intuition De Barys vorausgesehen hatte, in Vergessenheit und musste formalen Homologisierungsexperimenten weichen. Wir haben aber allen Grund, uns auch heute noch vor der unerreichten Schaffenstat dieses ganz grossen Mannes in Ehrfurcht zu verbeugen. Um Missverständnissen vorzubeugen schicken wir jedoch gleich voraus, dass wir weder die Absicht haben, die Uredineen von den Ascomyzeten, noch diese von ersteren „abzuleiten“. Mit solchen oberflächlichen Ableitungen wurde der phylogenetischen Forschung schon genug geschadet. Unser Standpunkt ist vielmehr folgender. Im rezenten ontogenetischen Ablauf der Uredineen finden wir Gestaltungsphasen eingebaut, die eine gestaltungsgenetische Übereinstimmung mit jenen der Ascomyzeten aufweisen. Dies bedeutet, in vorsichtiger Fassung gekleidet, dass der Entfaltungsraum der Uredineen sich in einem ähnlichen Niveau der phylogenetischen Pilzgestaltung befinden dürfte. Die heutige Ausgestaltung des Uredineentypus darf daher nicht im Sinne einer regressiven Abwandlung der rezenten Ascomyzeten verstanden werden, die „in Anpassung“ an die „extrem“ parasitische Lebensweise ausgeprägt worden sein soll. Wir haben schon einige Male betont, dass Phylogenie nicht Hupfen von einer Astspitze des Stammbaumes zur anderen bedeutet. Wir meinen vielmehr, dass von einem tiefer liegenden Gestaltungszentrum aus, in welchem die wesentlichsten

Abwandlungsmerkmale für die Ascomyzeten bereits ausgeprägt waren, sich u. a. auch die Gestaltungsreihe der Uredineen entwickelt hat. Diese führt mithin ein gleichartiges phyletisches Syndrom mit, welches sich aber, wohl unter der Einwirkung ökologischer Impulse, zu einer anders gearteten Gestaltungsvariante aktiv und selbständig abgewandelt hat. Uns erscheint die Vorstellung gangbarer, dass ein in seinem vegetativen Aufbau noch wenig differenzierter Organismen-typus leichter eine adaptative Wandlung in progressiver Richtung vollziehen kann, als die, dass aus einem im Somatischen hochdifferenzierten Typus auf regressivem Wege eine reichgegliederte Formentfaltung hervorgehen sollte. Es ist auch eine überwertete und durch nichts begründete Idee, dass die parasitische Lebensweise eine Vereinfachung der Gestalt herbeiführen muss. Die reaktive Auseinandersetzung eines Organismus mit dem endobiotischen Lebensraum setzt womöglich einen noch intensiveren Kampf voraus, als die Nutzbarmachung eines toten organischen Substrates durch einen Saprophyten. Die schliessliche Behauptung des Endophyten bedeutet somit eigentlich einen Fortschritt, einen Sieg über die aktiv biologische Abwehr des Wirtsorganismus, und kein Erliegen. Daher meinen wir, dass bei der Ausgestaltung parasitärer Organismen-typen meistens ein progressiver Entwicklungsprozess am Werke ist, denn sonst hätten sich ja Parasiten niemals ausbilden können. Nicht angepasste Organismen kann es ja gar nicht geben, denn wären sie nicht „angepasst“, so würden sie nicht bestehen.

Das von uns aufgestellte Schema für die Uredineen lässt sich allerdings nicht vollkommen mit dem für die Ascomyzeten zur Deckung bringen. Zwar sind die fundamentalen Entfaltungsphasen in beiden Schemata, als der Ausdruck einer gleichartigen erbtypisch bedingten Gestaltungspotentialität enthalten, doch die topographische Reihung und Einbauung dieser Phasen innerhalb des ontogenetischen Entfaltungs-raumes — der übrigens bei den Uredineen durch die Individualisierung getrennter Generationen viel weiter gespannt ist — weist eine Inkongruenz auf, die wohl bedacht werden muss. So finden die Hyphen-fusionen wie auch die „somatogamen“ Verschmelzungen mit den „Pykniosporen“ in der Haplophase statt, somit in jenem Abschnitt der Ontogenese, der phylogenetisch dafür prädestiniert ist. Dieser Abschnitt deckt sich etwa mit jenem, in dem wir bei den Ustilagineen sowohl die legitime als auch die abgeschwächte Sexualfunktion lokalisiert vorfinden. Hieraus darf erschlossen werden, dass das Entfaltungszentrum der Uredineen tiefer als das der Ascomyzeten angesetzt werden muss — wenn auch innerhalb des gleichen Gestaltungsraumes — denn bei letzteren ist im Wege der abbreviativ-integrativen Typuswandlung die Proterogamie auf die Gestaltungsphase des eingebauten Diplonten übergegangen. Hieraus ergibt sich wieder der Schluss, dass die reich ge-

gliederte und ökologisch spezialisierte Diplophase der Uredineen nicht mit der Diplophase der Ascomyzeten vollkommen identifiziert werden kann. Sie stellt zwar eine analoge Phasensituation vor, ist aber gestaltungsgenetisch noch nicht so hoch integriert. Auch darin lässt sich das tiefere Entfaltungsniveau der Uredineen ablesen. Betrachten wir die Entstehungsweise der Aecidio- und Uredosporangien, so finden wir da jene primäre Situation vor, die darin besteht, dass die Sporangien einfach als seitlich oder terminal entstehende Organe am diploiden Myzel angelegt werden, da die proterogame „Befruchtung“ am Haplomyzel bereits vorweggenommen ist. Es liegt somit ein Unterschied in der Integrationsstufe der Entfaltung gegenüber der homologen Phase der Ascomyzeten vor, die für die differentiale gestaltungsgenetische Charakterisierung dieser beiden Erbtypen bedeutungsvoll ist, und wiederum das tiefere Entfaltungsniveau der Uredineen gegenüber den Ascomyzeten anzeigt. Alle diese Feststellungen berechtigen dazu, Uredineen und Ascomyzeten als zwei selbständige systematische Einheiten höherer Ordnung zu führen. Mit Rücksicht darauf, dass die erbtypischen Gestaltungselemente weitgehend miteinander übereinstimmen, wird man sogar sagen dürfen, dass diese beiden Pilztypen miteinander „verwandt“ sind, jedenfalls näher verwandt, als mit den Basidiomyzeten.

Aber, so höre ich sagen, was ist dann mit dem Promyzel, dessen „Homologie“ mit der Epibasidie so kunstvoll erdacht wurde? Soll das alles nur Schall und Rauch sein? Wir möchten da zunächst mit einem Gleichnis antworten. Alle Kirchtürme und alle Minarette sind, weil sie einen ähnlichen Zweck erfüllen, im Bau einander gleich, doch sind deswegen ihre Erbauer blutsverwandt?

Eine Zygote kann nur so auskeimen, dass sie entweder ihre Gonenkeimlinge als Schwärmer oder Sporen entlässt, oder dass sie, amerozon, als Ganzes auskeimt in Form eines Keimschlauches, der die Gonenkerne enthält. Der letztere Keimungsmodus ist nicht nur ökologisch bedingt, sondern er kann durch adaptative Einflüsse deshalb ausgelöst werden, weil die ektoangiale Ausreifung des zygotischen Sporangiums schon in den niederen Stufen der Pilzgestaltung vorweggenommen, also erbtypisch verankert ist. Die prospektive Entfaltungspotenz für die Differenzierung der keimenden Zygote in ein Hypo- und in ein Episporangium schlummert somit im gesamten Gestaltungstypus der heterotrophen Proto- und Thallophyten und kann daher „je nach Gebrauch“ an verschiedenen Stellen des Pilzsystemes aktiviert werden. Daraus folgt, dass diese Differenzierung nicht unbedingt der Ausdruck einer engeren Verwandtschaft zwischen zwei bestimmten systematischen Einheiten sein muss. Die Homologisierung der keimenden Teleospore mit der Phragmobasidie beruht auf dieser erbtypisch möglichen Parallelentfaltung und wertet sie für einen phylogenetischen Konnex

aus, der ganz eng gezogen ist, ohne den allgemeinen gestaltungsgenetischen Zusammenhang und die Gesetzmässigkeiten der Gestaltung zu berücksichtigen.

Von diesem allgemeinen Standpunkt aus betrachtet stellt das Promyzel einen Keimschlauch vor, der dem ektoangialen Abschnitt der keimenden Zygote zugleich entspricht. Es liegt somit eine abbreviative Gestaltung am Anfange der ontogenetischen Entwicklung vor, die zur Ausprägung eines für die Gruppe der Uredineen charakteristischen Merkmales führte. Diese Ausprägung steht sowohl mit der morphologischen Struktur des Teleutosporenlagers als auch mit den damit verbundenen ökologischen Verhältnissen der Keimung im Zusammenhang. Die gestaltungsgenetischen Voraussetzungen für diese charakteristische Ausprägung jedoch sind in der erbtypisch festgelegten Tendenz der ektoangialen Auskeimung und Ausreifung der Pilzzygoten gegeben. Diese Tendenz wurde durch die bei den Uredineen spezifisch obwaltenden Umweltsverhältnisse aktiviert und morphologisch fixiert. Die sich daraus ergebende Form der Teleutosporenkeimung ist also zwar durch die erblichen Gestaltungsanlagen bedingt, stellt aber nicht ein ausschliesslich prädominantes Merkmal des Uredineen-Typus dar. Die einseitige Wertung dieses Merkmales für phylogenetische Konstruktionen muss daher als unzureichend betrachtet werden, zumal auch der bloss morphologische Vergleich zwischen den — übrigens gar nicht einheitlich erscheinenden — Teleutosporen mit der „Hypobasidie“ nicht ganz hieb- und stichfest ist. Dies träfe allenfalls noch für die *Auriculariales*, etwa vom Typus *Septobasidium*, zu, deren Zugehörigkeit zu den echten Basidiomyceten übrigens noch lange nicht eine abgeschlossene Sache ist. Dagegen ist das, was bei den *Dacryomycetales* und den *Tremellales* prima vista als epibasidiale Abschnitte erscheinen könnte, in Wirklichkeit doch nichts anderes als die durch die Gallerte des Hymeniums durchwachsenden und entsprechend verlängerten Sterigmen, welche an der Grenze zwischen Hymenium und Luftraum die Basidiosporen abschnüren. Weder sind hier die Basidien als „Hypobasidien“ („Sklerobasidien“) ausgebildet, noch liegt eine Keimung der „Hypobasidie“ durch ein episporangiales Promyzel vor. Uns erscheinen daher die anderen gestaltungsgenetischen Phasen, die in den Gestaltungstypus der Uredineen eingebaut sind, wesentlicher, da sie auch ihrer Lage und Funktion nach weniger adaptativen Abwandlungsimpulsen ausgesetzt sind als der mehr oder weniger autonom verlaufende Vorgang der Teleutosporenkeimung. Und diese Elemente der inneren, integrativen Gestaltung, die wir oben analysiert haben, zeigen mit jenen der Ascomyceten eine grössere Übereinstimmung als mit denen der Basidiomyceten, deren Betrachtung wir uns nun zum Schluss noch zuwenden wollen.

9. Gestaltung und Gestaltungs-genese der Basidiomyceten.

Die Analyse dieses Gestaltungstypus führt uns ein bemerkenswertes Schauspiel vor Augen. Im Bau der Fruchtkörper erklimmen diese Pilze wohl die höchste Vollendung der äusseren und inneren Organdifferenzierung und danach ist es wohl berechtigt, sie als die „höchststehenden“ Landpilze zu kennzeichnen; ist doch der Grad der Arbeitsteilung, der Gradientenabstufung und der spezialisierten Organbildung das Hauptkriterium für die Wertung der Gestaltungswertigkeit eines organischen Systems. Das erbtypische Baumaterial hingegen, aus dem sich diese hochorganisierten Systeme aufbauen, weist eine relativ tiefere Gestaltungsstufe auf, was eine gewisse Diskrepanz zwischen Deszendenz und rezenter Gestaltung ergibt. Wir wollen diese Erkenntnis an Hand des ontogenetischen Zyklus erläutern. Aus der Spore entwickelt sich das primäre, coenozoytische, haploide (monokaryotische) Myzel, welches im wesentlichen zunächst trophischen Funktionen obliegt. Bald stellen sich an diesem „Brücken“- oder „Schnallen“-Fusionen ein, wodurch der dikaryotische Zustand des septierten, sekundären Myzels herbeigeführt wird. Nach den vorangegangenen Darlegungen können wir, ohne uns in längere Ausführungen einzulassen, diese Fusionen wieder als einen proterogamen Vorgang auffassen, zumal sie in ihrer morphologischen Ausprägung wie auch in ihrem funktionellen und sexualgenetischen Verhalten eine grundsätzliche Übereinstimmung mit den Vorgängen an der Dikaryophase der Ascomyceten aufweisen. Dies lässt in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung folgende Überlegung zu: Der abbreviativ und integrativ gestaltete, mit den reproduktiven Potenzen eines Gameto- und Sporophyten ausgestattete Diplont, wie er als in den Fruchtkörper der Ascomyceten eingebaute Abwandlungsphase erscheint, tritt uns bei den Basidiomyceten als nahezu selbständiger Biont, als das eigentliche biontische System, entgegen. Es ist möglich, dass die Präponderanz der Diplophase ein endogenetisch wirksamer Impuls für die hochorganisierte Gestaltung dieses Pilztypus gewesen ist. Auch dieser Typus befindet sich in progressiver plastischer Abwandlung, was sich ebenfalls in der Ausprägung der vielen Gattungs- und Artyphen manifestiert. Ausgenommen vielleicht die Exobasidiaceen, von denen wir „glauben“, dass sie auf regressivem Wege entstanden sein können: es wäre übrigens der einzige Fall im gesamten Gestaltungsraum der Pilze, von dem dies mit einer gewissen Sicherheit behauptet werden könnte.

Wie steht es aber mit der Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Geschlechtsorganen? Die herrschende Auffassung besagt, dass die Sexualorgane — wobei man unter solchen immer Homologa der primären Gametangien versteht — rückgebildet seien — und dies wiederum mit einem „phylogenetischen Seitenblick“ auf die Asco-

myzeten —, und dass der Sexualakt auf den Zustand „somatogamer“ Reaktionen reduziert worden sei. Uns erscheint eine solche Behauptung etwas gezwungen, denn ohne nachweisbare Rückbildungsstufen lässt sich eine Reduktion nicht beweisen. Diese Annahme ist aber, unserer Meinung nach, gar nicht nötig, denn die Proterogamie erfüllt die Aufgabe des Austausches der Kerne zwischen den genetisch konträr determinierten Myzelien einer Art voll und ganz, und der Schlussakt dieses im wesentlichen amphimiktischen Prozesses, die Karyogamie und die Reduktionsteilung, vollzieht sich im organophyletisch dafür bestimmten Organ, dem *Basidiosporangium* (Basidie), in welchem auch die Aufspaltung der Geschlechtsfaktoren auf die Gonenkerne vor sich geht. Also ist die Basidie auch wieder Zygosporangium und Gonangium zugleich. Hier stellt sich somit der Fall ein, dass die proterogame Befruchtung, die wir als eine morphologisch abgeschwächte Ausprägungsform der angio gamen Kopulation erkannten, ihre für den Vererbungsmechanismus wichtige Funktion ungeschwächt beibehalten hat und sich so in das System des Basidiomyzetenkörpers einkonstruiert hat. Ein Ersatz durch neogame Organe ist, wie man sieht, gar nicht notwendig und es ist daher nicht richtig, wenn mehr oder weniger zugestandenermassen angenommen wird, dass bei den Basidiomyzeten die bei den Ascomyzeten vorhandenen Sexualorgane „rückgebildet“ wurden. Dieser Schluss ist zu sehr von der Vorstellung beeinflusst, dass die Basidiomyzeten von den Ascomyzeten „abzuleiten“ wären. Die Proterogamie der Basidiomyzeten, als vielleicht das wesentlichste phyletische Merkmal dieser Gruppe, lässt nur den allgemeinen Schluss zu, dass das Myzel auf jenes Entfaltungsniveau weist, welches etwa durch den Typus der uns bekannten Ustilagineen symbolisiert wird. Es ist daher denkbar, dass von diesem Entfaltungszentrum aus, unter anderem auch der Gestaltungstypus der Basidiomyzeten seine geschichtliche Abwandlung genommen hat, unter Beibehaltung des auf jener Stufe erwandelten erbtypischen Baumateriales. Die angebliche „Verwandtschaft“ der Basidiomyzeten mit den Ascomyzeten beruht mithin nicht auf einer direkten, linearen Umwandlung des Ascomyzetentypus in den Basidiomyzetentypus, denn das ist deszendenztheoretisch unvorstellbar, sondern darauf, dass Ascomyzeten, Basidiomyzeten, und vielleicht auch Urstilagomyzeten, von einem gleichartigen Abwandlungszentrum mit gleichartigen gestaltungsgenetischen Potenzen ausgestrahlt sind. Und das wiederum heisst: die Homologie zwischen Ascus und Basidie begründet sich nicht darauf, dass letztere aus ersterem „hervorgegangen“ ist, sondern darauf, dass der gestaltungsgenetische Ursprung und die erbgenetische Fixierung beider Organe gleich sind. Beide stellen die zygotische Phase eines proterogam verlaufenden Befruchtungsprozesses vor, der sich in einem Abwandlungszentrum ausprägte, das unbedingt

ein höheres Niveau einnimmt als das der Archi-, Phyco- und Zygomyzeten. In diesem gemeinsamen Ursprung liegt die Homologie zwischen Ascus und Basidie, die im übrigen auf getrennten Bahnen ihre heutige morphologische Ausprägung erlangten.

So betrachtet fällt es auch nicht leicht zu entscheiden, ob die Basidiomyzeten „höherstehend“ als die Ascomyzeten sind, was doch die Prämisse für die übliche lineare Ableitung der ersteren von den letzteren ist. In ihrer heutigen morphologischen Ausgestaltung machen die Basidiomyzeten entschieden den Eindruck des höherentwickelten Typus. Die gestaltungs-genetische Analyse ergab aber, dass sie insofern „tieferstehend“ sind, als ja in ihnen vorwiegend nur eine Abwandlungsphase enthalten ist, nämlich die, welche durch den protogamen Diplonten repräsentiert erscheint. Akzeptiert man unsere Anschauung, dass bei den Ascomyzeten sich eine neue Gestaltungsphase, nämlich die der neogamen Geschlechtsorgane, eingestellt und eingebaut hat, so müssten die Ascomyzeten, trotz ihrer durchschnittlich geringeren Gestaltungsplastizität der Fruchtkörper, eigentlich als die phylogenetisch höherwertig differenzierten Formen angesehen werden. Sie würden also im Ganzen ein höheres Gestaltungsniveau als die Basidiomyzeten einnehmen.

Wir wiederholen daher: der stammesgeschichtliche Werdungsprozess ist kein lineares Geschehen, wir müssen es vielmehr räumlich und zeitlich erfassen. Im Wirken ontogenetischer Abbreviation und Prolongation, von progressiven und regressiven Wandlungsschritten usw., ergeben sich Gestaltungsphasen, die entweder für sich blind endend sich erschöpfen, oder, miteinander kombiniert, additiv neue Wandlungstypen auf konstruktiv-integrativem Wege erstehen lassen. Das stammesgeschichtliche Wandlungsgeschehen ist somit auch ein Integrationsprozess, und aus diesem allem ergeben sich Kultimationspunkte der Deszendenz, die nicht in absolutem Sinne gewertet werden können. Was wir in der phylogenetischen Analyse erstreben kann nur sein, diese Abwandlungsreihen und Abwandlungsstufen entwicklungsgeschichtlich zu erfassen und uns daraus ein räumliches Bild dieses lebendigen Geschehens zu entwerfen. Die vergleichende Morphologie vor allem gibt uns ein wichtiges Mittel in die Hand, um diese mühsame Rekonstruktion zu erstreben, aber nur dann, wenn man unter Morphologie eine biologische Disziplin versteht, deren Aufgabe darin besteht, das Gestaltungsgeschehen zu erfassen und zu ergünden. Mit dem rein formalen oder mit dem idealistischen Vergleich erreicht man nicht viel mehr als mit der registrierenden Tätigkeit eines Briefmarkensammlers. Aus der vergleichenden Morphologie und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte müssen wir das lebendige Geschehen der Organismengestaltung erschliessen; ihr Ziel ist: die phyletische Gestalt!

10. Schlußwort.

Die vorliegende Studie stellt einen Versuch vor, das Gestaltungsbild der Pilze auf Grund der gegenwärtigen Tatsachen und im Geiste der modernen Abstammungslehre, frei von konventionellen Bindungen, neu zu erfassen. Wir sind dabei in vielen Punkten neue Wege gegangen, und neue Wege sind beschwerlich und unbequem. Und wer an die Tradition rüttelt muss sich auf Widerstand gefasst machen. Nichtsdestoweniger glauben wir, dass schon damit etwas gewonnen ist, dass man auf die Schwächen der überkommenen Anschauungen aufmerksam macht. Wenn hier von „Schwächen“ die Rede ist, so ist das nicht im Sinne einer Kritik oder Polemik zu verstehen. In jedem Zeitabschnitt der Entwicklung eines Forschungsgebietes ergeben sich Vorstellungen und Meinungen, die zeitgebunden sind, und Jeder tut, zu seiner Zeit, sein Bestes, um sich mit den Gegebenheiten logisch auseinanderzusetzen. Gefährlich für den Fortschritt ist es nur, wenn man sich von der konventionellen Meinung einlullen lässt und darüber die kritische Analyse verabsäumt. Auch die Forschung ist ein lebendiger, fortschreitender und aufstrebender Prozess, und dies namentlich in der Biologie, wo man es doch mit lebenden Wesen zu tun hat, die in stetem Wandel begriffen waren und sind! Deshalb bedeutete jeder Stillstand in der erkenntnistheoretischen Sichtung der jeweiligen Befunde eine Stagnation.

Wir hoffen wenigstens bei Einigen mit unseren dialektischen Ausführungen Anklang zu finden und mit ihnen wollen wir künftighin unsere Synthese in die Weite und in die Tiefe ausbauen. Voraussetzung hierfür ist vorerst eine planmässige Intensivierung der Einzeluntersuchung, die überall dort wird einsetzen müssen, wo Wissenslücken festgestellt worden sind. Diese Untersuchungen müssen aber zielstrebig, der konstruktiven Idee koordiniert und subordiniert sein. Bei aller selbstverständlichen Anerkennung für das Experiment als induktives Forschungsmittel muss gesagt sein, dass das Experimentieren stets einem leitenden Gedanken dienen muss. Hier gelten die Worte eines unserer Grössten. Pasteur sagt: „Die Illusionen des Experimentators machen einen Teil seiner Stärke aus. Sein Leitstern sind vorgefasste Ideen“.

Um nun noch ein, wenn auch unzulängliches, Bild dessen zu vermitteln, wie wir uns den Entfaltungsraum der Pilzgestaltung, nach Zeit und Raum gegliedert, vorstellen, wollen wir hier in der üblichen, didaktisch so mangelhaften, linearen Form die wichtigsten Gestaltungstypen aufzählen. Man wird das für ein „neues System“ halten, doch so anspruchsvoll sind wir wieder nicht. Wir wollen mit dieser Aufzählung, mit den Mitteln der systematischen Nomenklatur, bloss zum Ausdruck bringen, wie die im Vorangehenden analysierten Erbtypen

abzugrenzen und ihr gegenseitiges räumliches Verhältnis innerhalb des „Pilzsystems“ zu werten wären. Wir lassen uns dabei von dem Gedanken leiten, dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse und Erkenntnisse opportuner erscheint, mehr zu trennen als zu binden. Damit sollen voreilige Vorstellungen von mutmasslichen verwandtschaftlichen Zusammenhängen vermieden werden. Dieses Vorgehen erscheint uns nicht nur didaktisch, sondern auch sachlich gerechtfertigt, denn die wirklichen Zusammenhänge sind nicht an den Spitzen, sondern an den Astgabelungen des „Stammbaumes“ abzulesen, und das kann heute leider nicht induktiv, sondern nur deduktiv abgelesen werden. Jedes neue System trägt somit im Keime schon die Bestimmung mit, zu gegebener Zeit „abgelehnt“ zu werden, und mitunter genügt die Ermittlung einer neuen Tatsache, um unsere systematischen Vorstellungen ganz wesentlich zu modifizieren.

Wir fassen alle heterotrophen Proto- und Thallophyten — sofern es sich nicht um nachweisbare apochlorotische Derivate autotropher Flagellaten oder Algen handelt — welche dem biologischen Typus der Pilze entsprechen als *Mycophyta* zusammen. Systematisch wollen wir, nach einigem Zögern, diese heterogene Organismengruppe als einen Stamm (Phylum) von den übrigen niederen Pflanzen abgrenzen, obwohl es uns bekannt ist, dass dies der Wettstein'schen Definition des Begriffes „Stamm“ nicht entspricht. Jedoch, selbst im Pflanzensystem von Wettstein sind nicht alle von ihm aufgestellten Stämme im strengen Sinne des Wortes richtige „Phyla“, denn, ausgenommen die Schizophyceen, die Bakterien und die Rhodophyceen, weisen alle übrigen „Stämme“ mehr oder weniger klare Beziehungen zu Flagellaten auf. Wir wenden daher das Wort Stamm als Bezeichnung für eine systematische Einheit höherer Ordnung, gewissermassen mehr im bürokratischen Sinne, an, und gliedern diesen Stamm wie folgt.

Stamm: *Mycophyta*

I. Abteilung: *Myxomycetes*

1. Klasse: *Myxomycetinae*

1. Ordnung: *Endosporales*

2. Ordnung: *Exosporales*

2. Klasse: *Acrasieae*

II. Abteilung: *Archimycetes*

1. Klasse: *Chytridinae*

1. Ordnung: *Olpidiales*

2. Ordnung: *Rhinosporidiales*

3. Ordnung: *Synchytriales*

4. Ordnung: *Chytridiales*

5. Ordnung: *Cladochytriales*

- 6. Ordnung: *Coccidioidales*
- 7. Ordnung: *Zygochytriales*
- 2. Klasse: *Blastocladiinae*
- 3. Klasse: *Anisochytridinae*
- 4. Klasse: *Monoblepharidinae*
- 5. Klasse: *Myrioblepharidinae*
- 6. Klasse: *Spermophthorinae*
- III. Abteilung: *Plasmodiomyces*
- 1. Klasse: *Plasmodiophorinae*
- 2. Klasse: *Haplosporidinae* (= *Haplosporidia* p. p.)
- IV. Abteilung: *Dinomyces* (= *Blastodiniales*; Wortbildung analog zu *Dinophyceae*)
- V. Abteilung: *Blastomyces* (= *Saccharomyces*)
- VI. Abteilung: *Phycomyces*
- 1. Klasse: *Woroninae*
- 1. Ordnung: *Sphaeritales*
- 2. Ordnung: *Woroninales*
- 2. Klasse: *Lagenidinae*
- 3. Klasse: *Oomycetinae*
- 1. Ordnung: *Saprolegniales*
- 2. Ordnung: *Peronosporales*
- VII. Abteilung: *Protomyces*
- 1. Klasse: *Protomycetinae*
- 2. Klasse: *Taphrinae*
- VIII. Abteilung: *Zygomycetes*
- 1. Klasse: *Mucorinae*
- 1. Ordnung: *Mucorales*
- 2. Ordnung: *Entomophthorales*
- 2. Klasse: *Endomycetinae*
- 1. Ordnung: *Endomycetales*
- 2. Ordnung: *Endogonales*
- IX. Abteilung: *Ustilagomyces* (= *Ustilagineen*)
- X. Abteilung: *Uromyces* (= *Uredineen*).
- XI. Abteilung: *Ascomyces*
- XII. Abteilung: *Basidiomyces*

In üblicher Weise wird man dann noch die *Lichenes* und die *Fungi imperfecti* folgen lassen.

Wie gesagt, diese Aufzählung stellt nur einen Versuch vor und erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Die Gliederung führten wir bloss bis zu den Ordnungen durch, da eine Anführung der Familien eine ausführlichere systematische Auseinandersetzung erfordern würde, die jedoch in dieser Studie nicht geplant war.

Literatur.

- Atkinson, G. F., 1909, Some problem in the evolution of the lower fungi. *Ann. Mycol.*, 7.
- Backus, M. P., 1939, The mechanics of conidial fertilization in *Neurospora sitophila*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 66.
- Bary, A. de, 1884, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.
- Beatus, R., 1938, Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Ascomyceten. I. *Perisporium funiculatum* Preuss. Jb. Wiss. Bot., 87.
- Bessey, E. A., 1935, A text-book of mycology. Philadelphia.
- Boedijn, K. B., 1935, The genus *Dendrosphaera* in the Netherlands Indies. *Bull. Jard. bot. Buitenzorg*, 44.
- Bütschli, O., 1883—1888, Protozoa. In Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Leipzig—Heidelberg.
- Burgeff, H., 1925, Über Arten und Artkreuzung in der Gattung *Phycomyces* Kunze. *Flora* 118.
- Büren, G. v., 1922, Weitere Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der Protomycetaceen. *Habil.-Schrift Bern*.
- Busche, A. u. Joseph, A., 1928, Die Sprosspilze. *Hdb. path. Mikroorgan.*, 5.
- Cavers, F., 1915, The interrelationship of the Protista and the primitive fungi. *New Phytol.* 14.
- Ciferri, R., 1932, Sulla posizione sistematica del genere *Coccidioides* e di due generi affini. *Arch. Protk.*, 78.
- Coker, W. C., 1923, The Saprolegniaceae. *Univ. Press, Chapel Hill*.
- 1947, Blastocladales. *N. Amer. Flora*, 2.
- Cook, W. R. I., 1929, The inter-relationships of the Archimycetes. *New Phytol.*
- 1933, A monograph of the Plasmodiophorales. *Arch. Protk.*, 80.
- Cornu, M., 1872, Monographie des Saprolegniacées. 2me partie. Chytridiacées parasites des Saprolegniacées. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, V, 15.
- Cutter, V. M., 1942, Nuclear behavior in the Mucorales. I. The *Mucor* pattern. II. The *Rhizopus*, *Phycomyces* and *Sporodinia* patterns. *Bull. Torrey Bot. Club*, 69.
- Delitsch, H., 1926, Zur Entwicklungsgeschichte der coprophilen Ascomyceten. *Diss. Leipzig*.
- Dengler, I., 1937, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Sordaria macrospora* usw. *Jb. Wiss. Bot.*, 84
- Dodge, B. O., 1927, Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete *Neurospora*. *Journ. Agric. Res.*, 35.
- 1933, The perithecium and ascus of *Penicillium*. *Mycologia*, 25.
- 1936, Spermatia and nuclear migrations in *Pleurage anserina*. *Mycologia* 28.
- Drechsler, C., 1937, New Zoopagaceae destructive to soil rhizopods. *Mycologia*, 29.
- 1938, New Zoopagaceae capturing and consuming soil amoebae. *Mycologia*, 30.
- 1947, A *Basidiobolus* producing elongated secondary conidia with adhesive

- beaks. Bull. Torrey Bot. Club, 74.
- Emerson, R., 1941, An experimental study of the life cycles and taxonomy of *Allomyces*. Lloydia, 4.
- Emmons, C. W., 1932, The development of the ascocarp in two species of *Thielavia*. Bull. Torrey Bot. Club, 59.
- Fantham, H., 1907, The classification of the Haplosporidia. Exp. Brit. Assoc. Leicester.
- Fischer, Ed., 1924, Die geschlechtliche Fortpflanzung der Pilze. Schweiz. Zeitsch. f. Pilzkunde, 2.
- Fitzpatrick, H. M., 1930, The lower fungi. New York.
- Gäumann, E., 1926, Die Sexualität der Pilze. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 71.
- 1926, Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena.
 - 1939, Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Fortschr. d. Bot., 8.
 - 1940, Neuere Erfahrungen über die Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ztschr. f. Bot., 35.
- Ghatak, P. N., 1936, On the development of the perithecium of *Microeurotium albidum*. Ann. of Bot., 50.
- Gilbert, F. A., 1927, On the occurrence of biflagellate swarm cells in certain Myxomycetes. Mycologie, 19.
- Greis, H., 1939, Ascusentwicklung von *Tuber aestivum* und *T. brumale*. Ztschr. f. Bot., 34.
- Guilliermond, A., 1911, Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes. Rev. gén. Bot., 23.
- 1928, Recherches sur quelques Ascomycètes inférieurs isolés de la stigmatomycose des garrins de cotonnier. Essai sur la phylogénie des Ascomycètes. Rev. gén. Bot., 40.
 - 1936, L'Eremothecium Ashbyii, nouveau champignon parasite des capsules du cotonnier. Rev. Mycol. n. s., 1.
 - 1936, Nouvelles observations sur la sexualité des levures et quelques considérations sur la phylogénie de ces champignons. Rev. Gén. Bot., 48.
- Gwynne-Vaughan, H. C. I. and Barnes, B., 1937, The structure and development of the fungi. Cambridge.
- Harder, R. und Sörgel, G., 1938, Über einen neuen planoisogamen Phycomyceten mit Generationswechsel und seine phylogenetische Bedeutung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, N. F., Fachgr. 6, Biol., 3.
- Hatch, W. R., 19335, Gametogenesis in *Allomyces arbuscula*. Ann. of Bot., 49.
- Jaczewski, A. de, 1927, Considerations sur la phylogenie des champignons. Melng. Bot. offerts a Mr. J. Borodine a l'occas. de son jubile. Lenin-grad.
- Juel, H. O., 1897, Die Ustilagineen und Uredineen der ersten Regnell'schen Expedition. Bih. K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 23.
- Kanouse, B. B., 1927, A monographie study of special groups of the water molds. I. Blastocladiaceae. Amer. Journ. Bot., 14.
- Karling, J. S., 1936, Germination of the resting spores of *Diplophlyctis intestina*. Bull. Torrey Bot. Club, 63.
- 1937, The cytology of the Chytridiales with special reference to *Cladochytrium replicatum*. Mem. Torrey Bot. Club, 19.
 - 1937, The structure, development, identity and relationship of *Endochytrium*. Amer. Journ. Bot., 24.
 - 1939, A new fungus with anteriorly unciliate zoospores. Amer. Journ. Bot., 26.
 - 1939, Studies on *Rhizophidium*. III. Germination of the resting spores. Bull. Torrey Bot. Club, 66.

- Karling J. S., 1944, Brazilian Chytrids. I. Species of *Nowakowskiella*. Bull. Torrey Bot. Club, 71.
- 1945, *Rhizidiomyces hirsutus* sp. nov., a hairy anisochytrid from Brazil. Bull. Torrey Bot. Club, 72.
- Kusano, S., 1912, On the life history and cytology of a new *Olpidium* with special reference to the copulation of motile isogametes. Journ. Tokyo Coll. Agric., 4.
- 1930, Cytology of *Synchytrium fulgens* Schroet. Journ. Coll. Agric. Univ. Tokyo, 10.
- Labbé, 1899, Sporozoa. Tierreich, 5.
- Lendner, A., 1908, Les Mucorinées de la Suisse. Berne.
- Maire, R., 1915, Remarques sur le *Protascus subuliformis* à propos de la communication de M. Maupas. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 7.
- Maire, R. et Tison, A., 1909, La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyxinae. Ann. Mycol., 7.
- — 1911, Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées. Ann. Mycol., 9.
- Martens, P., 1932, L'origine du crochet et de l'anse d'anastomose chez les champignons supérieurs. Bull. Soc. Mycol. France, 48.
- McLarty, D. A., 1941, Studies in the family Woroninaceae. I. Discussion of a new species including a consideration of the genera *Pseudolpidium* and *Olpidiopsis*. Bull. Torrey Bot. Club, 68.
- II. The cytology of *Olpidiopsis Achlyae* sp. nov. Ebenda.
- Miller, J. H., 1938, Studies in the development of two *Myriangium* species and the systematic position of the order Myriangiales. Mycologia, 30.
- Minden, M. v., 1911, Chytridiineae, Ancylistineae, Monoblepharidineae, Saprolegniineae. Kryptog. Fl. Mark Brandenburg, 5.
- Moreau, F. et Mme., 1928, Les phénomènes cytologiques de la reproduction chez les champignons des lichens. Le Botaniste, 20.
- 1931, Existe-il une double réduction chromatique chez les Ascomycetes? Rev. Gen. Bot., 43.
- Nannfeldt, J. A., 1932, Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyzeten. Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. 4, 8.
- Nannizzi, A., 1926, Ricerche sui rapporti morfologici e biologici tra Gymnoascaceae e Dermatomyceti. Ann. Mycol., 24.
- Pavillard, J., 1912, A propos de la phylogénie des Plasmodiophoracées. Ann. Mycol., 10.
- Rawitscher, F., 1922, Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. Zeitschr. f. Bot. 14.
- Robinson, W., 1926, The conditions of growth and development of *Pyronema confluens*. Ann. of Bot. 40.
- Scherffel, A. v., 1901, Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. Bot. Ztg. No. 59.
- 1925, Zur Sexualität der Chytridieen. Arch. Protok. 53.
- Schönfeldt, M., 1935, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bei *Neurospora tetrasperma* und *Neurospora sitophila*. Ztschr. f. Indukt. Abst., 69.
- Schröter, J., 1897, Phytomyxinae. In Engler-Prantl, Natürl. Pfl. fam. 1.
- Schwartz, E., 1914, The Plasmodiophoraceae and their relationship to the Mycetozoa and the Chytridiaceae. Ann. of Bot. 28.
- Schweizer, G., 1931, Zur Entwicklungsgeschichte von *Ascobolus strobilinus* n. sp. Planta, 12.
- Stelling-Dekker, N. M., 1931, Die Hefesammlung des Centraalbureau voor Schimmelcultures: Beiträge zu einer Monographie der Hefearten. I. Die

- sporogenen Hefen. Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, Afd. Natuurkunde, Sect. 2, 26.
- Sörgel, G., 1937, Untersuchungen über den Generationswechsel von *Allomyces*. Ztschr. f. Bot., 31.
- Swingle, D. B., 1934, Fertilization in *Ascodesmis nigricans*. Amer. Journ. Bot., 21.
- Tandy, G., 1927, The cytology of *Pyronema domesticum*. Ann. of Bot., 44.
- Thaxter, R., 1888, The Entomophthoraceae of the United States. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 4.
- Thirumalachar, M. J., 1946, Nuclear cycle and life history of a new species of *Doassansia*. Lloydia, 9.
- Thom, C., 1930, The Penicillia.
- Thren, R., 1937, Gewinnung und Kultur von monokaryotischem und dikaryotischem Myzel. Ztschr. f. Bot., 31.
- Varitchak, B., 1931, Contribution a l'étude du developpement des Ascomycètes. Le Botaniste, 23.
- Vuillemin, P., 1912, Les champignons. Essai de classification. Paris.
- Weston, W. H., 1918, The development of *Thraustotheca*, a peculiar water mold. Ann. of Bot., 32.
- Wieben, M., 1927, Die Infektion, die Myzelüberwinterung und die Kopulation bei Exoasceen. Forsch. a. d. Gebiete d. Pflanzenkrankh., 3.
- Winge, Ö., 1912, Cystological studies in the Plasmodiophoraceae. Arkiv f. Bot., 12.
- 1934, On haplophase and diplophase in some Saccharomycetes. C. r. Trav. Labour. Carlsberg, sér. physiol., 21.
- Zickler, H., 1934, Genetische Untersuchungen an einem heterothallischen Ascomyceten (*Bombardia lunata* n. sp.). Planta, 22.
- 1937, Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 55.
- Zopf, W., 1885, Die Pilztiere oder Schleimpilze. Breslau.