

Morphologie, Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Cryptomyces Pteridis* (Rebent.) Rehm.

Von
Karl Killian.

Mit 31 Abbildungen im Text.

A. Einleitung.

Über den Erreger einer Krankheitserscheinung des Adlerfarns, die als Rollkrankheit bezeichnet sein möge, ist nicht eben viel bekannt. Diese wird hervorgerufen durch einen parasitären Ascomyceten, welcher den Discomyceten und speziell der Familie der Phacidiineae zugerechnet wird. Der Pilz ist charakterisiert durch einen, dem Farnblatt eingesenkten Fruchtkörper, der sich äußerlich als kohliges hartes Gehäuse darstellt, das bei der Reife in der Mitte lappig aufreißt und dadurch das Hymenium mit den Ascis freilegt. Ferner ist bekannt, daß zu ihm eine Conidienform gehört, die von den früheren Autoren als besondere Art, *Fusidium Pteridis*, aufgefaßt wurde. Sonst aber bildet die Biologie und die Entwicklungsgeschichte des Schmarotzers eine terra incognita, die wir nunmehr betreten wollen.

B. Methodischer Teil.

Cryptomyces Pteridis tritt, auf dem Adlerfarn parasitierend, überaus häufig in den Forsten der Umgebung Proskaus (O.-Schles.) auf. Es konnte daher einmal der morphologische Charakter der Pilzerkrankung ununterbrochen das ganze Jahr hindurch studiert, und ebenso Material für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in reichlicher Menge gesammelt werden. Im Sommer wurden die vom Pilze befallenen Teile des Adlerfarns — es handelt sich ausschließlich um die Fiederchen — in

kürzeren, bis 10-tägigen Intervallen gleich am Standort der Pflanze in Juelscher Flüssigkeit fixiert. Für den Winter dagegen, wo die Schneedecke das Sammeln erschwerte hätte, wurden Proben des pilzbefallenen Laubes im Garten in Blumentöpfen aufbewahrt, die frei der Witterung ausgesetzt waren. Das Material wurde weiterhin nach ungefähr 12-stündigem Verweilen im Fixierungsmittel durch die steigende Alkoholreihe und Zedernholzöl gleich in Paraffin übergeführt und mit dem Mikrotom bearbeitet.

Als Färbemittel erwies sich das Heidenhainsche Hämatoxylin am brauchbarsten, das allein gleichmäßige und zuverlässige Resultate gab, allerdings nur dann, wenn es eine ganz bestimmte Zeit auf die Gewebe einwirkte. Es zeigte sich nämlich, daß die Färbezeit für ein und denselben Entwicklungszustand zwar stets gleich, bei ungleichaltrigen Stadien dagegen sehr verschieden ausfiel. Am geeignetsten erwies es sich, zunächst ausschließlich eine Differenzierung der Kerne vorzunehmen und erst danach durch ein nochmaliges meist kurzes Eintauchen in den Farbstoff auch das Plasma zu färben. Die Kernfärbung der jüngsten Stadien, wie sie im Juli vorkommen, erforderte eine ungefähr 12-stündige Einwirkung des Eisenalauns und ebenso des Hämatoxylin, später im August sank die Färbezeit auf 6—4 Stunden, während der Wintermonate auf 1— $\frac{3}{4}$ Stunden. Die Stadien des Monats März verlangten wiederum eine 2-stündige, die des Monats Mai eine 3—4-stündige Einwirkungsdauer. Diese verschiedene Affinität zum Farbstoff steht nun, wie aus dem speziellen Teil hervorgehen wird, in gesetzmäßigem Zusammenhang mit der größeren oder geringeren Wachstumsenergie, die wir während der einzelnen Jahreszeiten beobachten. — Die so gefärbten Präparate wurden in den meisten Fällen bei 1000-facher Vergrößerung gezeichnet und bei der Reproduktion verschieden verkleinert, wie aus der betreffenden Figurenerklärung zu ersehen ist.

C. Morphologisch-biologischer Teil.

Die Lebensgeschichte des Pilzes sei im Nachfolgenden an Hand meiner eigenen Beobachtungen beschrieben, wie ich sie

beispielsweise im Jahre 1916 und 1917 machte. Als Material dienten mir rollkranke Adlerfarne, die am natürlichen Standort einzeln markiert worden waren.

Bei der extrem parasitären Natur von *Cryptomyces* ist nämlich dessen Biologie eng mit der seiner Wirtspflanze verknüpft; es müssen daher notwendigerweise beide eine gemeinsame Besprechung erfahren.

Wir beginnen naturgemäß mit dem ersten Auftreten der Wirtspflanze, das bekanntlich kurz nach dem Erwachen der Vegetation im Frühling erfolgt. Im Beobachtungsjahre 1917 setzte die Frühjahrswitterung zu Beginn des Monats Mai ein, und ungefähr nach 12 Tagen reckten die ersten Adlerfarne ihre Triebe aus dem toten Laub hervor. Wie allgemein bekannt, sind diese zunächst nach Art eines Bischofstabes eingerollt und wachsen in diesem Zustand zu einer gewissen Länge heran. Erst dann beginnen die Blattrollen sich zu entfalten, und zunächst werden 3 Äste sichtbar. Am weitesten sind die beiden untersten, älteren entwickelt, während der mittlere, welcher den Vegetationspunkt der Spitze geborgen hält, länger in der Knospenlage verharret. Das junge Laub breitet sich zunächst unregelmäßig aus und zeigt noch eine Zeitlang die verknitterten Formen der Knospenlage. Kaum hatte es sich etwas geglättet, da setzte (am 16. V) ein Frühlingsregen ein, der einmal auf die weitere Entfaltung merklich begünstigend einwirkte, aber auch seinen Feind, den *Cryptomyces*-Pilz zu neuen Leben erweckte. Wie ist es nun möglich, daß der Schmarotzer gerade jetzt auf dem Posten ist? Denn die verflossenen rauen Wintermonate scheinen doch für die Entwicklung eines Pilzes denkbar ungeeignet. Die Antwort auf diese Frage ist leicht zu geben, wenn wir die Art und die Stätte seiner Überwinterung ermittelt haben. Nicht lange werden wir darnach suchen. Allenthalben bedeckt noch am Orte seiner vorjährigen Vegetation das tote Farnlaub in Form vertrockneter und vermoderter Überreste den Boden. In deren Schutz hat der Pilz seine Winterfruchtkörper angelegt, die an den Fiederchen als schwarze Striche noch deutlich zu sehen sind (Abb. 1). Gerade im Spätherbst, als noch genügend Feuchtigkeit vorhanden war, hat der Pilz, im Innern der widerstandsfähigen Überwinterungs-

organe geborgen, seine Entwicklung soweit vorwärts gebracht, daß jetzt der geringste Anstoß genügt, um sie ganz zu Ende zu führen. Mit den ersten wärmeren Maitagen vollzog sich die definitive Reife der Ascusfruchtkörper, die jetzt zur Ausübung ihrer Lebensaufgabe, der Ansteckung des jungen Farnlaubes bereit sind. Der Regen, der am 17 Mai nachts und teilweise am nächsten Tage einsetzte (der Pluviograph der



Abb. 1. Zwischen dem toten mit Pilzrunzeln bedeckten vorigjährigen Farnlaub wächst ein junger Pteristrieb hervor.

meteorologischen Station zu Proskau¹ registrierte morgens 2,9 mm) genügte um die vertrockneten Laubüberreste des vorigen Jahres zu durchnässen und die Pilzrunzeln zum Aufquellen zu bringen. Nunmehr konnten die Asci ihren Sporenhalt entleeren. Der Erfolg ließ nicht lange auf sich warten: Schon nach 2 Tagen, am 19. V., zeigten mehrere der jungen Farnpflanzen eine eigentümliche Veränderung des Laubes. Es hatten sich die einzelnen Fiederchen kahnförmig eingerollt, die gewölbte Seite nach unten (Abb. 2). Relativ am deutlichsten

¹) Dem Leiter der meteorologischen Station zu Proskau, Herrn Prof. Otto, möchte ich für die Überlassung der Witterungsberichte auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

war die Erscheinung an den untersten ältesten Fiederchen, doch war vorläufig nur dem geübten Auge eine Veränderung erkennbar. Im weiteren Verlauf der Erkrankung bestätigte sich nun tatsächlich die Annahme, daß die Rollung der Fiederchen das erste Anzeichen der Pilzinvasion darstellt, indem dieselbe immer deutlicher in die Erscheinung trat. Auch kamen bald, nach 4 Tagen, neue Symptome der Erkrankung hinzu. Das ganze Laub nahm einen gelblich grünen, schon von weitem auffallenden Farbenton an, ähnlich wie er bei schädigender Sonnenbestrahlung auftritt. Besonders stark trat diese Verfärbung an der Unterseite der Fiederchen auf, erstreckte sich jedoch bloß auf zwischen den die



Abb. 2. Über dem vorigjährigen, mit Pilzrunzeln bedeckten Farnlaub haben sich die diesjährigen Triebe entfaltet, welche bereits die ersten Krankheitssymptome aufweisen.

Adern liegenden Stellen, während die Blattnervatur ihren normalen Ton bewahrte und sich dadurch kräftiger abhob (Abb. 3). Gesunde Fiederchen dagegen sind auf der Unterseite von gleichmäßiger blaugrüner Farbe (Abb. 3 links). Am typischsten zeigte sich das Krankheitsbild wieder an den

ältesten, zu unterst stehenden Ästen, weiter nach oben wurden die Symptome der Erkrankung immer undeutlicher, um nach der Spitze gänzlich zu verschwinden. — Der Befall war an den markierten Pflanzen so gleichmäßig, daß er jetzt noch Rückschlüsse auf das Datum der Infektion ermöglichte. Nun zeigten aber auch andere, benachbarte Pflanzen die ersten Anzeichen der Erkrankung, trotzdem sie bis dahin ihr normales Aussehen

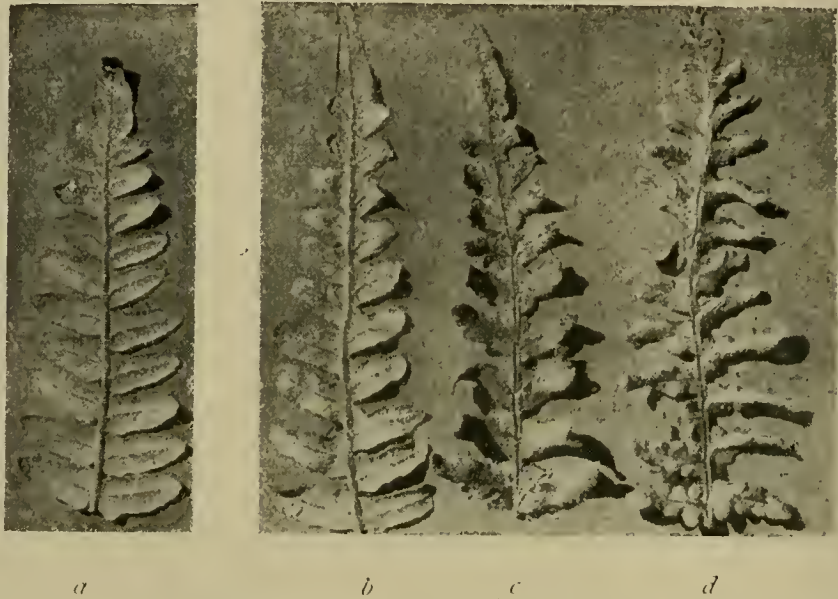


Abb. 3. *a* normale Fieder von der Unterseite, *b* erkrankte Fiedern mit gelben Interkostalfeldern von der Unterseite, *c* und *d* erkrankte Fiedern von der Oberseite.

bewahrt hatten. Eine Infektion in der Zwischenzeit war ausgeschlossen, da es nicht geregnet hatte, Ascussporen also nicht ausgeschleudert sein konnten und Sommersporen von *Cryptomyces* damals noch nicht aufgetreten waren. Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß die Inkubationszeit für die einzelnen Pflanzen verschieden ist. Es wirft sich natürlich sofort die Frage auf, wie die Verschiedenheit zu erklären ist. Einmal werden wir an Unterschiede des Standorts denken. Daß diese tatsächlich eine Rolle spielen, erhellt aus folgendem Beispiel: In einem Teile des Proskauer Forstes, der mit hohen dichten Kiefern bestanden war, konnte nach dem Regen vom 17. Mai keine einzige Erkrankung nachgewiesen werden, trotzdem der Farn sich in jugendlichem Entwicklungszustand befand und sporenhaltiges vorjähriges Laub in Menge vorhanden

war. Erst als am 26. und 27. Mai Niederschlagsmengen von 3,9—8,9 mm fielen, traten auch hier nach der »vorschriftsmäßigen« Inkubationszeit von 2 Tagen typische Krankheitssymptome auf. Offenbar ermöglichte an dieser Stelle die starke Überdachung verbunden mit dem relativ geringen Niederschlag von 2,9 mm am 17. V. nicht das Zustandekommen einer Infektion. — Das wäre ein relativ einfacher Fall, der zeigt, daß manchmal rein örtliche Bedingungen über die Immunität des Wirtes entscheiden. Meistens dürfte aber die Disposition des Wirtes von ausschlaggebender Bedeutung sein; speziell beim Adlerfarn spielt das Alter der Pflanze die Hauptrolle. Das geht aus folgender Beobachtung hervor: die Pterisvegetation einer Gegend erscheint bekanntlich niemals gleichzeitig, sondern schubweise. So auch im Beobachtungsjahre. Ein Teil derselben trat beispielsweise erst nach dem Regen vom 16. V. auf. Hier kam die Infektion erst beim nächsten Regenfalle am 26. V. zustande, und nach Ablauf der üblichen Inkubationszeit waren die ersten Krankheitssymptome zu erkennen. An diesem Fall interessiert uns nur die eine Tatsache, daß sich allgemein der Sporenvorrat bei der ersten Ausschleuderung noch nicht erschöpft hatte, sondern daß noch am 26. Mai infektionstüchtige Ascussporen vorhanden waren. Es ist somit anzunehmen, daß noch am Ende des Monats, bei jedem Regenfalle, auch solche Pflanzen immer wieder von einem Schauer von Pilzsporen getroffen wurden, die bisher gesund geblieben waren. Nichtsdestoweniger kam an derartigen älteren Farnen niemals ein neuer Krankheitsfall zur Beobachtung. Es folgt daraus, daß der Adlerfarn nur bis zu einem gewissen Alter für die Rollkrankheit empfänglich ist, später aber immun wird. Infektionsversuche am natürlichen Standorte ließen denn auch erkennen, daß gerade junge Pflanzen, die eben ihr Laub entfaltet hatten, besonders heftig erkrankten und in Bälde eingingen. Hingegen zeigte die Beobachtung ein nur langsames Fortschreiten der Erkrankung bei solchen Individuen, die sich durch rasche Entwicklung ihres Laubes schneller dem ausgewachsenen Zustande näherten. Das ist z. B. der Fall bei den raschwüchsigen Schattenpflanzen des Adlerfarns. Es weisen da nicht selten nur die unteren Teile des Fiederchens Anzeichen der Pilzin-

vasion auf, während die randlichen Partien gänzlich verschont bleiben (Abb. 4 b). Hier wäre also die Resistenz dadurch bedingt, daß die Wirtspflanze rasch dem kritischen Entwicklungszustand entwächst¹. Im späteren Entwicklungsalter des Farns kommt allerdings eine derartige Widerstandskraft auch der jugendlichen Teile so wie so zustande. Das geht unzweideutig daraus hervor, daß an älteren Adlerfarnen ein ausschließlicher



a



b

Abb. 4. A. Fiedern des Adlerfarns von der Unterseite. a normal. b schwach befallen.

Befall der embryonalen Triebspitzen niemals beobachtet werden konnte. Wird aber die Farnpflanze während des kritischen Stadiums in disponiblen Zustande vom Parasiten befallen, so bleibt meist auch nicht eine Fieder verschont (Abb. 4 B). Allerdings kamen auch da Fälle zur Beobachtung, wo noch nachträglich die Spitze einer solchen unrettbar erkrankten Pflanze nach einigen Regentagen wieder kräftig austrieb, wie etwa ein Baum nach heftigem Insektenfraß frische Triebe bildet. Trotzdem entgingen diese Teile der nachträglichen Ansteckung nicht. Es können natürlich solche Spätinfektionen auch von dem Mycel herrühren, das von den älteren Teilen in die jungen Triebe hineinwächst. Gerade diese Beobachtung zeigt, daß es bei dem Ringen zwischen dem Farn und seinem Parasiten

¹) Ähnliches gilt für die Resistenz der Rübenkeimlinge gegen Wurzelbrand.

allem Anschein nach besonders darauf ankommt, wer Herr der jungen noch entwicklungsfähigen Teile wird. Schon in den ersten Tagen nach der Infektion, dann, wenn die äußeren Krankheitssymptome noch am wenigsten auffällig sind, dürfte die Entscheidung über diese »vitale« Frage fallen und zwar geht das, je nach der Widerstandsfähigkeit des Wirtes, bald schneller, bald

langsamer, wie ebendieverschiedene Dauer der Inkubationszeit beweist. Ist einmal der Pilz bis zur Spitze vorgeedrungen, so ist das Schicksal der Farnpflanze besiegelt, und der Parasit kann nun daran gehen, die älteren Blatteile ausgiebiger zu besetzen. Jetzt häufen sich die Pilzfäden in den äußeren Schichten des Blattgewebes stärker an



Abb. 4. B. Fiedern des Adlerfarns von der Unterseite, stark befallen.

und verdecken dadurch die grüne Farbe des Mesenchyms. So kommen die gelben Flecke auf der Unterseite der Fiederchen zustande, welche das nächstfolgende Infektionsstadium charakterisieren. War auch die Inkubationsdauer, als der Kampf zwischen Wirt und Parasit noch unentschieden war, verschieden lang und von der individuellen Resistenz des Wirtes abhängig, so beobachten wir nun, daß die Gelbfärbung zwischen den Adern ganz regelmäßige Fortschritte macht, so daß 17—20 Tage von der Infektion an gerechnet sämtliche Fiederchen bis zur Spitze deutlich scheckig geworden sind. Nunmehr hat der Pilz den Wirt

durch die Geschwindigkeit seines Wachstums definitiv überflügelt und dessen Widerstand gebrochen. Eine Folge davon ist, daß auch das Längenwachstum des Farnes stockt, welches schon vorher beträchtlich verlangsamt worden war, und daß neue Teile überhaupt nicht mehr angelegt werden. Kurz, im Kampfe um die jungen, entwicklungsfähigen Teile ist der Pilz Sieger geblieben, und jetzt machen sich auch die Symptome der Krankheit, die er hervorruft, auffallender bemerkbar; am stärksten treten diese natürlich da auf, wo er seinen Hauptsitz hat. So einmal auf der Blattunterseite, deren Gewebe er hauptsächlich bewohnt, wie in einem späteren Teil zu schildern sein wird. Die Oberseite dagegen ist in ihrem Wachstum weniger gehemmt und dadurch kommt eben jene kahnförmige Wölbung zustande. — Im weiteren Verlauf der Erkrankung erfährt nun das Farnlaub noch andere Deformationen. Es rollt sich die Spitze stärker wie die Basis, und außerdem beginnen sich die Fiederchen flügelartig nach oben zu heben. Das betrifft die Einzelfiedern sowohl wie die Gesamtfiedern. Diese Erscheinung dürfte eine ungezwungene Erklärung darin finden, daß die unteren Teile der Blättchen mehr durch das Netzwerk der Adern versteift sind; diese letzteren aber sind dem Pilze unzugänglich, wie ihre normale Farbe makroskopisch andeutet und auch der mikroskopische Befund beweist. — Im späteren Alter allerdings fällt die Blattrollung unregelmäßiger aus, da die Differenzen in der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen den verpilzten Stellen und den pilzfreien Arealen mehr und mehr zunehmen. Es sind ja letztere dem Schmarotzer für immer unzugänglich, der nur jugendliche Teile zu befallen vermag. Aus diesem Grunde muß der Parasit schließlich allen verfügbaren Raum ausgefüllt haben. Es kann demnach nicht ausbleiben, daß die vom Wirt gelieferte Nahrung sich zu erschöpfen anfängt. Wie das im Pflanzenreich allgemein üblich ist, beginnt auch der Pilz unter diesen Umständen seine Fruchtkörper anzulegen. Diese treten zunächst als braune Punkte in die Erscheinung, die besonders bei durchfallendem Lichte deutlich sichtbar sind; sie verbreiten sich von der Basis der Fieder allmählich zur Spitze. Die ersten unter ihnen erscheinen 10—17 Tage nach der Infektion; doch beanspruchen

diese Zeitangaben keine allzugroße Bedeutung, da neben den individuellen Verhältnissen des Wirtes auch die Witterungsercheinungen den Entwicklungsgang des Pilzes merklich beeinflussen. Nach weiteren 8 Tagen machen sich nun neben den braunen auch schwarze Pünktchen bemerkbar (1917: Anfang Juni), die wiederum schrittweise auf die jüngeren Teile übergreifen. Zuerst sind sie klein, fließen aber zu größeren Komplexen und Strichen zusammen, und dadurch, daß sie schließlich die



Abb. 5. Erkrankte Fiederchen des Adlerfarns von der Unterseite, von links nach rechts in steigendem Maße schwarze Pilzrunzeln aufweisend.

ganzen Interkostalfelder besetzen, erhalten sie einen den Adern parallelen Verlauf (Abb. 5). Verglichen mit den gelben Flecken sind die schwarzen Fruchtkörper viel auffallender; da ihre Größenzunahme regelmäßig erfolgt, so ermöglicht ihr Umfang direkt Rückschlüsse auf das Alter der betreffenden Infektionsstelle. Richten wir unsere Aufmerksamkeit speziell auf diesen Punkt, so finden wir in Übereinstimmung mit unseren früheren Beobachtungen, daß die ältesten Infektionen überwiegend an den älteren Fiedern zu treffen sind und nach den jüngeren Teilen mit ziemlicher Regelmäßigkeit abnehmen. Dazwischen finden sich dann immer noch Areale, die vollständig pilzfrei sind (Abb. 6). Es ist, wie schon früher angedeutet, anzunehmen, daß hier der Pilz auf einen stärkeren Widerstand von Seiten des Wirtes stieß. Solche wenig befallenen Farnpflanzen do-

kumentieren sich auch dadurch, daß die Krankheitssymptome im allgemeinen wenig ausgeprägter Natur sind. Es ist nun bemerkenswert, daß hier die ältesten schwarzen Fruchtkörper nicht wie sonst; regelmäßig auf die ältesten Blattfiedern verteilt sind, sondern unregelmäßig zerstreut vorkommen. Die



Abb. 6. Fieder des Adlerfarns von unten, teilweise befallen.

früheren Beobachtungen dürften eine ungezwungene Erklärung dieser Erscheinung vermitteln. Eine Folge des starken Widerstandes, den das Pilzmycel bei solchen resistenten Pflanzen findet, wird sein, daß eine Durchwucherung der ganzen Pflanze hier weniger stattfindet; vielmehr beschränkt sich die Ausbreitung der Hyphen mehr auf seine Ursprungsstellen, da eben, wo zufällig die Ascospore hingeschleudert wurde. Dort kommen denn auch die ersten schwarzen Fruchtkörper zur Ausbildung, die somit die Stellen der Primärinfektion markieren; diese aber sind naturgemäß nach den Gesetzen des Zufalls zerstreut. Anders verhalten sich die Dinge bei weniger resistenten Pflanzen. Hier konnte sich, bei der starken Dispo-

sition der Wirtspflanze, das keimende Mycel durch den ganzen Pflanzenkörper hindurch verbreiten und sich dann besonders in den nährstoffreichen unteren Teilen der Blattfiedern einnisten. So erklärt es sich, daß gerade dort die ersten schwarzen Pilzrunzeln zur Ausbildung gelangen. Es ist also in diesem Falle die Primärinfektion durch die sekundäre vegetative Ausbreitung des Pilzes unkenntlich geworden. Diese sekundäre Infektion

kann nun außer durch vegetatives Wachstum auch noch auf andere Weise stattfinden. Wie nämlich im späteren Abschnitt nachzuweisen ist, bildet der Pilz bald nach der Infektion auch Fortpflanzungsorgane und zwar gerade diejenigen, welche für die sofortige Verbreitung bestimmt sind, die Conidien. Diese zeichnen sich aus durch ihre reichliche Anzahl und ihre leichte Loslösbarkeit, zwei Eigenschaften, die eine starke Aussäung durch den Regen garantieren. Auf diesem Wege ermöglichen sie es dem Pilze, auch die Schranken zu überschreiten, die den vegetativen Fäden unpassierbar sind, nämlich die sclerenchymatischen Gewebe der Adern und der Blattstiele. Die Conidien sind es weiterhin, welche später, nach dem Verschwinden der Ascusgeneration, immer wieder die jungen Nachschübe des Adlerfarns anstecken. Letztere finden wir nämlich die ganze Vegetationsperiode hindurch bis in den November hinein. Gerade dann, unter den der Vegetation ungünstigen Verhältnissen, lassen sich noch viele neue Krankheitsfälle am Adlerfarn feststellen.

Als Ergebnis unserer Beobachtungen stellen wir nochmals fest, daß wir bei dem Infektionsvorgange des Adlerfarns durch *Cryptomyces* den primären Infektionsvorgang von dem sekundären, makroskopisch durch das Auftreten der Fruchtkörper erkennbaren Ausbreitungsvorgang auseinanderhalten müssen. Daß die meisten Farnpflanzen gleichmäßig von den ältesten Teilen beginnend zu den jüngeren abnehmend befallen werden, andere dagegen unregelmäßiger, wird uns danach weniger rätselhaft erscheinen.

Der weitere Verlauf der Erkrankung bietet wenig Neues. Je nach dem Alter, in dem die Infektion des Farnes erfolgt, bedeckt er sich mehr oder weniger rasch mit den schwarzen Pilzrunzeln. Es läßt sich demnach der Unterschied des Alters in dem die Erkrankung stattfand, auch später immer noch daran feststellen, daß ältere Pflanzen im allgemeinen weniger befallen werden wie jüngere; das beweist nochmals die ausschlaggebende Bedeutung, welche dem Entwicklungszustand als disponierendem Moment zukommt. Allerdings gilt das nicht mehr für extreme Fälle, z. B. für ganz schwächliche oder schadhafte Pflanzen. Durch die ungünstigen Ernährungsverhältnisse wird hier auch der Pilz beeinflußt, und es kommt, ähnlich wie bei den

Schattenpflanzen nur noch zur Bildung vereinzelter Fruchtkörper. — Mag nun der Befall früh oder später seinen Höhepunkt erreichen, auf alle Fälle leidet die Wirtspflanze sehr unter dem Pilze. Es wurde bereits erwähnt, daß ihr Längenwachstum und ihre ganze Ausgestaltung stark gehemmt erscheint; doch sind es noch andere, lebenswichtigere Funktionen



Abb. 7. Links eine gesunde Pflanze, in der Mitte teilweise abgestorbene, rechts ganz eingetrocknete von *Cryptomyces* befallene Adlerfarne (August).

die eine Einbuße erleiden. Schon äußerlich deutet die gelblich-braune Verfärbung des Laubes, die bei besonders stark erkrankten Pflanzen auch auf der Oberseite sichtbar wird, eine Schädigung des Chlorophyllapparates an — der mikroskopische Befund wird das bestätigen —, die ihrerseits eine Beeinträchtigung der Assimilation bedingen muß. Ob letztere bloß primär oder auch noch sekundär korrelativ gehemmt wird, dadurch daß die Transpiration und Gaszirkulation verändert wird, wäre eine physiologisch nicht uninteressante Frage. Für diese beiden Funktionen jedenfalls zeigt die unmittelbare Beobachtung eine starke Beeinflussung durch den Parasiten, auf

dessen Gegenwart es zurückzuführen ist, daß die Transpiration die Wasserzufuhr übertrifft. Das ist ja nach Appel ganz allgemein die Ursache der Blattrollkrankheiten. — Wie haben wir uns nun diese Einwirkung des Parasiten auf seine Wirtspflanze zu denken? Der Pilz vegetiert, das sei später ausführlicher geschildert, hauptsächlich in den Atemhöhlen und



Abb. 8. Zwei vertrocknete Farnmumien (Oktober); die linke zeigt starken Befall von *Cryptomyces*, die rechte erscheint normal.

den angrenzenden Interzellularen; daselbst finden wir auch seine Fruchtkörper. Diese keilen sich stets zwischen den beiden Schließzellen ein und hindern sie sowie die Epidermiszellen an der Ausübung ihrer regulierenden Funktionen. Werden diese nur wenig beansprucht, wie es beispielsweise bei Schattenpflanzen der Fall ist, so ist der Schaden relativ gering, wird aber ganz empfindlich dort, wo die betreffenden Organe besonders leistungsfähig sein sollen, nämlich bei kräftiger Sonnenbestrahlung¹. So ist es denn zu erklären, daß an hellen

¹) Daß Krankheitssymptome bei Besonnung viel schwerer ausfallen wie im Schatten, gilt für parasitäre aber auch für nicht parasitäre Erkrankungen; das beweisen die neueren Erfahrungen von Ewert (1917) über die Schädigungen der Vegetation durch Teeröldämpfe.

Stellen, an Wegrändern und Waldlichtungen die erkrankten Adlerfarne eher zum Welken neigen; besonders auffällig ist das für deren zarte Spitzen, die oft schlaff herabhängen und in vielen Fällen in embryonalem Zustande stehen bleiben. Dasselbe gilt natürlich für junge Pflanzen. Ältere dagegen haben unter dem unnatürlichen Verhältnis insofern etwas weniger zu leiden als hier die dichtere Pilzschicht die Epidermis notdürftig ersetzt, und

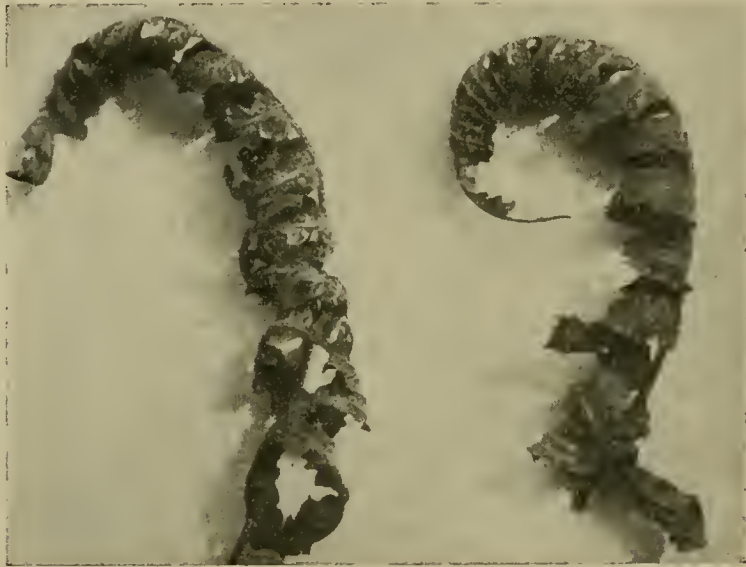


Abb. 9. Eintrocknete, von *Cryptomyces* befallene Rollblätter des Adlerfarns.

die Transpiration weniger schädigt. Trotzdem kommen auch an diesen die übrigen Symptome der Krankheit, die Rollung der Fiedern und Äste im Sonnenlicht kräftiger zum Ausdruck, wie an schattigen Orten. Eine notwendige Folge dieser Schwächung ist es, daß an derartigen Stellen die Empfindlichkeit der Pflanze gegen äußere Schädigungen bedeutend stärker ist. Manche Einflüsse, die an der normalen Pflanze durch ihr Regulationsvermögen spurlos vorübergehen, führen bei jenen den Tod herbei. Hierher gehört vor allen Dingen hohe Temperatur und Lufttrockenheit. Das trat gerade in diesem Jahre deutlich in die Erscheinung, als schon in der Mitte des Monats Juni das Thermometer 30° überschritt und die absolute Luftfeuchtigkeit auf 7 mm herabsank. Pflanzen, die schon einen Monat lang mit der Krankheit behaftet ge-

wesen waren, trockneten, von der Spitze beginnend unter Vergilbung des Laubes in wenigen Tagen völlig ein. Kräftigere »Patienten« dagegen zeigten mehr lokalisierte Nekrose in Form von braunen Flecken in den Interkostalfeldern, die erst auf der Blattunterseite auftraten, um allmählich auch auf der Oberseite größere Areale einzunehmen. Einzelne Fiedern waren hier schon Ende Juni vollständig verdorrt. Dieses Eintrocknen griff im Laufe des Sommers meistens von den jüngeren zu den älteren Teilen fortschreitend, immer weiter um sich. Schon im August sind dann derartige abgetötete und verdorrte Pflanzen sehr oft anzutreffen (Abb. 7). Im Oktober, wenn der Herbst auch den normalen Pflanzen ein Lebensende gesetzt hat, bleiben gesunde und kranke Adlerfarne noch längere Zeit als Mumien nebeneinander stehen (Abb. 8). Auch jetzt noch ist die Blattrollung der pilzbefallenen Pflanze besonders auffällig (Abb. 9). Schließlich werden die Gerippe von den Winterstürmen niedergemäht. Auf dem Erdboden zerfallen sie — es zerbröckeln die *Cryptomyces*-Farne viel schneller wie die unbefallenen — und es lösen sich die Blattrollen in Stücke auf. Da diese vom Winde leichter hinweggefegt werden — ähnlich wie die gerollte Jerichorose —, so können sie im nächsten Frühjahr in weiterem Umkreise wiederum als Ansteckungsherde dienen.

D. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

a) Die Entwicklung von der Spore bis zur Geschlechtsreife.

Nachdem nunmehr das morphologische Krankheitsbild in seinen wesentlichen Zügen festgelegt wurde, gehen wir dazu über, dasselbe durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu vervollständigen. Wir beginnen natürlich wiederum mit denjenigen Stadien, welche mit den ersten Symptomen der Pilzinvasion zusammenfallen. Es zeigten unsere Beobachtungen, daß diese ersten Anzeichen mit dem Ausspritzen der Ascussporen in ursächlichem Zusammenhange stehen. Es drängt sich daher zunächst die Frage auf, wie jene eine Ansteckung des jungen Farnlaubes zustande bringen. Um eine Entscheidung herbeizuführen, wurden Versuche gemacht, die Sporen unter künstlichen Bedingungen zum Auskeimen zu bringen. Die einfache Methode ist die,

vorigjährigen Fiederchen von Pteridien, die bereits aufspringende Runzeln zeigen, in einem Probierröhrchen mit Wasser durchzuschütteln. Es fiel tatsächlich nicht schwer, auf diesem Wege eine Menge von Sporen zu gewinnen. Diese wurden nun in alle möglichen Flüssigkeiten, Dekokte und Zuckerlösungen gebracht. Doch entsprachen die Ergebnisse keineswegs den Erwartungen, da die Keimung ganz unbeständig ausfiel. Es lag nahe anzunehmen, daß der flüssige Nährboden sich für die Keimung in diesem Falle nicht eigne, und daß der fehlende Kontakt für den Ausfall verantwortlich zu machen sei. Aus diesem Grunde kam eine andere, bei den Mykologen gebräuchliche Methode zur Anwendung, welche darin besteht, daß man die Sporen durch die bekannten natürlichen Quellungsvorgänge bei der Ejakulation auf den Nährboden in eine Petrischale spritzen läßt. Zu diesem Zwecke wurden reife pilzbefallene Pteris-Fiederchen durchfeuchtet und sofort am Deckel einer sterilisierten, mit Nährboden beschickten Kulturschale angeklebt. Waren die Kulturen zur mikroskopischen Kontrolle bestimmt, so wurde der Nährboden in dünner Schicht auf Objektträger gegossen. (Die Methode ist in den Hymenomycetenstudien V von Kniep — Ztsch. f. Bot. 1917 — beschrieben). Um sekundäre Infektionen des Nährbodens durch Schimmelpilze zu verhindern, wurde der Deckel mit den Blättchen schon am folgenden Tage durch einen sterilisierten ersetzt. Auf diesem Wege gelang es in den allermeisten Fällen, Keimung von Sporen zu beobachten und durch Überimpfen aus dem Ausgangsmaterial, das übrigens schon ziemlich einheitlich war, reine Pilzkulturen zu gewinnen. Das äußere Bild der Kulturen sprach ganz für deren Identität mit dem Erreger der Rollkrankheit, da die Entwicklung wie die spätere Gestalt der Fruchtkörper den bekannten Erscheinungen an der lebenden Farnpflanze durchaus entsprachen. Es bildeten sich nämlich zuerst braune, dann schwarze Fruktifikationen aus, die zunächst als Punkte auftraten, später in Strichen zusammenflossen. Gegen die Identität aber sprachen die Eigenschaften des Pilzes, der für einen Parasiten ein zu starkes Wachstum auf allen ihm gebotenen Nährböden zeigte. Die mikroskopische Untersuchung vollends zeigte, daß man es zwar mit einem Ascomyceten zu tun hatte, der jedoch im Aus-

maß der Sporen und Hyphen größere Unterschiede von *Cryptomyces* erkennen ließ. Der Verdacht, es handle sich um einen im Pterislaube vegetierenden Saprophyten, der gleichzeitig mit den Ascussporen von *Cryptomyces* ausgeschleudert wird, sich aber unter künstlichen Bedingungen allein entwickelt, verdichtete sich zur Gewißheit, als tatsächlich derartige fremde Ascomyceten, wenn auch in nur seltenen Fällen, aufgefunden werden konnten. Im Laube siedeln sich, wie erwähnt, solche Eindringlinge nur vereinzelt an, konnten aber regelmäßig in abgestorbenen Stengeln des Adlerfarns nachgewiesen werden. — Der Gedanke lag nahe, durch die Sporenentnahme aus grünen Blättern diese ungebetenen Gäste auszuschließen. Dort findet man nämlich den ganzen Sommer hindurch *Cryptomyces*-Conidien. Keimungsversuche, die mit letzteren angesetzt wurden, schlugen aber gänzlich fehl. Es scheint nach diesen Erfahrungen die Kultur des Pilzes auf künstlichen Nährböden kaum Aussicht auf Erfolg zu bieten. Das bestätigt auch die Arbeit eines früheren Untersuchers (Meyer 1888). Es galt daher, dem Pilze natürlichere Keimungsbedingungen zu schaffen. Zu diesem Zwecke wurde sporenhaltiger Wassertropfen auf die Ober- und Unterseite lebender Fiederchen gebracht, diese in der feuchten Kammer aufbewahrt und in regelmäßigen Abständen untersucht. Es zeigte sich aber nur, daß die Ascussporen tagelang unverändert auf der Blattepidermis ruhten. — Schien es somit unmöglich, auf experimentellem Wege den Ansprüchen des Pilzes gerecht zu werden, so führte doch eine andere Methode zum Ziel. Es war die Untersuchung von Pterispflanzen, die in der Natur unter ganz normalen Bedingungen der Infektion durch den Parasiten ausgesetzt gewesen waren. Mit Absicht wurden solche Farne gewählt, die niedrigen Wuchs zeigten und dadurch der Infektionsquelle möglichst nahe waren. Das Material wurde Anfang Juni gesammelt, als es nach längerer Trockenperiode mehrere Male regnete und einige der jungen Farnwedel, durch die Feuchtigkeit begünstigt, ihr Laub eben aufgerollt hatten. Auf der Blattunterseite fanden sich denn auch zahlreiche Sporenkeimungen. Tangialschnitte zeigten, daß sich die Spore zuerst mit der Unterlage verklebt. Dadurch daß sie sich plastisch allen Unebenheiten anpreßt, schmiegt sie

sich eng an die Oberfläche der Epidermis an; ihre Umrisse nehmen dabei unregelmäßige Gestalt an. Nun entsendet sie 1 oder 2 Keimschläuche, die jedoch nur kurz bleiben und deren Wachstumsrichtung keine Gesetzmäßigkeit erkennen läßt. Mehr wie das war an Flächenschnitten nicht zu sehen, insbesondere erlaubten sie keine Entscheidung über die wichtige Frage, wie eigentlich der Pilz in das Innere der Wirtspflanze eindringt. Denn nirgends konnte ein Durchbrechen der festgefügtten Epidermis beobachtet werden. Günstigere Resultate lieferte erst die Untersuchung von Querschnitten, insbe-



Abb. 10. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einer keimenden Cryptomycespore. (Vergr. ca. 830fach.)

sondere derjenigen, welche die Spaltöffnungen trafen. Fanden sich an solchen Stellen zufällig Cryptomycesporen, so war mit unzweideutiger Klarheit festzustellen, auf welchem Wege das Blatt infiziert wird. Das soll die Abb. 10 erläutern. Wir sehen hier auf dem Blattquerschnitt, daß 2 Sporen in die Atemhöhle hineingelangt sind; die linke hat bereits 2 Keimschläuche ausgebildet, während die rechte in ihrer Entwicklung noch weiter, zurück ist. Der Keimfaden wächst in gekrümmter Bahn; bei dem rechten erkennt man wie die Spitze den Wänden entlang kriecht, als bestände eine chemotropische Anziehung. Es verläuft der beschriebene Keimungsvorgang offenbar sehr schnell und wird bald durch sekundäre Veränderungen verwischt, denn so junge Stadien gelangen nur selten zur Beobachtung. Trotzdem ist mit Sicherheit anzunehmen, daß der Pilz stets seinen

Weg durch die Spaltöffnungen einschlägt. Doch wie, wird man fragen, gelangt die unbewegliche Spore gerade dorthin? Vergewärtigen wir uns einmal die näheren Umstände eines Infektionsvorgangs, so erscheint das weniger rätselhaft: Es regnet, das tote, mit *Cryptomyces*runzeln bedeckte Laub wird durchnäßt, und aus dem gequollenen Acsusinhalt werden Sporen in großen Mengen herausgeschleudert. Als Luftplankton von den Strömungen fortgetragen, gelangen sie auf die Unterseite einer jungen, eben entfalteten Fieder, an der sich Regentropfen angesammelt haben. Hier haftet die Spore auch dann noch, wenn der Regen sich verzieht und die Sonne wieder hervorbricht, welche den Wassertropfen zum Verdunsten bringt. Gleichzeitig aber wird durch die Bestrahlung bewirkt, daß die Stomata klaffen, die sich während des Regens vorübergehend geschlossen hatten. Dabei wird die letzte Spur des Regenwassers und mit ihr die Spore kapillar eingesogen. Dieses Einsaugen der Pilzsporen muß aber gerade bei den jungen Fiedern besonders oft vorkommen, weil da die Stomata viel dichter stehen, so daß dem Pilze Eingangspforten in großer Zahl geboten sind. — Außer der beschriebenen direkten Beobachtung sprechen auch noch andere Gründe zugunsten unserer Auffassung, daß die Infektion des Adlerfarns ausschließlich durch die Spaltöffnung stattfindet. Denn ein gewaltsamer Einbruch durch die äußere Epidermis konnte in keinem Falle beobachtet werden. Vielmehr konnte überall da, wo noch relativ junge Pilzfäden gesehen wurden, ein Hereinwachsen von den Spaltöffnungen festgestellt werden, und dort treffen wir denn auch an älteren Stadien stets die am meisten entwickelten Teile des Pilzgeflechtes. — Weitere Aufschlüsse über das Vordringen des Pilzes in die Wirtspflanze geben uns Flächenschnitte, welche wir durch die Fiederchen legen. Zu derartigen Untersuchungen eignen sich nun, wie später begründet werden soll, am besten junge Farnblättchen, die sich eben erst entfaltet haben. Hier beobachten wir, daß die Fäden anfangs stets in den Interzellularen verlaufen. Diese finden wir allenthalben vom Pilzgewebe durchzogen, so daß schließlich die Einzelzellen völlig eingekreist erscheinen. Daß diese Ausbreitung des Parasiten mit einer Schädigung des Wirtes verbunden ist, steht

zu erwarten: tatsächlich sehen wir auch dessen Widerstandsfähigkeit allmählich abnehmen. Ein äußeres Kennzeichen der sinkenden Resistenz dürfte darin bestehen, daß die Pilzfäden nun auch ins Innere der Zelle eindringen; diesen Einbruch vollzieht der Pilz mit Hilfe gedrungener Fortsätze, die seitlich dem Hauptfaden entspringen. Nach Art eines Keils drängen sich diese zunächst in die Wand ein, die schließlich dem Drucke nachgibt und einreißt. Zwar setzt auch der Plasmaschlauch dem Eindringling anfangs einen mechanischen Widerstand entgegen, aber das Haustorium stülpt sich nach Art eines Handschuhfingers in ihn ein, bis der Widerstand gebrochen ist. Es stellen sich demnach dem Haustorium oft verschiedene Hindernisse in den Weg, an denen es sich staut. Auch später noch zeigt es mehrere knotige Verdickungen hintereinander, die somit den Kampf zwischen dem Parasiten und dem Wirt veranschaulichen. Wenn nun einmal die beiden Schutzwälle, Membran und Plasma, durchbrochen sind, so fallen die übrigen Zellbestandteile dem Eindringling widerstandslos zum Opfer. Wie auch sonst üblich, wächst das Haustorium geradlinig auf den Kern los, dessen Hülle es zunächst einbeult und schließlich durchbohrt, worauf der Kern zugrunde geht. Mit Vorliebe senkt der Pilz seine Haustorien in die Chloroplasten, wodurch der assimilierende Apparat vollständig zerstört wird. Wie Beobachtungen an lebendem Material zeigen, sehen die geschädigten Chloroplasten unregelmäßig eckig aus und sind von gelbbrauner Tönung; dann erscheinen sie schwammig aufgequollen ohne bestimmte Umrisse. Schließlich finden wir nur noch ihre Zerfallsprodukte in Gestalt von ölartigen stark lichtbrechenden farblosen Körnern. Besonders intensiv sind die Schädigungen in unmittelbarer Nähe der Fruchtkörper. So erklärt sich auch die gelblich-braune Verfärbung, die sich gerade an den Stellen der Blattoberseite bemerkbar macht, die dem Fruchtkörpergewebe gegenüberliegt (cf. S. 65). — Kurz, es verrichtet der Parasit besonders in der jugendlichen Farnzelle sein Zerstörungswerk so gründlich, daß der Zellinhalt schließlich nur noch einen formlosen Klumpen darstellt. — Daß auf dem üppigen Nährboden, den die lebende Zelle für den Pilz darstellt, dessen Entwicklung

reichlicher ausfällt, wie in den Interzellularen, bedarf keiner näheren Begründung. Die wenigen Hyphen, die sich in das Innere der Zelle eingezwängt haben, wachsen und verzweigen sich so stark, daß sie bald das ganze Zellinnere ausfüllen. Als Zeichen der reichlichen Mahlzeit sehen wir sie allenthalben Ölkugeln speichern. Bei dieser kräftigen Vermehrung wird es aber dem Eindringling zwischen den vier Wänden bald wiederum zu eng, und er muß sich nochmals gewaltsam neue Wohnsitze erobern. Jetzt bietet die Membran der erschöpften Zelle dem Parasiten keinen ernstlichen Widerstand mehr, und er bricht geraden Wegs in die Nachbarzelle ein.

Es beziehen sich nun, wie erwähnt, alle diese Befunde hauptsächlich auf den jugendlichen Zustand der Wirtszellen. Verfolgen wir die Spuren des Pilzes auch an älterem Material, so finden wir teils Ähnliches, teils Verschiedenes.

Wiederum treffen wir in der Nähe der Schließzellen zerstörte Elemente, deren Inneres von Pilzhypen erfüllt ist. Auch darüber hinaus hat sich der Pilz in weitem Umkreise ausgebreitet; doch ändert sich das Bild, sobald wir an die Grenze seines Wirkungsfeldes angelangt sind. Hier vermissen wir ein Eindringen des Pilzes ins Innere der Blattzellen und auch nach Haustorien würden wir vergeblich suchen. Vielmehr erobert er sich neue Areale wieder nach der ursprünglichen Methode, indem er die Wirtszellen einkreist und zum Absterben bringt. In den älteren Teilen des Pilzgeflechtes erkennen wir nunmehr bemerkenswerte Veränderungen: Es verdicken und bräunen sich die Membranen; damit aber wäre eine wichtige Neubildung eingeleitet, die Anlage von Fruchtkörpern. Welchen Einflüssen diese Phase ihre Entstehung verdankt, hätte das Experiment zu entscheiden, wenn es gelänge, den Pilz zu züchten, was leider nicht möglich war. Die Beobachtung, auf die wir angewiesen sind, ergibt nur, daß die Fruchtkörper ausschließlich in Atemhöhlen angetroffen sind; dort hatten sie bereits die Keimung verfolgt und an Hand der Abb. 8 erläutert; wir müssen daher auf diese zurückgreifen, um die Vorgänge zu verstehen, die zur Fruchtkörperbildung führen. Der Sporenkörper bildet in der Atemhöhle einen verzweigten Keimschlauch, der bald die ganze Höhlung in mannigfachen Windungen

durchzieht, wie an der nächstfolgenden Abb. (11) zu erkennen ist. Der eigentliche Sporenkörper ist zwar hier weniger deutlich zu sehen wie in jener Abbildung, aber ein Zweifel über den Weg, den der Pilz eingeschlagen hat, kann trotzdem nicht

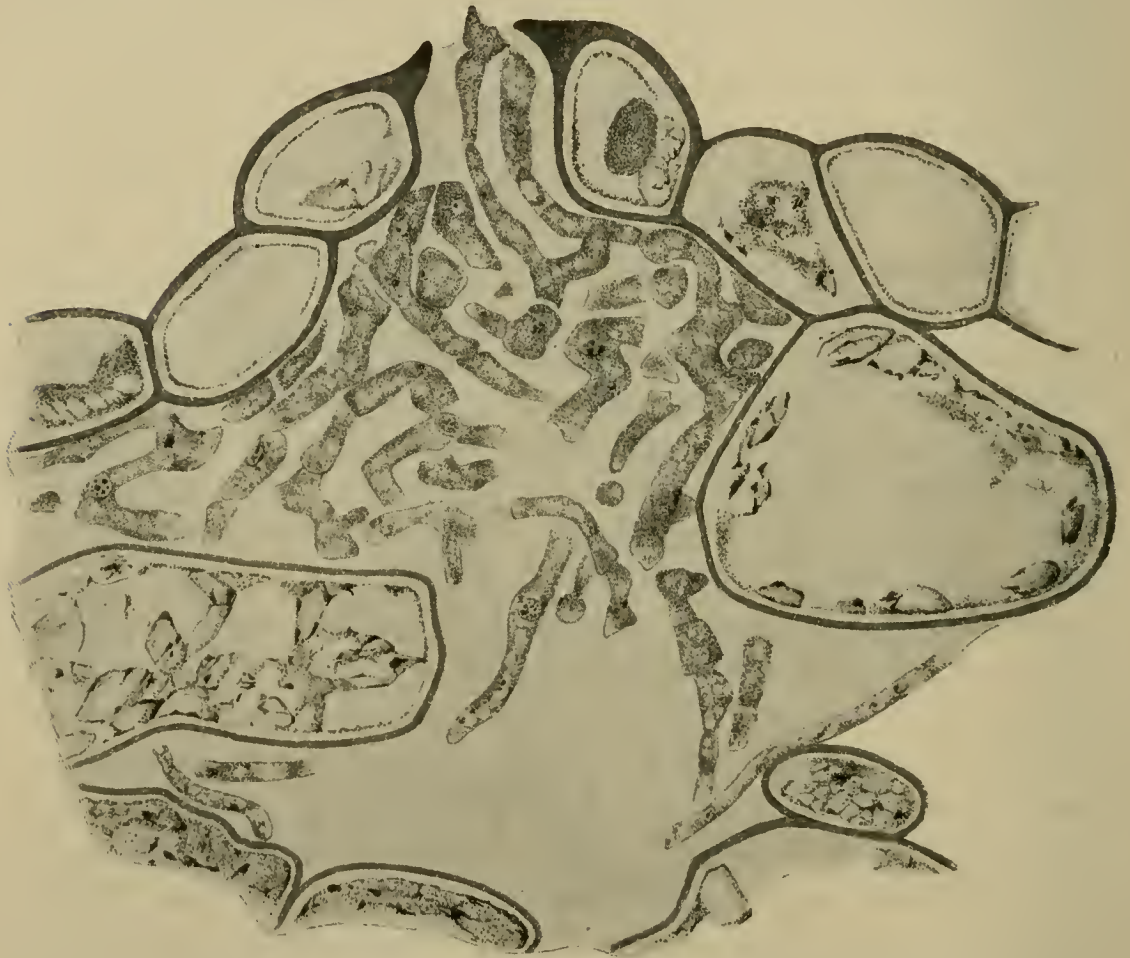


Abb. 11. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einem jungen Pilzlager. (Vergr. ca. 830fach.)

aufkommen. Ähnlich wie das schon dort hervorgehoben wurde, zeigen auch hier die Pilzfäden das Bestreben, den Wänden der Atemhöhlen entlang zu wachsen, wo sie gewissermaßen nach einer Pforte tasten, die ihnen den Eingang in die inneren Blattgewebe ermöglicht. Rechts scheint der Weg versperrt, ein Ausweg ist bloß nach unten und links möglich. Dort haben sie auch schon den Interzellularengang gefunden, den sie mit ihren Fäden ausfüllen. — Die Hyphen selber zeigen in ihrem Aufbau wenig Bemerkenswertes. Die Membran ist außerordent-

lich dünn und kaum angedeutet, das Plasma dicht körnig und von zahlreichen Vakuolen durchsetzt. Die Zellkerne zeichnen sich durch sehr ungleiche Affinität zum Farbstoff aus und färben sich bald sehr intensiv, bald undeutlicher. Sie zeigen vereinzelt

Chromatinelemente, die als

Chromosomen aufzufassen noch zweifelhaft erscheint. Der Aufbau des Gewebes ist locker und es lassen sich die Einzelfäden unschwer verfolgen. Auch ältere

Entwicklungsstufen bieten diesen gegenüber im Prinzip nichts Neues. Die Hyphen durchsetzen in dichteren Massen die Atemhöhle, und vereinigen sich, enger



Abb. 12. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einem jungen conidienbildenden Pilzlager.
(Vergr. ca. 550fach.)

zusammengedrängt, zu einer kompakten Masse (dem Stroma), ohne jedoch irgendwie ihre Selbständigkeit einzubüßen. Wie die Dinge sich in den Einzelheiten verhalten, das sei an Hand der nächsten Abb. (12) erläutert. Diese stellt ein derartiges Pilzlager dar, welches bereits zur Conidienbildung übergegangen ist; und zwar findet diese an den ältesten Teilen in der Mitte statt. Hier hätten wir auch die Ausgangsstelle des Lagers zu suchen. Doch sind die ursprünglichen Verhältnisse längst durch sekundäre ersetzt und lassen sich nur noch durch den Vergleich mit den relativ einfachen Zuständen an den peripheren Rändern rekonstruieren. Genau wie dort hätten sich die Pilzfäden einst von der mittleren Spaltöffnung aus nach beiden Seiten unter der Epidermis verbreitet. Auf ihrem Wege gelangten sie schließlich in den Bereich einer neuen Spaltöffnung, um auch von hier aus noch weiter vorzustoßen. Haben sie sich schließlich auch unter dieser genügend entwickelt, so gehen sie ebenso zur Fruchtkörperbildung über, wie an ihrer Ausgangsstelle. Es würde sich demnach um ein sekundäres, als Ausläufer eines älteren, entstandenen Sporenzentrum handeln. Es ist also stets festzuhalten, daß nicht eine jede Hyphenansammlung im Innern einer Atemhöhle auf eine primäre Infektionsstelle hindeutet.

Kehren wir zu unserer Abbildung zurück, so tritt hier die Art des Vordringens der Pilzfäden besonders deutlich hervor. Wir sehen im rechten Teil der Abbildung, wie die Hyphenspitze zunächst als Bohrer wirkt, indem sie sich in die Interzellulare hineintreibt. Haben die Blattzellen nun etwas nachgegeben, so schafft sich der Pilz weiterhin dadurch Luft, daß er nach Art eines Hebels die Wirtszellen auseinanderzwängt. Auch dies ist deutlich in der Abbildung zu erkennen. Wir sehen nämlich, wie dicht hinter der bohrenden Spitze die Mycelzweige ihre tangentielle Wachstumsrichtung aufgeben und sich senkrecht aufrichten. So schaffen sich die Hyphen eine größere Angriffsfläche, an der sie nun mit vereinten Kräften zu Werke gehen. Dadurch wird schließlich der Zusammenhang der Gewebe soweit gelockert, daß sich die Epidermis in großen Streifen löst. Trotzdem sie noch lange im Zusammenhang bleibt, ist sie dem Untergang geweiht, wie die geschrumpften Inhaltsmassen andeuten. Sobald nun durch die Abhebung der Epidermis ge-

nügend Raum geschaffen ist, sehen wir die Hyphen, die vor-
dem als Hebel wirkten, eine andere Funktion annehmen: Es
ist das die Conidienbildung. Diese wird eingeleitet durch ge-
wisse Gestaltungsvorgänge, die wir in der Abbildung Schritt für
Schritt verfolgen können. Zunächst häuft sich das Plasma im
unteren Teil der keulig verdickten Seitenzweige an, während
deren Spitze durch das Auftreten zahlreicher Vakuolen heller
erscheint. Nachdem diese eine gewisse Länge erreicht haben,
bilden sie oben unregelmäßig geformte Fortsätze. Diese füllen
sich mit Plasma und nehmen einen Kern auf, worauf auch
Zellteilung auftritt. Auf dem Fortsatz entwickelt sich nun
wiederum in der eben beschriebenen Weise eine köpfchenför-
mige Ausstülpung, die rasch in die Länge wächst und sich
oben allmählich keulenförmig verdickt, während das untere
Ende sich zusehends verjüngt. Diese Verschmälerung geht
schließlich so weit, daß der obere Teil wie abgeschnürt aussieht
und nur mit einem dünnen Stielchen der Basis aufsitzt. Durch
beschleunigtes Wachstum streckt sich die Keule noch erheblich
in die Länge und entsprechend hellt sich auch der Zellinhalt
unter Vakuolenbildung auf. Diese Erweiterung erstreckt sich
auch auf den Zellkern, der jetzt deutlich durch seine Größe
hervortritt und Chromosomenartige Pünktchen einschließt. In
diesem Zustand, wenn die Reife erreicht ist, löst sich die neu-
entstandene Conidie los. Nun ist, auch das zeigt die Abbildung,
durch eine einmalige Sporenproduktion die Tätigkeit der
Hyphenspitze keineswegs erschöpft. Schon bevor die Ab-
schnürung der ersten Spore beendet ist, schickt sich der Trag-
faden zur Ausbildung einer zweiten an, die genau ebenso er-
folgt. Eine gewisse Modifikation kann dadurch eintreten, daß
sich die Conidie nicht endständig, sondern aus einer seitlichen
Verzweigung bildet. Das erläutert die Abbildung besser wie
viele Worte. — Die beschriebene Neubildung von Conidien
geht nun die ganze Vegetationsperiode hindurch vor sich.
Immer sind es die radialen Hyphenenden, welche dieser Aufgabe
obliegen. Zwischen ihnen und den basalen Teilen tritt all-
mählich eine gewisse Arbeitsteilung dadurch ein, daß letztere
mehr und mehr zu einem plectenchymatischen Gewebe ver-
schmelzen, welches die Basis des Conidienlagers abschließt.

Dabei verdicken und bräunen sich die Membranen, während der Kern klein bleibt und das Plasma zurückgeht. Dieses Pilzgeflecht erweitert sich fernerhin durch interkalare Teilungen; radiale und tangential Zellwände lassen neue Elemente entstehen, die sich zwischen die alten hineinschieben und an der Fruchtschicht angelangt, ihrerseits zur Conidienbildung übergehen (Abb. 13). Durch diese stetige Erweiterung ist jedoch der verfügbare Raum in der Atemhöhle bald ausgefüllt, und soll das

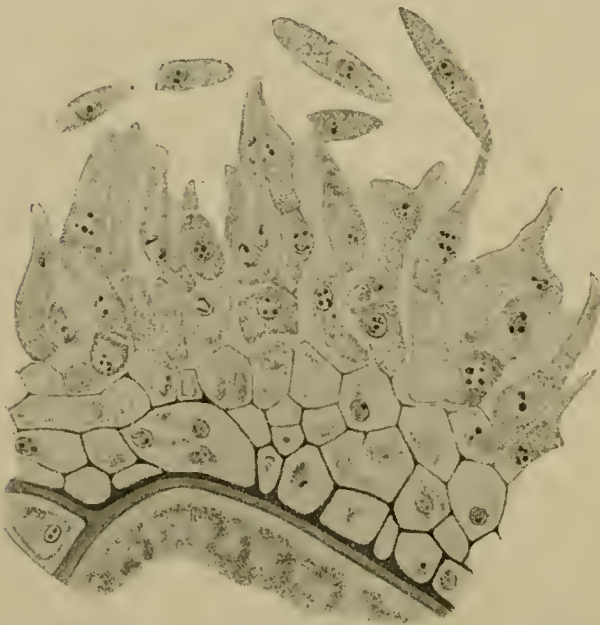


Abb. 13. Querschnitt durch den Boden eines Sommersporenlayers auf dem Höhepunkt der Conidienbildung. (Vergr. ca. 830fach.)

Wachstum nicht stocken, so muß eine Vertiefung des Conidienlayers und eine Verlegung nach Innen stattfinden. Das tritt denn auch tatsächlich ein. Wiederum sind es die peripheren Plectenchymzellen, welche für die Vergrößerung des Areal sorgen. Je nach dem Widerstand, auf den sie stoßen, dringen sie bald rascher, bald langsamer vor, und eine Folge davon ist, daß das Conidienlager bald unregelmäßige Umrisse annimmt. So wandelt sich denn das ur-

sprünglich flache Lager in eine große, dem Blattinnern eingesenkte Höhlung um. Derartige kugelige Fruchtkörper treffen wir nun überall da, wo die Pilzhyphen bei ihrem Vordringen auf geringen Widerstand stoßen. Das ist, wie bereits wiederholt bemerkt, im jugendlichen Blattgewebe der Fall. Ältere Fiedern dagegen weisen stets flache Lager auf. Unter günstigen Bedingungen geht nun die Ausbreitung und Tieferlegung des Conidienlayers noch lange Zeit vor sich. So können schließlich zwei ursprünglich getrennte Lager aneinanderstoßen und mit den Gehäusewandungen verschmelzen. Löst sich nun an dieser Stelle die überlie-

gende Epidermis, so ist der getrennte Ursprung beider kaum noch wiederzuerkennen. — Zur Erläuterung des Gesagten diene die Abbildung 14, welche einen Querschnitt durch eine jugendliche Farn-

fieder darstellt, die kaum entfaltet, vom Pilze befallen wurde. Conidienlager finden wir hier, was im Allgemeinen eine Ausnahme sein dürfte, zu beiden Seiten des Blättchens. Es ist anzunehmen, daß die Infektion von der Spaltöffnung der einen Blattseite aus stattfand und daß vor dieser durch das Blatt hindurch der Pilz nach der anderen Seite durchdrang und dort sekundär ein Lager erzeugte. Doch lassen sich die Verhältnisse schwer rekonstruieren, da der Entwicklungszustand bereits weit vorgeschritten ist. Dementsprechend auch, daß in der

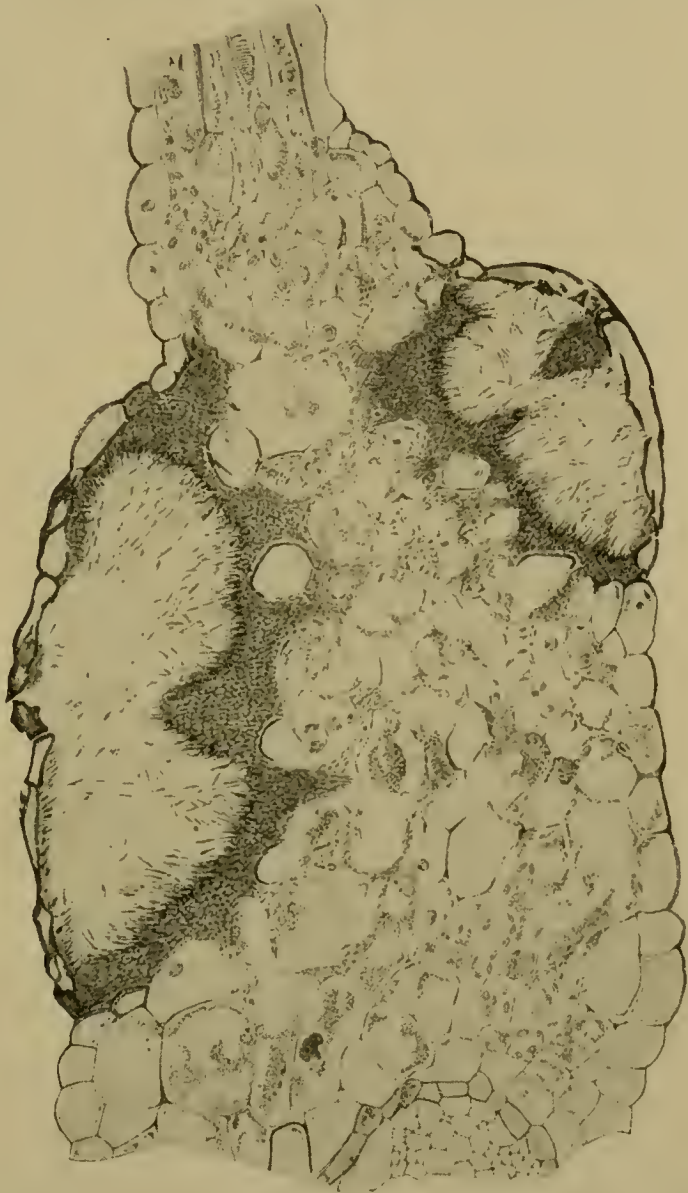


Abb. 14. Querschnitt durch eine junge, mit Conidienlagern besetzte Fiedler des Adlerfarns. (Vergr. ca. 330fach.)

Sporenbildung eine gewisse Erschöpfung eingetreten ist. Zwar haben sich die Conidienträger noch erheblich verlängert und verzweigt, aber zu einer Kern- und Zellteilung und einer Neubildung von Sporen kommt es jetzt nicht mehr. Letztere sind bereits größtenteils abgestoßen und erfüllen das Innere des Hohlraums, welcher

durch die losgelöste Wirtsepidermis und das Plectenchym des Pilzes begrenzt wird. Verglichen mit früheren Stadien erscheint hier die Gehäusewandung erheblich verdickt. Von besonderem Interesse ist es nun, die Spuren des Pilzes auch außerhalb des Fruchtkörpers zu verfolgen. Die Hyphen haben sich vom Plectenchym aus weiter verbreitet, und wir treffen sie allorts, besonders in den Interzellularen. Von da aus sind sie vielfach in das Innere der Zellen eingebrochen, in deren schaumigem Plasma sie sich verlieren, ohne daß eine scharfe Grenze zwischen Wirt und Parasit zu ziehen wäre. Hier überall — in den unteren $\frac{2}{3}$ des dargestellten Querschnitts — blieb der Pilz Sieger. Er hat durch seine Gegenwart dem ganzen Gewebe einen abweichenden Charakter verliehen. Dies äußert sich einmal darin, daß der Blattquerschnitt, verglichen mit dem normalen oberen Drittel, sich auf das 3 fache verdickt hat. Wie das Bild unzweideutig zeigt, ist diese Verdickung aufzufassen als Folge der Ausdehnung, die jede einzelne der Blattzellen erfahren hat. Nur einige wenige unter ihnen sind von der Veränderung unberührt; es sind das diejenigen, welche unmittelbar an das Plectenchym angrenzen. Sie alle weisen Wandverdickungen auf, welche zu den extrem dünnen Membranen der infizierten Zellen auffallend kontrastieren. Offenbar sind das die Schutzwälle, hinter denen sie sich der schädlichen Einflüsse des Parasiten erwehren konnten. Derartige Membranverdickungen weisen nun auch die Epidermiszellen auf, die aber hier ihren Zweck verfehlt haben dürften, wie die beginnende Nekrose beweist. Was der Pilz hier nicht durch Invasion erreichen konnten, brachte er durch Isolierung zustande.

Die Conidienbildung erreicht ihren Höhepunkt in den Sommermonaten, dauert aber noch die ganze Vegetationsperiode hindurch an, um auch im Winter nicht zu erlöschen. Der Vorgang der Sporenabschnürung ist immer der Gleiche und bietet nichts Neues; im Winter findet er allerdings in etwas kompakteren Gehäusen, den Winterfruchtkörpern, statt. Es läßt sich nun ein stufenweiser Übergang von den dünnwandigen Fruchtkörpern, wie sie im Sommer angelegt werden, zu den Conidienbehältern des Winters verfolgen. In ihrer extremen Ausbildung stellen letztere Gewebekörper aus kompaktem

braunen Plectenchym dar, welcher das lockere fruktifizierende Gewebe von oben (als Epithecium) und von unten (als Hypothecium) umgibt. Bei der typischen Fruchtform des Sommers ist dagegen die schützende Wandschicht viel schmaler und aus dünnwandigeren Zellen aufgebaut; der Hauptsache nach beschränkt sie sich auf das Hypothecium (Abb. 13), das Epithecium ist nur bei besonders kräftiger Ausbildung angedeutet. Würde diese Conidienbildung die einzige Funktion der Winterfruchtkörper darstellen, so könnten diese kaum weiteres Interesse beanspruchen. Wir beobachten nun in der Regel, daß im Verlaufe des Winters die Conidienproduktion an Bedeutung verliert; nur als Folge extrem ungünstiger Bedingungen, wie sie beispielsweise in dem rauhen Winter 1916/17 vorlagen, dürften sie auch dann noch überwiegen; unter normalen Verhältnissen bilden diese Fruchtkörper eine andere Art von Fortpflanzungsorganen, die als spezielle Überwinterungszellen aufzufassen sind. Es ist das die Ascusfruktifikation. Verfolgen wir diese rückwärts, so finden wir ihre ersten Anfänge bereits in den Sommermonaten. Es ist aber hervorzuheben, daß diese Anfänge sich deutlich von gleichaltrigen Conidienlagern unterscheiden, während doch deren ältere Stadien im Winter jenen Conidien führenden Winterfruchtkörpern sehr nahe kommen. Der Unterschied äußert sich sowohl im makroskopischen wie im mikroskopischen Aussehen. Bereits im morphologisch biologischen Teil hatten wir Gelegenheit, die ersten Anfänge jener Ascusbildenden Winterfrüchte zu beschreiben. Wir erinnern uns, daß unmittelbar nachdem die Verfärbung der Interkostalfelder ihren Höhepunkt erreicht hatte, zunächst braune Flecken auf der Unterseite der Fiederchen auftraten. Diese vergrößerten sich etwas und wurden nach einigen Tagen abgelöst durch ebensolche schwarze Pünktchen. Die braunen Punkte stellen nun die früher beschriebenen Conidienlager dar, während die minimalen schwarzen Pünktchen mit den ersten Anfängen der Ascusbildenden Generation identisch sind; wir sahen weiterhin diese schwarzen Pünktchen zunehmend deutlicher werden, um schließlich zu jenen schwarzen Runzeln zusammenzufließen, welche die ganze Blattunterseite bedecken und neben der Blattrollung das typischste Merkmal der Erkrankung darstellen. Ließ also

schon die makroskopische Betrachtung einen Zweifel über die verschiedene Natur der beiden Fruchtkörper nicht aufkommen, so bestätigte der mikroskopische Befund diese Auffassung. Denn wir sahen, daß bei der Bildung der Conidienlager die plectenchymatische Verschmelzung der Pilzzellen zunächst eine untergeordnete Rolle spielt. Auch dann, wenn im Sommer

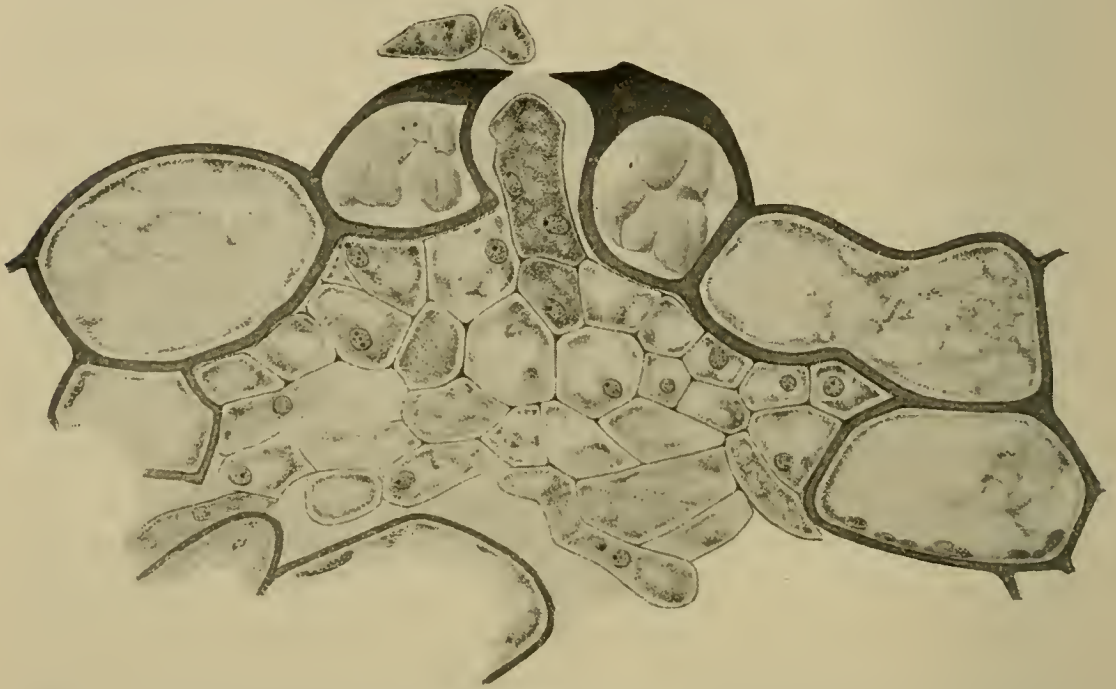


Abb. 15. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einer jungen plectenchymatischen Anlage eines Winterfruchtkörpers. (Vergr. ca. 830fach.)

echte Plectenchyme gebildet werden, lassen sich die einzelnen Hyphenfäden immer noch mit Leichtigkeit verfolgen (S. 74). Anders aber verhalten sich die Winterfruchtkörper. Schon deren jüngste Stadien bauen sich aus einem gewebeartigen, kompakten Plectenchym auf. Besser als viele Worte erläutert das die Abb. 15, die einen derartigen jungen Winterfruchtkörper im Längsschnitt darstellt. Vergleichen wir damit die Anlage eines Conidienfruchtkörpers vom gleichen Alter, wie ihn etwa Abb. 11 illustriert, so ergibt sich insofern eine Übereinstimmung, als beide von dem Stoma her sich radial in die Atemhöhle hinein ausbreiten. Der plectenchymatische kompakte Winterfruchtkörper aber besteht aus einem Komplex von ziemlich gleichartigen Einzelzellen, deren dünne Membranen fest inein-

ander gefügt sind. Die Zellen enthalten einen Einzelkern und lockeres, meist wandständiges Plasma. Einzig und allein die zwischen den beiden Stomata liegenden Plectenchymzellen zeichnen sich durch ihren abweichenden Charakter aus. Die Identität der Entstehung beider Gewebe vorausgesetzt¹, hätten wir diese besondere Plectenchymzelle als Nachkömmling des ursprünglichen Sporenkörpers oder Sporenschlauches aufzufassen. Ihr plasmatischer Inhalt ist viel dichter und speichert intensiver den Farbstoff. Noch viel deutlicher wie in derartigen jungen Stadien tritt der Unterschied dann hervor, wenn wir ihre spätere Entwicklung verfolgen. Besonders sind es die Wachstumsvorgänge, die erkennen lassen, daß diesen Zellen eine besondere Rolle zukommt. Während nämlich die Plectenchymelemente sich nur durch Teilung vermehren und dabei ihren Zusammenhang wahren, weisen diese eine gewisse Selbständigkeit des Wachstums auf. Wir sehen sie frei nach Art eines Pilzfadens sich ausgestalten; und zwar strecken sie sich stets senkrecht nach unten in das neugebildete Pilzplectenchym hinein. Häufiger schlängeln sie sich noch eine kurze Strecke etwas seitlich in dies Gewebe hinein, wobei sie meistens den Ort des geringsten Widerstandes, die Grenze zwischen Epidermisrand und Plectenchym aussuchen. Nach kurzer Zeit machen sie aber Halt und biegen senkerartig in die weiche Fruchtkörpermasse ein. Derartige »Senker« bilden sich nun zu wiederholten Malen; Das hängt ganz von den lokalen Entwicklungsbedingungen ab, unter denen sich die neue Hyphe bildet. Schließlich hat sich ein Netzwerk von Pilzfäden gebildet, das sich durch sein Äußeres deutlich abhebt. Von den plectenchymatischen Elementen unterscheidet es sich ohne Weiteres durch die Größe der Zellen, den dichten Inhalt und die verhältnismäßig großen Kerne. Letztere

¹) Sollte auch nach den Ausführungen (auf S. 79) noch ein Zweifel über die Zugehörigkeit beider Modifikationen von Fruchtkörpern zu *Cryptomyces* möglich sein, so wird dieser durch den Nachweis solcher Fälle behoben, wo die eine Hälfte des Fruchtkörpers Conidien bildete, während der andere Teil sich zum Ascusfruchtkörper ausgestaltete. Auch die homologe Ausgestaltung der Ascus- und Conidienfruktifikation weist auf deren genetischen Zusammenhang. Wie vorgreifend bemerkt sei, entwickelt jene ebenfalls eine umgebende Hülle und eine fertile Mittelschicht, welche in ihrem Charakter mit der Conidienlage übereinstimmt.

stechen von dem umgebenden Plasma scharf als helle Bläschen ab, deren Inhalt sich zu 4 mehr oder weniger gut sicht-

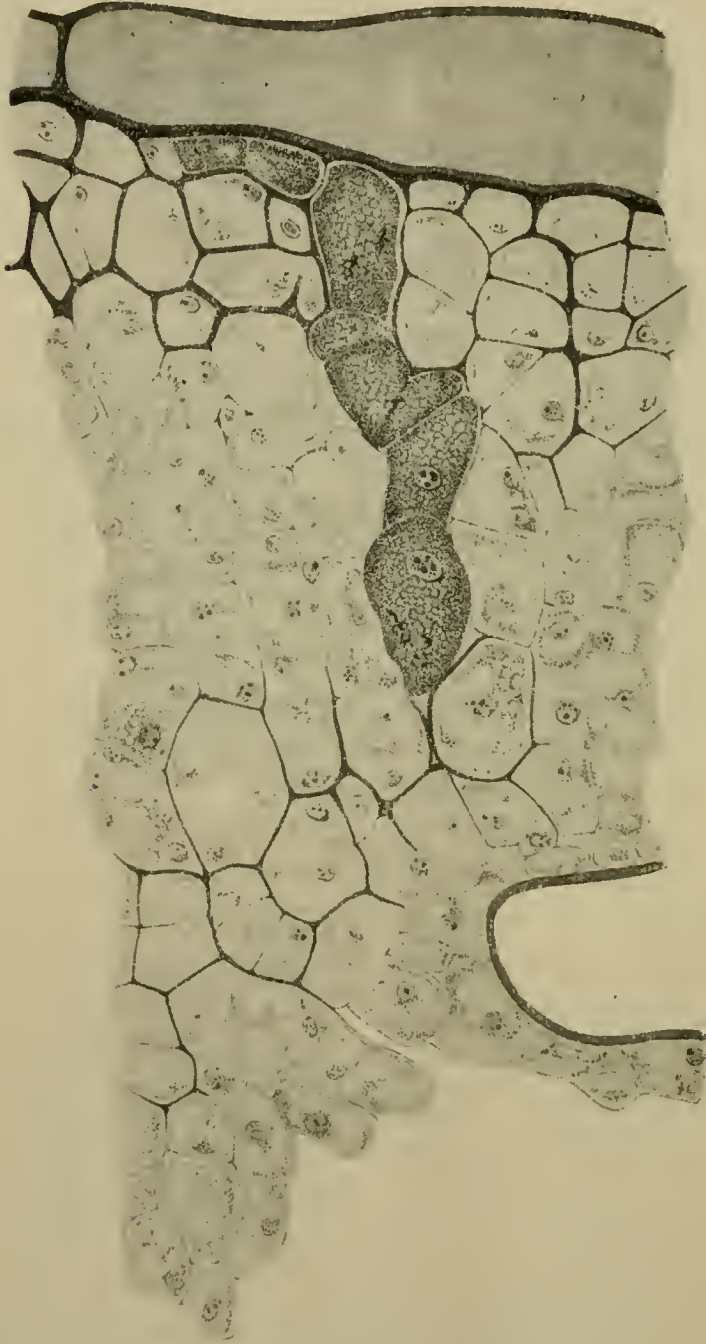


Abb. 16. Ausschnitt aus einem jungen Winterfruchtkörper von *Cryptomyces* mit einer jungen Hyphe.
(Vergr. ca. 830fach.)

baren Chromatinkörnchen verdichtet. Sie alle als Chromosomen aufzufassen, ist vorläufig noch unsicher, da eines unter ihnen den Nucleolus vorstellen dürfte; auch scheint ihre Zahl noch Schwankungen unterworfen zu sein, indem in einzelnen Präparaten mit Sicherheit deren 5 gezählt werden konnten. Ein Blick auf die Abb. 16, welche das Gesagte erläutern soll, genügt, um die Ansicht berechtigt erscheinen zu lassen, daß diese Hyphen besondere Organe sind. Nennen wir sie fertile Hyphen, ohne vorläufig diese Bezeichnung näher zu begründen. Wie wir sehen,

besteht der Faden zunächst aus sechs Einzelzellen von ungefähr isodiametrischer Gestalt. Dieser gleichartige Charakter wird nun in weiterem Verlauf der Entwicklung nicht mehr

gewahrt. Besonders die älteren, also nach der Epidermis zu gelegenen Elemente strecken sich erheblich in die Länge, oft auf Kosten ihres Querdurchmessers. Dieses Streckungswachstum geht einher mit einer Teilung der Kerne, so daß die äußeren Elemente — vorübergehend — mehrkernig erscheinen. Im Gegensatz dazu strecken sich die Endzellen des fertilen Fadens kaum, sondern verbreiten sich auffällig. So bildet sich successive ein Gegensatz zwischen der unteren und der oberen Hälfte dieses Organs heraus. Die Differenzierung des ursprünglich einheitlichen Pilzfadens in 2 gesonderte Abschnitte steht nun in offenbarem Zusammenhang mit der anatomischen Ausgestaltung des umgebenden Plectenchyms, auf die wir kurz zu sprechen kommen. Hier macht sich im Verlauf der Entwicklung ein gewisser histologischer Unterschied darin bemerkbar, daß sich die äußeren Fruchtkörperschichten verhärten. Das betrifft sowohl die an die Epidermis grenzenden Zellagen wie auch die nach dem Blattinnern zu gelegenen Teile. Es kommt die Verhärtung dadurch zustande; daß sich die Zellmembranen unter Braunfärbung verdicken; in gleichem Maßstabe nimmt dann der plasmatische Inhalt ab. Das Innere des Fruchtkörpers dagegen besteht nach wie vor aus lockerem Gewebe, dessen Zellen schaumiges Plasma und einen kleinen, unregelmäßig konturierten Kern einschließen. Diese Schicht nun verbreitert sich fortdauernd durch Neubildung von Zellen. Die Teilungen, die ausschließlich in tangentialer Richtung angelegt werden, sind so häufig, daß die neuangelegten Wände sich kaum verdicken und infolge ihres geringen Durchmessers nur schwer sichtbar sind. Diese Mittelschicht spielt demnach die Hauptrolle bei der Verbreiterung des Fruchtkörpers. Der Neuzuwachs andererseits erfolgt nach wie vor von der äußeren Zellage, der unteren Deckschicht; diese bleiben ja, wie die Abbildungen zeigen, hyphenartig frei und von der Verdickung ausgeschlossen. — Daß es nun tatsächlich diese Härteunterschiede sind, die dem fertilen Faden sein Gepräge verleihen, ergibt die unmittelbare Beobachtung. Denn die Veränderungen in seiner Gestalt fallen zeitlich genau zusammen mit der besprochenen Gewebedifferenzierung des Fruchtkörpers. Während er ursprünglich im gleichmäßigen plectenchymatischen Gewebe sich ungehindert

ausdehnen konnte, bieten ihm jetzt die harten Gewebe unüberwindliche Hemmnisse. Einmal ist es die untere Hart-schicht, die wir mit Hypothecium bezeichnen wollen, an der sich die Endzellen des Fadens stauen. Vor allem aber wirkt die obere Deckschicht, das Epithecium, modifizierend auf den eingeschlossenen Teil des fertilen Fadens ein. Durch ihre Härte drückt sie die weichen Zellen seitlich zusammen, die sich in folgedessen in die Länge strecken, oft unter unregelmäßiger Verzerrung des Umrisses. Gerade dieser Umstand erklärt es, daß es jetzt nur noch selten gelingt, den fertilen Faden seiner ganzen Länge nach zu verfolgen. Nur eine Kombination von Serienschnitten erlaubt es, zu erkennen, daß es sich nach wie vor um ein verzweigtes Netzwerk von Pilzfäden handelt, das sich durch das Epithecium hindurch bis zu den Stomata hinzieht. Geeignete Präparate zeigen nun weiterhin, daß hier der fertile Faden sogar weit über die Schließzellen hinausgewachsen ist und meistens als Hyphenbüschel frei über die Blattfläche ragt. Seine Zugehörigkeit zum fertilen Faden dokumentiert dieses Luftmycel ohne Weiteres durch die relative Größe des Kernes und die Dichtigkeit des Plasmas. —

Es seien an dieser Stelle einige Bemerkungen allgemeiner Natur eingeschaltet. Es kommen nämlich derartige, frei aus dem Fruchtkörper herausragende Fäden, die in ihrem Charakter von vegetativen Hyphen erheblich abweichen, auch bei manchen anderen Pilzen vor. Auf Grund der bloßen äußeren Ähnlichkeit mit den Trichogynen der Flechten einerseits und ihres unzweifelhaften Zusammenhangs mit fertilen Elementen andererseits wurde ihnen die Rolle eines Konzeptionsorgans zugeschrieben. Die Vaterschaft bei dem betreffenden Befruchtungsvorgang aber wurde, in Ermangelung genauer Ermittlungen, irgendwelchen Sporidien zugedichtet. Neueren Untersuchungen blieb es vorbehalten, mit diesem Vorurteil aufzuräumen und nachzuweisen, daß diese »Trichogyne« mit dem Geschlechtsakt nichts zu tun hat. Als Beispiel greifen wir die Arbeit von Nienburg über *Polystigma rubrum* heraus. Das Ascogon dieses Pilzes weist gut charakterisierte Kopulationserscheinungen auf; diese finden zwischen 2 Zellen des benachbarten Fadens

statt, die von der »Trichogyne« weit getrennt liegen. Schon aus dem Grunde ist es unwahrscheinlich, daß die Trichogyne noch als rudimentäres Organ auf eine Sexualität nach Art der Flechten hindeuten würde. Ähnliche Verhältnisse mutatis mutandis liegen ebenfalls für *Cryptomyces* vor. Auch hier stehen die Lufthyphen in keinerlei Beziehungen zu geschlechtlichen Vorgängen. Einmal sind sie schon dann fertig ausgebildet, wenn von einer Reife der fertilen Fäden noch nicht die Rede ist. Sobald aber letztere im Inneren des Plectenchyms geborgen sind, haben sie ihre Rolle definitiv ausgespielt und degenerieren ebenso, wie die ihnen benachbarten fertilen Elemente. Was letztere betrifft, so werden sie entweder zusammengedrückt oder wandeln sich sekundär durch Verdickung der Wände derart um, daß sie vom umgebenden Epithecium nicht mehr zu unterscheiden sind. Kurz, es verschwindet der ganze periphere Endteil des fertilen Fadens, während nur die im Bereiche der Mittelschicht liegenden Zellen erhalten bleiben und sich weiter spezialisieren. Sie stehen im Brennpunkt unseres Interesses; denn an ihnen lassen sich, wie im voraus bemerkt sei, unzweifelhaft Befruchtungsvorgänge nachweisen. Diese treten aber viel später auf, und es sei in diesem Zusammenhang nochmals hervorgehoben, daß dann »Trichogynen« schon längst nicht mehr vorhanden sind. Da letztere ihre Hauptrolle während des intensiven Längenwachstums des Fadens spielen, so dürften sie eher als Ernährungsorgane von Bedeutung sein. Damit wäre ihr sexueller Charakter endgültig widerlegt.

Wir besprechen nun die weitere Entwicklung des fertilen Fadens, oder vielmehr seines Endabschnitts. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß wir immer nur einen einzelnen typischen Fall herausgreifen und daß die übrigen »Senker« des fertilen Zellnetzes sich genau ebenso verhalten. Die Veränderungen, die wir im weiteren Verlauf beobachten, beziehen sich einmal auf dessen Form, dann auch auf dessen Inhalt.

Schon bei wiederholten Gelegenheiten wurde darauf hingewiesen, daß die beiden harten Schichten, das Epithecium und das Hypothecium, dem fertilen Faden sein wesentliches Gepräge geben. Besonders betrifft das die Endzelle des fertilen Fadens, die sich am Hypothecium staut und dort umbiegt.

Damit steht im Zusammenhang, daß sie sich erheblich verbreitert und unter Bildung von Vacuolen aufhellt. Ist dann eine gewisse Größe erreicht, so folgt die Bildung von Querwänden.



Abb. 17. Ausschnitt aus einem jungen Winterfruchtkörper von *Cryptomyces* mit einer jungen, fertilen Hyphe, die sich zu differenzieren beginnt.
(Vergr. ca. 830fach.)

Diese orientieren sich, wie üblich, senkrecht zu den Längswänden und sind infolge der Umbildung in spitzem Winkel zueinander geneigt. Charakteristisch ist fernerhin deren uhrglasförmige Gestalt. Alles das erläutert die Abb. 17. Zwar ist hier die Differenzierung des Hypo- und Epitheciums noch gering, aber trotzdem ist der fertile Faden auf einer höher entwickelten Stufe angelangt. Darauf deutet schon der ungleichmäßige Charakter seiner Zellen. Er besteht nämlich aus einem oberen Teil mit gestreckten Zellen, der im Epithecium liegt und einem unteren mit

helleren breiteren Elementen, welche die Mittelschicht durchziehen. Außerdem zeigt die Abbildung, daß gerade der untere Teil sich in zwei Äste gegabelt hat und daß dem rechten dreizelligen Aste ein linker zweizelliger entspricht. Dieser letztere allerdings ist nicht seiner ganzen Länge nach getroffen, da er in einer anderen Ebene ab-

zweigt wie sein Nachbar. Es stößt überhaupt auf große Schwierigkeiten, den Zusammenhang exakt nachzuweisen. Das ist so zu erklären, daß der fertile Faden durch sein rasches Wachstum mehr und mehr an Regelmäßigkeit abnimmt; es wird eben seine Entwicklung ganz von der Breitenzunahme der Mittelschicht diktiert, die von Fall zu Fall verschieden ist. Trotzdem kommen prinzipielle Unterschiede im Verhalten der einzelnen Fäden und insbesondere der beiden Äste nicht vor; wir können uns daher auf die Besprechung eines einzelnen beschränken, wie ihn die nächste Abb. zur Darstellung bringt (18). Wir sehen, daß der Fruchtkörper sich wiederum erheblich verbreitert hat und vor allem deutlich ausgeprägte Unterschiede zwischen den einzelnen Gewebeschichten zeigt. Das Epithecium zunächst besteht aus Zellen, deren Membranen erheblich verdickt erscheinen, während der Inhalt nur schwach angedeutet ist. Unvermittelt folgt die Mittelschicht mit ihren dünnwandigen, mit schaumigem Plasma versehenen Elementen, die durch zahlreiche tangentielle Scheidewände geteilt erscheinen. Allmählicher ist der Übergang zum Hypothecium, welches dem Epithecium gegenüber in seiner Entwicklung erheblich zurückgeblieben ist. Dieses seinerseits löst sich nach außen in Einzelfäden auf, die als Zuwachsgewebe fungieren. Die Veränderungen der vegetativen Teile sind demnach bloß quantitativer Art. Dasselbe gilt auch noch für den fertilen Faden, den wir dem auf S. 84 Gesagten zu Folge nur noch im Bereiche des Hymeniums verfolgen können. Wir identifizieren die drei Endzellen a, b und c an ihren charakteristischen uhrglasförmigen in spitzem Winkel zueinander orientierten Wänden und ihren besonders großen hellen Kernen mit den deutlichen Nucleolen. Stellen diese drei Zellen eine leicht erkennbare Einheit dar, so heben sie sich um so schärfer ab von ihren, nach dem Epithecium zu folgenden Nachbarn. Diese haben sich erheblich in die Länge gestreckt, als ob ihnen die Rolle zufiele, den Endteil möglichst tief in die Mittelschicht hinein zu befördern. Daß dies tatsächlich der Fall ist, erhellt aus einem Vergleich mit späteren Stadien. Wir finden, daß sich die fertilen Elemente der Verbreiterung der Mittelschicht entsprechend noch stärker gestreckt haben. Es spielen somit die älteren Teile des fertilen Fadens eine Rolle,

vergleichbar mit der Funktion des Embryoträgers höherer Pflanzen. — Das bisher Gesagte erläutert die nächstfolgende Abb., (19) zu deren Beschreibung wir übergehen. Über die harten Deckschichten ist nichts zu bemerken, was von dem Geschilderten abweiche, ebensowenig von der Mittelschicht, die sich in üblicher Weise verbreitert hat. Dagegen beobachten wir erhebliche Veränderungen an dem fertilen Komplex. Das gilt hauptsächlich für dessen unteren Teil. Trotz ihrer abweichenden Gestalt identifizieren wir dessen Endzellen mit den Elementen a, b und c der Abb. 18. Unter ihnen haben sich a und b bedeutend vergrößert, während c ganz zurückgeblieben ist. Am auffallendsten ist das für die Zelle b, die an das Hypothecium grenzt. Dieselbe ist charakterisiert durch ihren Reichtum an Vacuolen — eine Erscheinung, die wir auch sonst bei raschwüchsigen Organen wiederfinden — ferner durch ihren großen deutlichen Kern mit seinem ausgeprägten Nucleolus. Schwieriger ist zu identifizieren die Zelle c, die von b ganz in den Winkel gedrängt wurde; nur durch einen Vergleich mit zahlreichen Zwischenstadien läßt sich nachweisen, daß sie tatsächlich der Endzelle der Abb. 18 entspricht. Auf der anderen Seite zeichnet sich gerade durch ihre Längsstreckung die Zelle a aus. An ihrer Gestalt würden wir sie kaum wiedererkennen, wenn nicht ihr schräg abgestutztes unteres Ende (hier in der Aufsicht dargestellt) sie ohne Weiteres mit der Zelle a der Abb. 18 identifizieren würde. Nach dem Epithecium zu folgt eine ähnliche längliche Zelle; auch diese findet in jener Abbildung ihre Analogie, nur hat sie ihren Charakter gänzlich eingebüßt, da sie vom Epithecium, das sich zusehends nach unten ausbreitete, mehr und mehr eingeengt wurde. — Überblicken wir den bisherigen Werdegang des fertilen Fadens, so konstatieren wir, daß von der früheren Gleichartigkeit der Zellen nicht mehr viel übrig geblieben ist. Nur die beiden, im Bereiche der Mittelschicht liegenden fertilen Zellen übernehmen eine führende Rolle — von der reduzierten Endzelle können wir absehen —. Die obere, — nennen wir sie die subterminale — kontrastiert durch ihre Länge mit der breiten unteren Terminalzelle. Jene ist in ihrem Wachstum nach oben sowohl wie nach unten beschränkt, und da sie sich stärker ausdehnt wie die Mittelschicht,

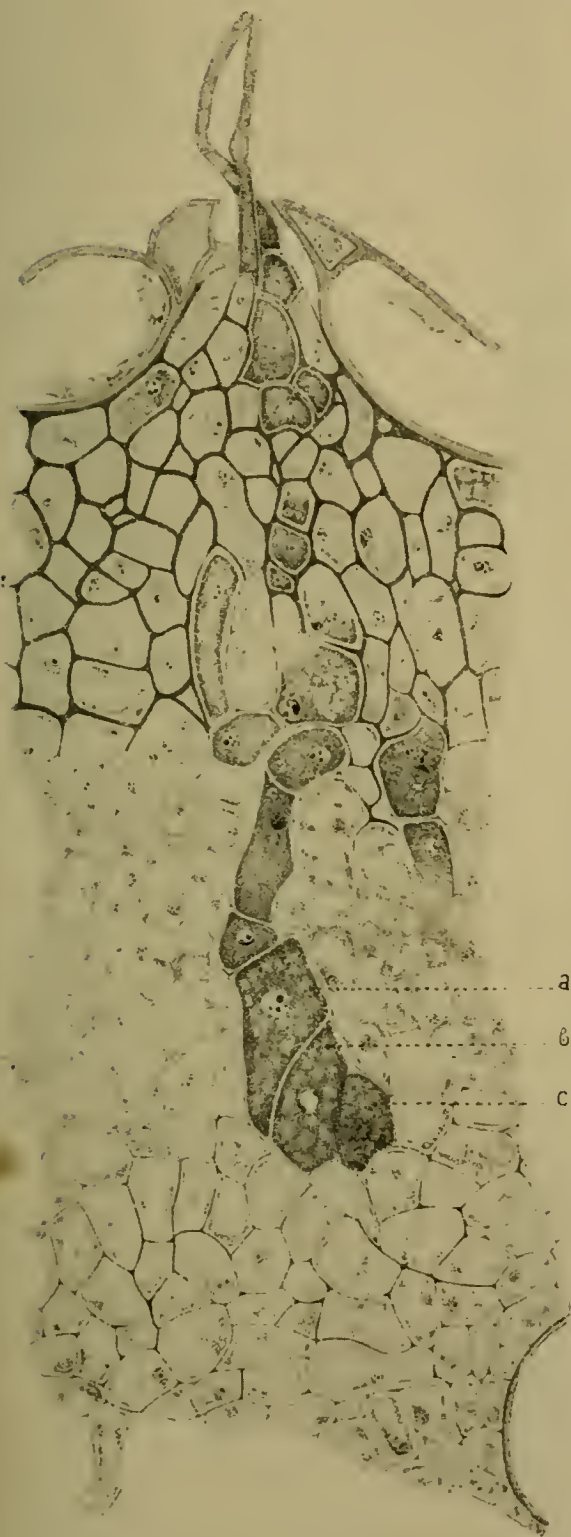


Abb. 18. Ausschnitt aus einem jungen Winterfruchtkörper von *Cryptomyces* mit einem weiter differenzierten fertilen Faden. (Vergr. ca. 830 fach.)



Abb. 19. Aus einem Winterfruchtkörper von *Cryptomyces* mittleren Alters, mit einem fertilen Faden kurz vor dessen Reife. (Vergr. ca. 830 fach.)

muß sie seitlich ausweichen; infolgedessen erscheint sie wellig hin und hergebogen. Die untere Zelle andererseits stößt auf

geringeren Widerstand, indem sie unbeengt nach den Seiten ausweichen kann.

Auf den ersten Blick mag es vielleicht müßig erscheinen, die Entwicklung des fertilen Fadens so sehr in alle Einzelheiten zu verfolgen. Doch in Anbetracht der sekundären Veränderungen, denen er nunmehr unterworfen ist, erwies es sich als dringend notwendig, ihn genau zu charakterisieren. Es stößt nämlich seine Identifizierung auf zunehmende Schwierigkeiten. Diese Komplikationen finden ihre Erklärung in dem abweichenden Verhalten der vegetativen gegenüber den fertilen Elementen. Da nämlich das Hypothecium und Epithecium immer mehr an Boden gewinnen, wird die Mittelschicht zunehmend eingeeengt. Dadurch muß sich die fertile subterminale Zelle, welche ihr Längenwachstum unbeeinträchtigt fortsetzt, immer mehr stauen; das untere Ende



Abb. 20. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces*. Die subterminale fertile Zelle gewinnt im Gegensatz zur terminalen an Bedeutung. (Vergr. ca. 830fach.)

desselben verbreitert sich keulenförmig, das obere dagegen wird ausgezogen und es geht jeder regelmäßige Wachstumsverlauf verloren (Abb. 20). Die anschließenden Teile in den Nebenschnitten zu verfolgen, erscheint aussichtslos, da bei der großen Anzahl von Teilschnitten eine Kombination derselben zweifelhafte Resultate liefert. Da die Umrisse der terminalen Zelle sich genau ebenso unregelmäßig gestalten, so ist die Folge, daß zwei übereinstimmende Bilder in den seltensten Fällen gefunden werden. Nur durch einen Vergleich zahlloser Stadien gelingt es, das Zufällige vom Gesetzmäßigen zu sondern.

Die Sexualität.

Es wurde oben bereits angedeutet, daß die fertilen Fäden nur selten isoliert, vielmehr meistens gruppen- oder paarweise vereint auftreten. In diesem Falle ist es keineswegs selten, daß wir Fusionen beobachten. Derartige Vorgänge sind nun im Pilzreich überaus häufig, und zwar sind sie bald rein vegetativer, bald geschlechtlicher Art. Beide lassen sich auch bei *Cryptomyces* nachweisen und zwar ist der äußere Mechanismus in beiden Fällen genau derselbe: Von 2 benachbarten Fäden wachsen Einzelzellen aufeinander zu, indem sie entweder Papillen oder kurze Schläuche austreiben. Dann erfolgt die Vereinigung. Nichtsdestoweniger läßt sich die geschlechtliche von der ungeschlechtlichen Fusion scharf trennen. Die ungeschlechtliche kommt bei allen Entwicklungsstadien, auch bei jungen, ganz unausgereiften Fäden vor. Ihr Auftreten hängt ganz von den zufälligen Beziehungen der Lage ab. Niemals aber folgt auf die Fusion ein Übertritt der Kerne. Im Gegensatz dazu beschränken sich die geschlechtlichen Vorgänge auf die ausgereiften fertilen Zellen und auch da finden wir sie nur an bestimmten Elementen. Sodann treffen wir letztere nur kurze Zeit hindurch, im Spätsommer, im allgemeinen Mitte oder Ende August. Physiologisch ist dabei von Interesse, daß diese Fusionsvorgänge zeitlich zusammenfallen mit dem Abschluß der vegetativen Entwicklung. Das alles wollen wir im Folgenden Schritt für Schritt verfolgen.

Zu diesem Zwecke müssen wir nochmals zurückgreifen und zunächst die Frage beantworten: Zeigen die fertilen Fäden

schon in jüngerem Alter Merkmale, die auf einen Unterschied des Geschlechtes hindeuten? und dann: In welchem Verwandtschaftsverhältnisse stehen eigentlich die kopulierenden Zellen zueinander? Erst darnach können wir auf den Kopulationsvorgang selber eingehen. Was einmal die Frage nach der geschlechtlichen Differenzierung betrifft, so ist sie sehr einfach dahin zu entscheiden daß Unterschiede irgendwelcher Art sich nicht feststellen lassen. Schwieriger gestaltet sich die Frage nach deren Verwandtschaftsverhältnissen. Eine Lösung derselben wird erst dadurch ermöglicht, daß wir genau den Ursprung der fertilen Elemente verfolgen. Doch, wie schon des öfteren festgestellt, ist das bei älteren Stadien kaum mehr möglich, wir müssen daher auf jüngere zurückgreifen.

Erinnern wir uns zu diesem Zwecke an die Beschreibung, die sich an die Abb. 17 knüpfte. Schon in jugendlichem Alter teilte sich der fertile Faden in 2 Äste, deren Zusammengehörigkeit nur in günstigen Schnitten zu erkennen war. Wie sich nun fernerhin nachweisen läßt, liegen die beiden Zweige manchmal von vornherein eng aneinander, manchmal divergieren sie zunächst, um sich später wieder anzuziehen. Es können nun auch in älteren Stadien mit ausgebildetem Epithecium die Endteile derartig konvergierender oder parallel liegender Äste sehr oft gefunden werden; so ist es wahrscheinlich, daß sie wenigstens in einem Teil der Fälle auf die erwähnte Gabelung zurückzuführen sind. Ein derartiges relativ junges Stadium gibt die Abb. 21 wieder. Wir erkennen links den typischen fertilen Faden mit der langgestreckten subterminalen und der gedrungenen Terminalzelle wieder, an die sich dann noch undeutlich die reduzierte Endzelle anschließt. Vom Zellinhalt sind besonders die Kerne bemerkenswert, welche ihre volle Größe erreicht haben und mit großer Schärfe die 5 Chromosomen erkennen lassen. Weniger entwickelt ist der rechte Ast, dessen Ende noch spitz ist, da er das Hypothecium noch nicht erreicht hat. Allerdings dauert dieser Zustand nicht lange, und eine Abplattung tritt auch hier ein, sobald die Zelle auf das Hypothecium oder eben auf ihren benachbarten Partner aufstößt. Damit aber sind die Fusionsvorgänge in engerem Sinne eingeleitet.

Es finden diese, wie bereits bei früherer Gelegenheit betont wurde, ausschließlich im reifen, ausgewachsenen Fruchtkörper statt. Die Reife, die im August erreicht ist, erkennen wir



Abb. 21. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces* mit zwei konvergierenden fertilen Fäden.
(Vergr. ca. 550fach.)



Abb. 22. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces*; die beiden fertilen Fäden verbinden sich durch eine Kopulationspapille.
(Vergr. ca. 830fach.)

daran, daß nun sämtliche Gewebe sich in entwickeltem Zustande befinden. Ein Neuzuwachs an der Peripherie des Hypotheciums existiert jetzt nicht mehr, vielmehr sind auch dort die Zellen fertig ausgebildet und keilen sich mit ihren harten Wänden direkt in das Blattgewebe ein. Das Epithecium andererseits besteht ebenso aus isodiametrischen Plectenchymzellen mit stark gebräunten Membranen, welche die Kerne und das Plasma meist verdecken. Im Gegensatz zu diesen Geweben steht die Mittelschicht, die von jenen so stark eingeengt wurde, daß ihr Durchmesser nur noch den 4. Teil des Hypotheciums beträgt. Ihre Zellen haben sich, verglichen mit den früheren, erheblich in die Länge gedehnt unter starker Verringerung des Querdurchmessers. Zwar unterscheiden sie sich nach wie vor von den fertilen Zellen durch die Plasmaarmut und die geringe Kerngröße; doch verwischen sich die Unterschiede viel mehr wie früher, und es ist oft im Einzelfalle eine Entscheidung nicht einfach. Vermehrt werden diese Schwierigkeiten noch durch das unregelmäßige Wachstum der fertilen Zellen, von denen bereits auf S. 90 die Rede war.

Den Schwierigkeiten, welchen die Untersuchung ausgesetzt ist, wäre dadurch abzuhelpen, daß nur Schnitte von größerer Dicke zur Anwendung kommen. Doch erwiesen sich derartige Präparate als unbrauchbar, weil bei ihnen die Kernverhältnisse zu undeutlich werden; gerade jetzt aber ist der Nachweis aller Einzelheiten z. B. auch der Chromosomen, von prinzipieller Bedeutung. Ein anderer Weg wäre die Kombination von Serienschnitten. Doch auch dieses Verfahren ist nicht anwendbar, da es bei der Kleinheit der Objekte mit zu großen Fehlerquellen behaftet ist. Einzig und allein bleibt wieder der Vergleich einer möglichst großen Anzahl von Beispielen übrig. Nur dadurch überhaupt ist es möglich, das Zufällige vom Gesetzmäßigen zu unterscheiden. So kommt es denn auch, daß die Belege, die späteren Abbildungen, mehr splitterhaft und viel weniger einheitlich erscheinen. Es ist eben *Cryptomyces* wegen der Unregelmäßigkeit seines Wachstums kein allzu günstiges Objekt.

Allen diesen Schwierigkeiten zum Trotz gelang es mit unzweideutiger Sicherheit nachzuweisen, einmal, daß die geschlechtlichen Vorgänge an die beiden fertilen Zellen geknüpft sind, und fernerhin, daß sie sich durch den Übertritt eines Kernes charakterisieren. Sind einmal auf die geschilderte Weise, die beiden kopulierenden Fäden nahe genug aneinander gelangt, so sehen wir plötzlich den Kern der subterminalen Zelle seinen Platz verlassen und an das basale Zellende herabrücken. Diese Wanderung ist Schritt für Schritt zu verfolgen und vollzieht

sich unter beständigem Wechsel der Gestalt. In den verengten Teilen der Zelle nimmt der Kern mehr langgestreckte Form an, am breiten unteren Ende angekommen, rundet er sich wieder ab. Seine Ankunft ist das Zeichen, daß jetzt die Fusion beginnen kann. Denn unmittelbar darauf beobachten wir, wie sich ein papillenförmiger oder schlauchartiger Fortsatz bildet, wie er etwa in der Abb. 22 zu erkennen ist. Unschwer identifizieren wir hier die subterminalen Zellen an ihrer Gestalt, während die terminalen Zellen nicht zu erkennen sind. Andere Schnitte wiederum, welche in dieser Beziehung deutlicher waren, zeigten, daß sich deren Plasma noch bedeutend mehr aufgehehlt hatte, wie das in dem Stadium der Abb. 20 wiedergegeben ist. Eine Identifizierung ist nur noch durch die Gegenwart des großen Geschlechtskerns möglich. Aber auch dieser hat sich erheblich aufgelockert und die Chromosomen erscheinen jetzt nicht mehr gleichmäßig im Innern verstreut, sondern sind auf die Peripherie verteilt. — Während nun hier die Kopulationspapille die beiden subterminalen Zellen verbindet, finden wir in anderen Fällen diese Brücke zwischen der subterminalen und der terminalen Zelle. Es ist aber nicht immer möglich in jedem Einzelfalle zu bestimmen, um welche Zelle es sich handelt, da der splitterhafte Zustand der Bilder die Grenzen oft verwischt. Mag nun auch der Übertritt der Kerne aus der terminalen oder der benachbarten Zelle erfolgen, als sichere Tatsache bleibt bestehen, 1. daß eine Fusion immer nur zwischen zwei vordem getrennten gegenüberliegenden Fäden statffindet und 2), daß der überwandernde Kern aus einer der beiden fertilen Zellen stammt.

Den eigentlichen Kernübertritt nun erläutert die nächste Abb. (23). Zwar gibt uns auch diese keinen Aufschluß über das Verhalten der terminalen Zelle, die mit Sicherheit nicht zu identifizieren ist. Dafür aber ist die Kopulationsstelle der beiden Fäden im Längsschnitt getroffen, und wir sehen, daß einer der beiden Kerne eben die Grenzlinie überschreitet, um sich seinem Partner zuzugesellen. Dieser scheint ihm entgegenzuwandern, wie dessen flache Gestalt andeuten dürfte; als Wanderkerne dokumentieren sie sich fernerhin durch die Zusammenballung

des Chromatins, welches die Chromosomen vorübergehend verhüllt. Es sind nun, wie schon erwähnt, die Spuren dieses Ko-

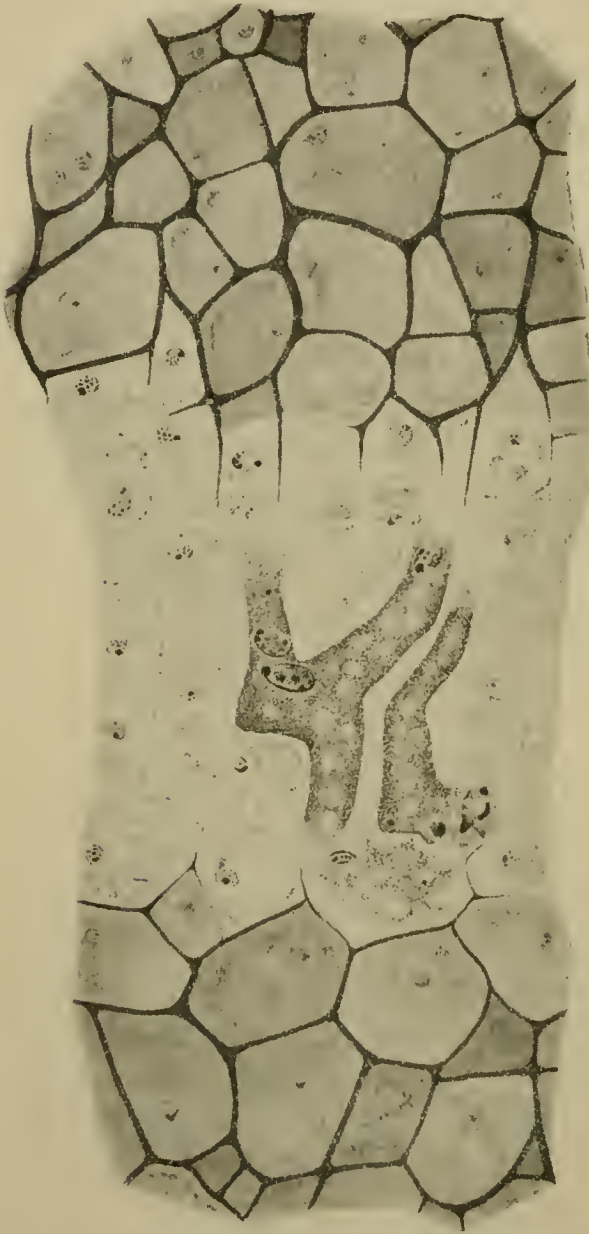


Abb. 23. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters; die beiden fertilen Zellen sind miteinander verschmolzen und die Überwanderung des einen Kerns hat stattgefunden. (Vergr. ca. 830fach.)

pulationsvorganges meist nur kurze Zeit zu finden, und der Kanal verschwindet bald nach vollzogenem Kernübertritt.

Ausnahmsweise kann es aber auch vorkommen, daß er von längerem Bestande ist und auch dann erhalten bleibt, wenn schon wieder durch sekundäre Wachstumsvorgänge die fertilen Fäden auseinandergewichen sind, ohne daß noch ein Kernübertritt stattgefunden hat. In diesem Falle wird er mechanisch in die Länge gedehnt und ausgezogen. Es scheint mir sehr unwahrscheinlich, daß wir es mit einer normalen Bildung zu tun haben, eher dürfte es sich um eine verspätete Kopulation handeln, die unter der Ungunst der Verhältnisse zu keinem Abschluß gelangt ist. Denn derartige Stadien finden sich ausschließlich in den Wintermonaten, also gerade dann, wenn gewöhn-

lich Ruhestadien auftreten. Unter normalen Umständen verschwindet der Kanal alsbald, und es deutet nur noch eine schmale Ausbuchtung der Kopulationszelle auf dessen frühere

Existenz. Auf seine Funktion aber weist über seine Gegenwart hinaus der zweite Kern, der sich von jetzt ab in der subterminalen Zelle findet (Abb. 24). Er hat ebenso wie sein Nachbar wieder die normale runde Gestalt angenommen und nichts deutet mehr auf seinen fremden Ursprung. Was dann noch die terminale Zelle betrifft, so hat sie jetzt nach Abgabe ihres Kernes, ihre Rolle definitiv ausgespielt. Sie wird nach vollzogener Kopulation von der kräftigeren Nachbarin unterdrückt und verschwindet allmählich. Vom ganzen fertilen Faden bleibt einzig und allein die subterminale Zelle übrig, welche somit die fertile Zelle $\chi\alpha\rho'\acute{\epsilon}\xi\omicron\chi\eta\nu$ darstellt. Sie allein ist die Trägerin aller weiteren Entwicklungsvorgänge; diese gipfeln in der Ausbildung des Ascus.

Bevor wir uns deren Beschreibung zuwenden, seien einige Bemerkungen allgemeineren Inhalts eingeschaltet. Verglichen mit dem raschen Wechsel, in dem die Entwicklung während der Sommermonate vor sich geht, vollziehen sich Veränderungen von nun ab recht langsam. Es scheint dieser plötzliche Wechsel darauf hinzudeuten, daß mit dem Kernübertritt ein gewisser Höhepunkt erreicht ist, auf den zunächst eine Verlangsamung und zeitweilige Ruhezustände folgen. Das harmoniert auch mit dem Verhalten anderer blattbewohnender parasitärer Ascomyceten. Als Beispiel greife ich *Venturia inaequalis* (Killian 1917) heraus. Auch hier erfolgt nach beendetem Kernübertritt nur noch die Anlage der ascogenen Hyphen, welche in unausgebildetem Zustande den Winter überdauern. Dieser Umschwung wurde dort auf die zunehmende Ungunst der Ernährungsverhältnisse zurückgeführt. Das Gleiche ist für *Cryptomyces* anzunehmen. Denn auch hier beobachten wir dann einen Stillstand der vegetativen Phase, wenn deren Ernährungsquelle, die lebende Wirtszelle versiegt. Nur fällt dieser Zeitpunkt hier mit dem Eintrocknen des Laubes im August zusammen, da ja *Cryptomyces*, wie wir sahen, zu einer saprophytischen Existenz nicht befähigt ist. In letzter Stunde trat dann im Inneren des Fruchtkörpers, wo die entwicklungsfähigen Elemente sich am längsten hielten, der Kopulationsprozeß ein, der seinerseits mit dem völligen Absterben und Eintrocknen des Farnlaubes eine mehrmonatliche Unterbrechung erfährt. Auf diesem trockenen

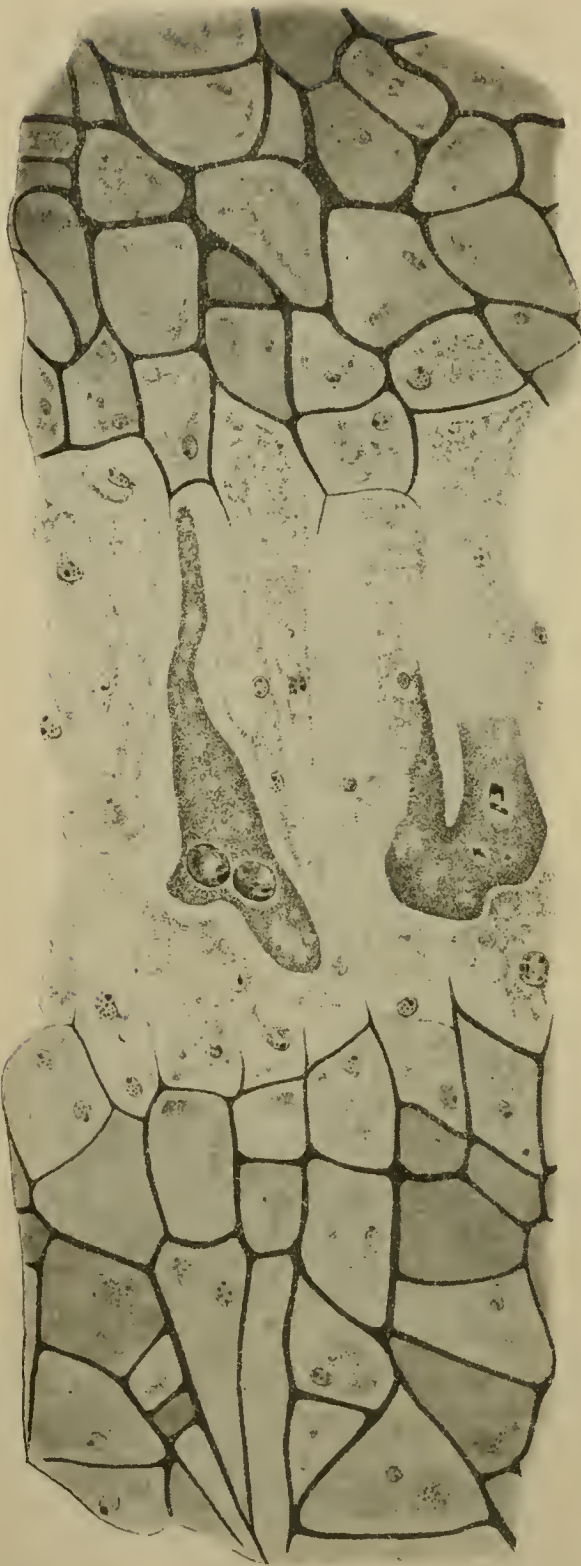


Abb. 24. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces*. Vom fertilen Faden bleibt nur noch eine Zelle übrig. Auf die vollzogene Kopulation deutet noch die Papille und vor Allem die Zweizahl der Kerne. Rechts ist eine Fusionsstelle getroffen. (Vergr. ca. 830 fach.)

und ausgelaugten Nährboden kann ein Weiterwachsen nur dann stattfinden, wenn die Durchnetzung des Laubes neue Nahrungsquellen erschließt, vor allem dann, wenn wieder günstigere Vegetationsbedingungen eingetreten sind. So ist es zu verstehen, daß wir bis zum März hinein im Allgemeinen keine erheblichen Veränderungen antreffen. Allerdings können da lokale Verhältnisse modifizierend eingreifen, indem sie ungleiche Bedingungen schaffen. Dann treffen wir manchmal schon im Oktober Stadien, die an anderen Stellen sich erst im Februar ausbilden.

Dem eben Gesagten zufolge kann es für den diesjährigen Werdegang des fertilen Komplexes mit dem Kernübertritt sein Bewenden haben, und es folgt auf diesen Kulminationspunkt die Ruheperiode. Neben diesen rein zeitlichen Verhältnissen sind es aber auch die entwicklungsgeschichtlichen, die unzweideutig dartun, daß der Befruchtungsvor-

gang tatsächlich einen gewissen Wendepunkt bedeutet, der zunächst ein Abflauen der Lebensprozesse mit sich bringt. Denn war bisher die Wachstumstendenz des fertilen Fadens zentripetal nach dem Hypothecium zu gerichtet, so tritt jetzt das Umgekehrte ein. Dieser Umschwung macht sich zuerst an dem Verhalten der Kerne bemerkbar, die nicht mehr im Basalteil der fertilen Zelle liegen bleiben, sondern sich erneut auf die Wanderschaft begeben. Wie es bei derartigen Gelegenheiten üblich ist (cf. S. 95), nehmen sie ein langgestrecktes Aussehen an, und nun läßt sich Schritt für Schritt verfolgen, wie sie dem oberen Zellende zuwandern. So erläutert die Abb. 25, wie der eine den Anfang dazu macht, indem er eben in den verschmälerten Teil der Zelle eintritt. In der nächstfolgenden Abbildung (26) sehen wir ihn weiter auf dem Wege vorangeschritten, gleichzeitig aber beobachten wir auch an der fertilen Zelle selber eine derartige zentrifugale Wachstumstendenz, indem sich deren oberes Ende verdickt und mit Plasma füllt. Letzteres ist ganz besonders auffällig in dem Stadium, das die Abb. 27 wiedergibt. Hier konzentriert sich der gesamte plasmatische Inhalt im peripheren Teil; auch sind inzwischen beide Kerne dort angelangt. Diese völlige Umkehr der Polarität, wie sie bei der fertilen Zelle zu beobachten ist, zeigt auf der anderen Seite, daß die Korrelationen zwischen ihr und ihren Nachbarn sich geändert haben müssen. Denn hinfort ist ihr Entwicklungsvermögen ganz selbständig und von jeder fremden Beeinflussung unabhängig.

Immerhin spielen auch jetzt noch die Raumverhältnisse für ihre weitere Ausgestaltung eine wesentliche Rolle. Diese sind ja nicht überall gleich, wie besonders deutlich dann hervortritt, wenn wir die randlichen Partien des Fruchtkörpers mit dessen Mitte vergleichen. Hier können sich die fertilen Zellen frei entfalten, dort sind sie auf schmalen Raum eingekeilt und zusammen gestaucht. Auch jetzt begegnet uns eben auf Schritt und Tritt der formative Einfluß rein mechanischer Verhältnisse, die wir von früher her zur Genüge kennen. Die Hemmung des Längenwachstums, um die es sich vorwiegend handelt, ist natürlich am größten da, wo der verfügbare Raum am engsten ist, in der Ecke des Fruchtkörpers. Dort

wird denn die Entwicklung außerordentlich verlangsamt und auch auf das Notwendigste und Wesentlichste beschränkt. Mit



Abb. 25. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces* mit der fertilen Zelle; deren beide Kerne wandern nach dem apikalen Ende. (Vergr. ca. 830fach.)



Abb. 26. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces* mit der fertilen Zelle; der eine Kern ist auf seiner Wanderung in die Nähe des apikalen Endes angelangt. (Vergr. ca. 830fach.)

diesem langsamen Wachstum hängt es fernerhin zusammen, daß ältere Stadien an solchen Stellen noch länger erhalten bleiben wie üblich. Ganz anders ist der Werdegang der fertilen Zelle, wie er sich in der Mitte des Fruchtkörpers abspielt. Der Möglichkeit, sich frei zu entfalten entsprechend treffen wir dort weit kompliziertere Verhältnisse. Alles das ist aber nicht nur von entwicklungsmechanischem, sondern auch von rein entwicklungsgeschichtlichem Interesse. Denn ein Vergleich der Stadien in den verschiedenen Zonen des Fruchtkörpers bietet uns die Möglichkeit, die Entwicklung unter verschiedenen Bedingungen zu beobachten und damit das Wesentliche vom Unwesentlichen zu sondern.

Kehren wir daher, nach dieser Abschweifung, zurück zur rein entwicklungsgeschichtlichen Seite. Wir stellten bereits als wesentliches Merkmal für das Eintreten fruktifikativer Vorgänge fest, daß sich die Spitze des fertilen Fadens verdickt und daß sich in dieser Verdickung Plasma und Kerne anhäufen. Es findet hier eine Stauung am harten Epithecium statt, durch welche die weiche Spitze gewissermaßen ein Relief der betreffenden Stelle abgibt. Ihre Oberfläche erscheint bald flach, bald buchtig, ganz eben nach Maßgabe der Raumverhältnisse. Ein Zusammenhang mit jenem Gewebe ist schon längst aufgegeben, wie insbesondere daraus hervorgeht, daß gerade dort Neubildungen angelegt werden. Diese treten zunächst in die Erscheinung in Form von sackartigen Ausstülpungen der Spitze, und zwar werden sie meistens einseitig angelegt, wie es eben die Druckverhältnisse gerade ermöglichen (Abb. 27) Die geringe Größe dieses Bruchsackes bringt es mit sich; daß er von dem dicken keulenförmigen Ende der Mutterzelle meist verdeckt wird; auch fällt er infolge seiner exzentrischen Lagerung oft aus der Schnittebene heraus, und so erklärt es sich, daß er meistens der Beobachtung entgeht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wölbt sich nun der Fortsatz allmählich über das keulenförmige Ende und sitzt ihr schließlich, von der Seite betrachtet, nach Art einer phrygischen Mütze auf; häufiger trifft man ihn in der Vorderansicht, und dann erscheint er nur bei höherer Einstellung von der Keule scharf abgesetzt, während er bei tieferer allmählich mit derselben verfließt. In diese Neu-

bildung wandert nun einer der Zellkerne ein, wie die nächste Abb. zeigt (28). Wir sehen weiterhin, daß der Fortsatz selber sich erweitert und zum Haken umbiegt. Doch muß betont werden, daß die Verhältnisse nur ausnahmsweise so übersichtlich sind, da die Krümmung der Hakenspitze infolge



Abb. 27. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper von *Cryptomyces*. Die fertile Zelle verdickt sich an ihrem oberen Teil und bildet dort eine Ausstülpung, in die einer der Kerne einwandert. (Vergr. ca. 830fach.)



Abb. 28. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von *Cryptomyces* mit der fertilen Zelle; einer der beiden Kerne ist in der Ausstülpung bereits eingewandert. (Vergr. ca. 830fach.)

mechanischer Druckverhältnisse meist bedeutend unregelmäßiger ausfällt. So erklärt es sich, daß einer der beiden Kerne leicht zu übersehen ist und der Trugschluß liegt nahe, es sei eine Fusion der beiden eingetreten. Doch eine erneute genaue Zählung der Chromosomen, deren Zahl 5 (vielleicht auch 6) beträgt, liefert den unumstößlichen Beweis, daß von einer solchen nicht die Rede sein kann. Im übrigen ist gerade jetzt, wo die Winterruhe noch nicht ganz ausgeklungen ist, nur selten die Gelegenheit zu einer solchen Feststellung der Chromosomen gegeben. Auch die Kerne befinden sich nämlich im Ruhestadium und zeichnen sich aus durch ihre linsenförmige Gestalt und die klumpenförmig zusammengeballten Chromatinmassen. Geeigneter erweisen sich Stadien, wie wir sie gegen das Frühjahr zu vorfinden.

Es ergibt somit die genaue Zählung der Chromosomen ebenso wie der Vergleich zahlreicher Stadien immer wieder die eine Tatsache, daß eine Fusion des Kernpaares vorläufig nicht eintritt. Im Gegenteil, wir finden sehr oft, daß es sich weiter geteilt hat. Letzteres ist dann der Fall, wenn infolge günstiger Konstellation die fertile Zelle schon vor Beginn der Ruheperiode eine größere Länge erreicht hat. Man trifft dann in ihrem Inneren 3 oder 4 Kerne, doch in den seltensten Fällen läßt sich die Zahl genau ermitteln, da die fertile Zelle nur ausnahmsweise ihrer ganzen Länge nach verfolgt werden kann. Es liegen diese Kerne in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen hintereinander gereiht; das unterliegt großen Schwankungen, wesentlich ist eben nur, daß stets 2 die Spitze besetzt halten. Eine weitere Stütze findet die letztgeäußerte Ansicht, daß gerade dieser Teil die Hauptrolle zu spielen bestimmt ist, darin, daß sich hier tatsächlich im Frühjahr die letzten wichtigen Veränderungen abspielen, welche direkt auf die Ascusbildung hinauslaufen. Derartige Umgestaltungen sind aber nur dann möglich, wenn der wachstumshemmende Einfluß des Epitheciums aufgehoben wird. In der Tat läßt die Abb. 29, welche den Stand der Entwicklung im Monat Mai illustriert, erkennen, daß die Mittelschicht sich nunmehr ganz unerheblich erweitert hat. An dieser Erweiterung beteiligt sich aber nicht mehr, wie früher, das Zuwachsgewebe der Mittel-

schicht aktiv. Dieses hat seine Rolle definitiv ausgespielt und wird mechanisch gedehnt. Nur in der Nähe der Hartschichten ist dessen zelluläre Struktur gewahrt, während weiter nach innen noch einige deformierte und ausgezogene Reste übrig bleiben. Ausschließlich



Abb. 29. Ausschnitt aus einem älteren Winterfruchtkörper von *Cryptomyces*. Es legen sich die beiden Kerne der fertilen Zelle eng aneinander, daneben ein 4-kerniger u. 8kerniger Ascus. (Vergr. ca. 550 fach.)

die fertilen Elemente sind es, welche die Ausdehnung des Sclerotiums übernehmen. In unserer Abbildung sind deren 3 zu erkennen, und zwar stellen sie verschiedenartige Entwicklungsstufen dar. Am weitesten vorgeschritten sind die beiden oberen, die allerdings eine dem definitiven Ascus schon sehr nahe kommende Gestaltung zeigen. Deren Werdegang verfolgen wir später; zunächst besprechen wir die mittlere, welche den Anschluß an das Stadium der Abb. 28 vermittelt. Ein Zweifel über den Zusammenhang der beiden Formen ist einmal durch die eigenartige Gestalt der fertilen Zelle ausgeschlossen. Weiterhin erkennen wir auch die Plasmaansammlung im oberen Teile wieder. Ein Unterschied besteht lediglich darin, daß sich hier die Spitze erheblich gestreckt hat; so setzt sich der obere helle Teil undeutlich von einem mittleren, mit dichtem Plasma gefüllten ab. Nach dem, was auf S. 101 geschildert wurde, bedarf es jetzt keiner näheren Begründung mehr, daß ersterer der früher beschriebenen Ausstülpung entspricht; diese ist nicht wie in der Abb. 28 von der Seite, sondern in der Aufsicht, von vorne gesehen. Eine besondere Besprechung aber verdient das Verhalten der Kerne. Wir stellten in der erwähnten Abbildung fest, daß einer der Paarkerne in die Aus-

stülpung eingewandert war; hier dagegen sehen wir, wie er wiederum in den darunter liegenden Teil zurückgewandert ist, wo er sich seinem Partner eng anpreßt. Doch wahrt jeder streng seine Individualität; denn einmal sind die Umrisse ununterbrochen zu verfolgen und auch die Chromosomen erscheinen unvermischt in zwei Kreisen zu je 5 oder 6 an der Peripherie des Kernes angeordnet. Dieses untätige Nebeneinanderliegen der Kerne dauert nur nicht lange an; bald fließen die Membranen unmerklich ineinander über. Das erkennen wir an den Kernen, die wir in Abb. 30 inmitten der fertilen Zellen liegen sehen. Der Fusionsvorgang selber erfolgt so, als seien die Kerne plastischer Natur, indem sie dauernd ihren Umriß wechseln, bald rundlich oval, bald eckig erscheinen. Das deutet darauf hin, daß gerade jetzt eine gründliche Durchmischung der Kernsubstanz stattfindet, und einen greifbaren Ausdruck findet das in dem Verhalten der Chromosomen. Wie die Abb. 31 darstellt¹⁾, verlassen diese jetzt ihren peripheren Ort und verteilen sich gleichmäßig auf das Innere des Verschmelzungskerns. Immerhin bleibt auch da noch die Individualität eines jeden Einzelchromosoms gewahrt. Ihre Anzahl beträgt 10—12, also genau das Doppelte wie beim einzelnen Kern, wie übereinstimmend an mehreren Einzel-

¹⁾ Der Schnitt geht durch die Zellen des Fruchtkörpers, daher dessen kompakte und relativ einfache Ausgestaltung (vgl. S. 99).



Abb. 30. Ausschnitt aus einem älteren Winterfruchtkörper von *Cryptomyces*. In den fertilen Zellen geht die Verschmelzung der Paarkerne vor sich. Darüber 2 Asci mit verschiedenen Stadien der Sporenbildung. (Vergr. ca. 550 fach.)

fällen festgestellt wurde. Schließlich ist die Durchmischung der Kernbestandteile abgeschlossen, und es rundet sich der Kern wieder regelmäßig ab; nur noch dessen Größe und eben die Zahl der



Abb. 31. Ausschnitt aus einem älteren Winterfruchtkörper von *Cryptomyces*. In den beiden fertilen Zellen ist die Verschmelzung der Paarkerne abgeschlossen. (Vergr. ca. 830fach.)

Chromosomen dokumentieren ihn aber als Fusionskern. — Doch auch damit ist keine Ruhepause in der Entwicklung erreicht; gerade jetzt sehen wir im Kerninnern eigenartige Gestaltungsprozesse eintreten. Zunächst geben die Chromosomen ihre diffuse Verteilung auf und gruppieren sich in unregelmäßigen Spiralen und Schleifen; dabei ballen sie sich mehr und mehr zusammen, bis schließlich die einzelnen nicht mehr voneinander zu trennen sind; sie erscheinen jetzt in dunklen ungleichmäßigen Klumpen dem breiten Kernende angepreßt. Alle diese Erscheinungen sind nun keineswegs unbekannter Natur, vielmehr dürften sie allgemein im Pflanzenreiche verbreitet sein und sind als typische Kennzeichen der »Sy-

napsis« beschrieben. Es wird angenommen, daß jetzt gerade die Verschmelzung der Chromosomen stattfindet. Daß tatsächlich derartige fundamentale Umwälzungen im Innern vor sich gehen, darauf deutet wiederum der Umriss des Kernes, der sehr wechselndes Aussehen besitzt. Die Beobachtung ergibt denn auch weiterhin, daß die Chromosomen zu Paaren vereint aus der Synapsis hervorgehen. Ein anderes typisches Merkmal dieser Entwicklungsstufe ist das Auftreten eines Centrosomas, das sich mehr oder weniger deutlich vom Nucleolus abhebt. — Der Chromosomenpaarung folgt nun auf dem Fuß die erste Kernteilung, und zwar stellt diese eine Reduktionsteilung dar. Das geht unweigerlich aus der halbierten Chromosomenzahl hervor, die wir in der Telophase erkennen. Das Resultat ist also, daß aus dem Fusionskern mit doppelter Chromosomenzahl 2 kleinere Kerne mit reduzierter Zahl hervorgehen. Mit der Kernvermehrung geht, wie üblich, Hand in Hand eine Zellvergrößerung und zwar betrifft diese ausschließlich den mittleren plasmareichen Teil der fertilen Zelle. Die obere Ausstülpung, die ja durch Rückwanderung ihres Kernes kernlos geworden ist, verliert zunehmend an Bedeutung und wird nur noch passiv von dem unteren Teile mit emporgehoben. Wir treffen sie hier noch eine Zeitlang als mützenförmigen Aufsatz, bis sie schließlich gänzlich verschwindet.

Es konnte nun des Weiteren lückenlos verfolgt werden, wie sich die Kerne vermehren. Aus dem Kernpaar werden deren 4 und aus diesen wiederum 8. Damit ist die Kernteilung in dem jungen Ascus zu Ende und es beginnen diejenigen Vorgänge, welche zur Sporenbildung führen. Einige Stufen derselben sind in den beiden Figuren 29 und 30 wiederzuerkennen. Alle diese Schritte vollziehen sich bekanntlich bei den Ascomyceten in einer ermüdenden Einförmigkeit. Auch bei *Cryptomyces* konnte irgend etwas, vom üblichen Schema Abweichendes, nicht entdeckt werden. Es erübrigt sich daher, näher auf den Gegenstand einzugehen, und es sei auf die rein cytologischen Arbeiten früherer Autoren, insbesondere Harpers hingewiesen. Ebensowenig bietet der eigentliche Vorgang der Sporenausstreuerung etwas prinzipiell Neues. Es erfolgt die Ejaculation hier erst dann, wenn das Epithecium von den sich dehnenden

Ascis abgehoben ist. Diese Schicht hat im Winter ihre schützende Aufgabe erfüllt und eine Veränderung konnte an ihr dementsprechend nicht mehr beobachtet werden. Jetzt verliert sie durch die oben beschriebene Degeneration der sterilen Mittelschicht ihren Halt und wird dem Drucke der Asci nachgebend in unregelmäßigen Fetzen losgerissen. Die Schläuche liegen in reifem Zustand frei zutage und der erste Frühlingsregen löst die Ejaculation aus. Damit aber sind wir an dem Punkte angelangt, an dem unsere Betrachtungen einsetzen.

E. Allgemeiner Teil.

a) Biologisches.

Eine Diskussion über die allgemeine Bedeutung der vorliegenden Resultate ist am besten dann möglich, wenn wir dieselben mit denjenigen Ergebnissen vergleichen, zu denen schon frühere Autoren auf verwandten Gebieten gelangten.

Naturgemäß beginnen wir wiederum mit der Infektions- und Keimungsgeschichte von *Cryptomyces Pteridis*. Zunächst ist da die Frage zu entscheiden, wo unter den parasitären Pilzen wir Analogien zu suchen haben. Seit Brefelds klassische Untersuchungen, welche den experimentellen Nachweis erbrachten, daß manche Pilze der Keimung hartnäckig widerstehen, haben sich viele Untersucher mit deren Keimungsbiologie befaßt. Eine erschöpfende Besprechung der wichtigsten Arbeiten würde uns viel zu weit führen, und es mögen daher die Ergebnisse nur soweit herangezogen werden, als sie direkte Beziehungen zum vorliegenden Falle aufweisen.

Zunächst führten die Untersuchungen für die blattbewohnenden Ascomyceten, die bisher nur als Parasiten bekannt waren, zu dem Resultate, daß unter ihnen auch manche der Kultur, also der Ernährung auf saprophytischem Wege zugänglich sind. Besondere Verdienste erwarb sich auf diesem Gebiete Klebahn (1902, 1906, 1907, 1908, 1914). Dieser Autor wies nach, daß die blattbewohnenden parasitären Ascomyceten sich biologisch sehr verschieden verhalten. Denn ihre Ansprüche an die Ernährungsbedingungen sind von außerordentlicher Mannigfaltigkeit. Beispielsweise können die einen unter ihnen ihre ganze oder doch einen

großen Teil der Entwicklung auf künstlichen Nährböden durchlaufen und finden daselbst so günstige Bedingungen, daß sie in den Kulturen sogar Fruchtkörper bilden. (*Gloeosporium nervisequum*). Diese erinnern mehr oder weniger an Saprophyten, unterscheiden sich aber von diesen fundamental dadurch, daß sie selbständig ins Innere der gesunden Wirtspflanze einzudringen vermögen. Beiläufig sei bemerkt, daß auch aus dem Reiche der Saprophyten das Gegenstück zu jenen nicht fehlt; es sind das solche Pilze wie *Mucor*, *Penicillium* und *Botrytis*, die gelegentlich durch die verwundeten oder geschwächten Pflanzen eindringen und sich dort wie Parasiten verhalten. Da für letztere der Name Gelegenheitsparasiten üblich ist, so könnte man die Gruppe, welche *Gloeosporium nervisequum* charakterisiert, als Gelegenheitssaprophyten bezeichnen. Zwischen diese nun und die echten spezialisierten Parasiten schieben sich eine ganze Reihe von Übergängen ein. Die Endglieder, die echten Parasiten lassen sich dadurch charakterisieren, daß künstliche Ernährungsbedingungen sie zwar zur Keimung, aber nicht zur weiteren Entwicklung befähigen. Binnen längerer oder kürzerer Zeit kommt es zur Bildung von Apressorien, und damit hört die Ernährungsmöglichkeit auf saprophytischem Wege auf. Jetzt ist der Anstoß zur parasitären Lebensweise gegeben, und es muß der Pilz die Epidermis des Wirtes gewaltsam durchbrechen, um weiter sein Leben fristen zu können. Nun ist aber auch zwischen den Pilzen, welche diesem »Haftscheibentypus« angehören, insofern ein Unterschied gegeben, als die Zeit zwischen der Keimung der Sporen und dem Einbruch ins Innere des Wirtes von recht verschiedener Dauer ist. Die einen z. B. *Polystigma* sind zu einer längeren Ernährungsweise auf künstlichen Nährböden befähigt, bis sie eine Haftscheibe anlegen, die anderen dagegen bilden schon nach kürzester Zeit Apressorien. Hierher wäre *Erysiphe* zu nehmen. Solche Typen vermitteln den Übergang zu der höchstspezialisierten Gruppe, die als extreme Parasiten bezeichnet sein mag. Diese charakterisieren sich dadurch, daß schon die Keimung nicht ohne weiteres auf der Epidermis vor sich geht, sondern offenbar unter dem Einfluß der inneren Wirtsgewebe steht, auf deren Kosten sich auch die spätere Ernährung voll-

zieht. Es ist diese Gruppe insofern für uns von besonderem Interesse, als wir in *Cryptomyces* einen typischen Vertreter kennen lernten. Mit der extremen Spezialisierung steht also zum Ersten in Verbindung die Launenhaftigkeit, welche die Keimung dieses Pilzes auszeichnete. Der normale Weg zum Pilzzinnern ist eben nicht durch die Epidermis, sondern durch die Spaltöffnungen gegeben. Wir müssen annehmen, daß gerade hier in der Atemhöhle oder doch im nächsten Bereiche der Schließzellen sich der Stoffumsatz der inneren Wirtsgewebe für den Parasiten in besonderem Maße bemerkbar macht. — Beiläufig sei bemerkt, daß man zu ähnlichen Anschauungen bezüglich der Uredineen-Keimung gelangte. Speziell für die Äcidiospore ist mit Sicherheit bekannt, daß sie durch die Spaltöffnung in das Innere des Wirtes hineingelangt. Ein derartiges Stadium, daß unserer Abb. 10 entspricht, bildet Lotsy (1906) für *Phragmidium violaceum* ab. Experimentelle Daten liefert z. B. Faber (1910) in seiner Untersuchung von *Hemileia vastatrix*. Im Wassertropfen auf die Nährpflanze gebracht keimten von den Sporen dieses Pilzes nur 8—14% und unter diesen drang die Hälfte durch die Spaltöffnungen der Blattunterseite ein.

Nun ist allerdings die Wahrscheinlichkeit, auf diesem spezialisierten Wege in den Wirt einzudringen, viel geringer, als wenn sich die Spore überall ihren Weg selbständig durch die Epidermis zu bahnen vermag; von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet würde die Spezialisierung einen Rückschritt zu dem Gelegenheitsparasitentum bedeuten, der ja auch zu einem aktiven und selbständigen Einbrechen nicht mehr befähigt. Doch werden auf der anderen Seite diese Nachteile durch so viele Vorteile wettgemacht, daß sie in ihrer Gesamtsumme doch als Fortschritt aufgefaßt werden müssen. Denn das Eindringen durch derartige natürliche Eingangspforten — die gewissermaßen die Achillesverse des Wirtes darstellen — ermöglichen es dem Parasiten, diejenigen Hemmnisse zu umgehen, welche ihm der Wirt entgegenzuwerfen vermag, und die wir unter dem Begriffe der Widerstandsfähigkeit zusammenzufassen pflegen. Hier kommen zunächst die Schutzeinrichtungen mechanischer und chemischer Art in Betracht, welche ihren Sitz in der äußeren Epidermisschicht haben. Diese kommen infolgedessen

im vorliegenden Falle überhaupt nicht zur Geltung; lediglich die Zahl und die Beschaffenheit der Spaltöffnungen und indirekt die auf den Öffnungsmechanismus einwirkenden Faktoren entscheiden zunächst darüber, ob eine Infektion zustande kommt. — Weitere Vorteile, welche die Spezialisierung mit sich bringt, sind besonders auch darin gegeben, daß dem Parasiten die ganze unsichere Existenz auf der Außenseite des Wirtes erspart bleibt. Hier ist er jedenfalls mehr den Schädigungen durch Trockenheit z. B. ausgesetzt, wie im Schutze der nährstoff- und wasserreichen inneren Wirtsgewebe. Ist er aber einmal dort eingeknistet, so stehen seiner weiteren Ausbreitung Hindernisse kaum im Wege, da äußere Witterungsverhältnisse jetzt nur einen mittelbaren Einfluß auf ihn ausüben können. Mit frischer, ungebrochener Kraft kann er ohne weiteres zum Angriff auf den Wirt übergehen. Auch in dieser Beziehung verhält er sich abweichend von den weniger spezialisierten Parasiten. Denn wie wir auf S. 52 sahen, machen sich die Spuren seiner Tätigkeit schon in kürzester Zeit bemerkbar. Ein Gegenstück findet dieser Fall in dem Beispiel *Peronospora infestans*, einem Pilz, der keimungsbiologisch ebenfalls zu den extremen Parasiten zu rechnen ist. Nach Istvanffis (1913) Untersuchungen dringt der Keimschlauch der Zoosporen stets durch die Spaltöffnungen in das Innere des Blattes ein. Auch die experimentellen Studien von Müller Thurgau (1896) zeigen, daß *Peronospora* einen hohen Grad der Spezialisierung und damit verbunden der zweckmäßigen Anpassung erreicht hat. Bleibt das sporenhaltige Material auch nur 1 Tag unverdunstet auf der Blattunterseite liegen, so findet in erstaunlich kurzer Zeit eine Infektion statt. —

Verlassen wir nun die eigentliche Keimungsbiologie und gehen wir über zu der späteren Entwicklung, so macht sich auch da die extreme Spezialisierung bei der betrachteten Gruppe von Parasiten bemerkbar. Das gilt vor allem für ihre Angriffsweise auf die Gewebe des Wirtes. Für *Cryptomyces* beispielsweise wurde der Nachweis erbracht, daß er nur ganz bestimmte Gewebe und auch diese nur in einem gewissen Alter durch Invasion zu überwältigen vermag. Wie auf S. 71 gezeigt wurde, dringt er nur bei jugendlichen Zellen in das Innere

ein, während er gegen ältere, die sich durch Membranverdickungen des Eindringlings zu erwehren vermögen, ohnmächtig ist. Eine vollkommene Analogie findet dieses Verhalten auch bei den Brandpilzen, (speziell bei *Tilletia tritici*) die mit Brefelds Worten zu den höchst spezialisierten Parasiten im Pflanzenreiche zu rechnen sind. Genau wie *Cryptomyces* dringen die Brandpilze zunächst in die zartesten Gewebe vor, um von dort in die Neuanlagen zu gelangen. Unter besonderen Umständen dringt von da aus der Brandpilz auch in das Innere der Zellen; das gilt in erster Linie für die jungen Anlagen der Blütenstände, weil diese ausschließlich aus Parenchym bestehen und ihm infolgedessen besonders günstige Entwicklungsbedingungen bieten. Differenziert sich aber das Gewebe weiter, so kann der Pilz selbst an den Stätten, wo er ehemals üppig wuchs, später wieder verschwinden. Es ist der Weg, auf dem er dorthin gelangte, jetzt nicht mehr festzustellen. Auf die Parallelen mit *Cryptomyces* ist bloß hinzuweisen. Auch hier erwiesen sich die jüngeren undifferenzierten Blatteile als vom Pilze durchwuchert, während prosenchymatische Gewebe völlig frei sind. Ein Befall der gesamten Fiedern ist demnach auch hier nur so denkbar, daß er in embryonalem Zustande erfolgt, eben dann, wenn die einzelnen Teile noch nicht durch prosenchymatische Inseln getrennt sind. — Nun geht aber die Parallele zwischen der Infektionsgeschichte von *Tilletia* und *Cryptomyces* noch weiter. Ebenso wie *Cryptomyces* seinen Wirt den größten Teil der Vegetationsperiode hindurch so weit schont, daß nur bei ungünstigen Vegetationsbedingungen niemals die ganze Wirtspflanze abstirbt, ebensowenig verursacht *Tilletia* direkt ein Eingehen ihres Wirts. Es beschränkt sich vielmehr auch hier die Schädigung in erster Linie auf eine Stockung des Längenwachstums, die nach Lang (1917) auf eine Vergiftung des Gewebes durch Resorption der Pilzzellen zurückzuführen ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei *Cryptomyces* derartige Ursachen maßgebend sind. Auch hier kommt es zu Wachstumsstockungen, die einhergehen mit krankhaften Veränderungen der Zellen. Letztere sind in besonderem Maße dort zu finden, wo allem Anscheine nach derartige Resorptionen vorkamen. Das dürfte beispielsweise der

Fall sein in dem Stadium das die Abb. 14 darstellt. Es wurde bereits bei deren Besprechung hervorgehoben, daß bei den meisten Zellen ein Einbruch des Pilzes sicher ist, ohne daß jedoch in ihrem Lumen eine scharfe Grenze zwischen Pilz und Wirtspasma gezogen werden kann. Während aber bei *Tilletia* diese Vergiftungserscheinungen sich auch über das Pilzareal hinaus bemerkbar machen, hören sie hier mit der Verbreitung der Pilzfäden auf, wie aus eben derselben Abbildung zu entnehmen ist.

Durchmustern wir, nach Vergleichen suchend, auch die weitere Entwicklung der extremen Parasiten, so fehlt es nicht an interessanten Parallelerscheinungen. Überall konstatieren wir, daß zunächst keine Beeinflussung stattfindet, da der Parasit seinen Wirt anfangs stets soweit schont, als es sich mit seiner Ernährung verträgt. Als Beispiel greifen wir *Plasmopara* heraus. Dieser Pilz wächst in erster Linie im Interzellularensystem der Interkostalfelder, ohne den Wirt weiter zu schädigen. Erst später, wenn er sich hinreichend gekräftigt hat, kommt es zur Abhebung der Epidermis, also zur Vernichtung von Gewebe. Besonders genaue Daten liegen für den Rostpilz *Aecidium Euphorbiae cyparissias* vor, dessen Einfluß auf die Wirtspflanze Tischler (1911) untersuchte. Auch hier findet sich der Pilz anfangs nur in den Interzellularen des embryonalen Gewebes. Sobald aber durch die unterbundene Ernährung die Zellen ihren embryonalen Charakter aufgeben, bildet der Eindringling Haustorien aus, welche die Membranen durchbohren und direkt auf die Zellkerne loswachsen. Auch hier wird ein Teil der Gewebe zunächst verschont, wie z. B. die Gefäßbündel. Andererseits sind auch Fälle bekannt, wo die Angriffsweise der Rostpilze je nach den Organen der Wirtspflanze verschieden ist. Das Mycel von *Puccinia fusca* beispielsweise wächst in den Knospen ausschließlich intercellular, in den Rhizomen dagegen inter- und intrazellular.

Es mögen diese Beispiele genügen, um die Gruppe der extremen Parasiten zu charakterisieren. Fassen wir nochmals ihre Eigenschaften kurz zusammen.

Zwar ist die Aussicht in das Wirtsgewebe hineinzugelangen für die Einzelspore geringer, aber einmal dort eingestiegen, kann sie sich durch »schonende Behandlung« des Wirtes in relativ sehr kurzer Zeit ein großes Areal erobern. Gerade die Ge-

schwindigkeit ihrer Ausbreitung ist für sie von ausschlaggebender Bedeutung, da es gilt, den Wirt zu überflügeln, um stets im Bereiche der jugendlichen Gewebe zu bleiben. Älteren gegenüber sind ja die Hyphen machtlos. Kurz wir sehen, daß durch enge Anpassung an spezialisierte Verhältnisse sich die starken wie die schwachen Seiten des Pilzes zu einem harmonischen Gesamteffekt vereinigen. —

Im Gegensatz zu diesen extremen Parasiten stehen nun diejenigen, welche bei der Keimung eine Haftscheibe anlegen. Auch diese Gruppe sei kurz charakterisiert, damit die Unterschiede um so prägnanter hervortreten.

Diametral verschieden ist einmal die Angriffsweise auf den Wirt und infolgedessen die Einwirkung auf dessen Gewebe. Hier muß der Pilz zunächst gewaltsam die Epidermis durchbrechen, um überhaupt ins Innere des Wirtes hineinzugelangen. Auch weiterhin ist seine Spur durch Vernichtung und Abtötung der Wirtsgewebe gekennzeichnet. Damit hängt fernerhin zusammen, daß eine Auswahl der zu befallenden Organe oder Gewebe nicht stattfindet; denn es ist belanglos, ob sie dem Parasiten in jungem oder erwachsenem Zustande zum Opfer fallen. In beiden Fällen ist die Gegenreaktion des Wirtes, die Bildung von Wandverdickungen, zu überwinden. Daß wir es mit einem Vertreter dieses Typus zu tun haben, können wir also schon äußerlich daran erkennen, daß von ihm auch ältere Organe befallen werden.

Wenn nun auch der Typus des extremen Parasiten sich dadurch auszeichnet, daß er nach Art eines gewiegten Verbrechers alle ihm entgegen stehenden Schwierigkeiten möglichst umgeht, so ist damit nicht gesagt, daß Hemmnisse für ihn nicht existieren. Dem widersprechen einmal die Beobachtungen an *Cryptomyces* und die an anderen extremen Parasiten. Auch der extreme Parasit hat selbstverständlich die »außen bedingte Immunität« der Wirtspflanze zu überwinden, die Molz (1917) in seiner lesenswerten Abhandlung von der mechanischen chemischen und physiologischen Immunität reinlich trennt. Äußere Schädigungen, die hierher zu rechnen sind, wie z. B. Trockenheit, schwächen die Wirtspflanze mitunter derartig, daß indirekt auch der Parasit darunter leidet, indem seine Ernährungsquellen versiegen.

Als Ergebnis unserer Betrachtungen halten wir fest, daß *Cryptomyces* einer gut charakterisierten Gruppe von Parasiten angehört, welche bezüglich der Keimungs- und Infektionsbiologie in den verschiedensten Ordnungen und Familien des Pilzreiches ihre Analogien aufweist. Da es sich um reine Konvergenzerscheinungen handelt, so kann es andrerseits auch vorkommen, daß ein und dieselbe Art verschiedene Modi der Infektion besitzt. Beispielsweise dringen bei den Rostpilzen die Uredo- und Äcidiosporen durch die Spaltöffnungen, die Teleutosporen durch die Epidermis ins Wirtsinnere ein.

Etwas anders verhält es sich mit der Biologie der Fortpflanzungsorgane, die eher auf die Verwandtschaftsverhältnisse hindeutet. In dieser Beziehung schließt sich *Cryptomyces* dem *Discomyceten*-Typ an, über den Neues von prinzipieller Bedeutung hier nicht zu sagen wäre.

b) Entwicklungsgeschichtliches.

Nachdem wir so auf die biologischen Beziehungen hingewiesen haben, welche *Cryptomyces* mit den übrigen pilzlichen Schmarotzern verbinden, gehen wir dazu über, seine entwicklungsgeschichtliche Stellung zu charakterisieren. Beginnen wir mit der vegetativen Sphäre.

Wir sahen, daß die vegetativen Teile und die eigentlichen Fruchtkörpergewebe sich durch ihre weitentwickelte Anpassung an die spezifischen Lebensbedingungen auszeichnen. Es ist daher mit der Möglichkeit zu rechnen, daß sie durch sekundäre Modifikationen so verändert sind, daß sie bei der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse kaum mehr in Betracht kommen. Einzig und allein die fertilen Fäden können uns Anhaltspunkte zur Lösung dieser Frage geben. Durch ihre geschützte Lage im Innern der Fruchtkörper sind sie den Einflüssen der Außenwelt entzogen und daher der Variation nicht unterworfen. Wir sind also berechtigt anzunehmen, daß sie wie Fossilien ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben.

Es soll nun diese fruktifikative Phase eine gesonderte Besprechung erfahren, was damit begründet sein mag, daß sie sich dem vegetativen Fruchtkörpergewebe gegenüber vollkommen

unabhängig verhält. Wir sahen, daß der fertile Faden anfangs frei nach Art eines Fremdkörpers in das Fruchtkörpergewebe hineinwächst. Erst später wird seine Ausgestaltung von der Spezialisierung des Fruchtkörpergewebes in Mitleidenschaft gezogen. Diese eigentümliche Erscheinung, daß entwicklungsgeschichtlich so heterogene und voneinander unabhängige Phasen, wie die fertilen Fäden und die sclerotischen Gewebe sich zu einem innigen Zusammenleben gefunden haben, dürfte seine ungezwungenste Erklärung dann finden, wenn wir sie als Anpassung an die spezifischen Lebensverhältnisse des Blattparasiten auffassen. Es garantiert zwar die Existenz im Inneren des Blattes dem Pilze so lange üppige Ernährung, als der Wirt am Leben ist. Ist aber derselbe einmal abgestorben, so werden im Gegenteil auf dem trockenen und ausgelaugten Nährboden die Bedingungen für einen hochspezialisierten Parasiten denkbar ungünstig. Die sexuelle Generation, die wie üblich, gerade durch die knappen Verhältnisse hervorgerufen wurde — wie die Gesetze der Physiologie lehren —, kommt dadurch in eine schlimme Lage. Das mag der Grund sein, weshalb sie ihren Schutz in den sclerotischen widerstandsfähigen Elementen sucht, da sie für sich allein niemals die ungünstigen Vegetationsbedingungen des Winters hätte überdauern können. Der beste Beweis für unsere Spekulation dürfte darin liegen, daß speziell bei *Cryptomyces* Sclerotien vorkommen, die sich ganz ohne fertilen Faden entwickeln¹; fernerhin darin, daß wir einen ähnlichen Anschluß der sexuellen Phase an sclerotische Elemente überall, bei Ascomyceten sowohl wie bei Basidiomyceten treffen; vor allen Dingen aber in der Tatsache, daß die geschlechtliche Spezialisierung mit der vegetativen Entwicklung durchaus nicht parallel geht; eine Erklärung dieser Erscheinung ist aber nur so möglich, daß wir annehmen, daß zunächst die fertilen Elemente und die Sclerotien unabhängiger Natur sind. *Cryptomyces* stellt insofern einen besonders günstigen Fall dar, als der nachträgliche,

¹) Auch sonst wird dieser Anschluß vielfach »verpaßt« und es finden sich ebenso häufig sterile wie fertile Sclerotien. Das dürfte vielleicht Autoren wie Brefeld dazu verleitet haben, überhaupt die Sexualität der Ascomyceten in Abrede zu stellen.

ontogenetische Zusammenanschluß beider wohl selten so deutlich in die Erscheinung tritt.

Wenn nun auch der fertile Faden zunächst vor den modifizierenden Einflüssen der Umwelt geschützt ist, so ist doch die Auffassung, es handle sich um ein rein primitives Organ, *cum grano salis* zu verstehen. Denn es sind auch hier dessen primären Merkmalen sekundäre Anpassungsmerkmale gegenüberzustellen, die sich allerdings erst im späteren Alter entwickeln. Den primären Zustand dürfte der aus einkernigen Gliedern bestehende Zellfaden darstellen, wie wir ihn im homogenen jungen Fruchtkörper vorfinden. Sekundärer Natur ist es, wenn von dem ganzen Faden schließlich nur noch 2 oder gar 1 Glied erhalten bleibt, das ausschließlich als Träger der geschlechtlichen Vorgänge fungiert. Denn das steht, wie erwiesen, im Zusammenhang mit der Abhängigkeit, in die sich die fertilen Fäden von den Fruchtkörpergeweben begaben. —

Was den Befruchtungsvorgang selber betrifft, der sich zwischen diesen fertilen Zellen abspielt, so besteht sein wesentliches Merkmal darin, daß ein Kernaustausch zwischen 2 Zellen von benachbarten, einander gegenüberliegenden, gleichartigen Fäden stattfindet. Dadurch wird eine von den Zellen zweikernig und ist somit als befruchtete Eizelle aufzufassen. Doch wäre es unstatthaft, sie auch so zu benennen: denn sie vereinigt, wie die Untersuchung ergab, noch andere Eigenschaften in sich, indem sie einmal als ascogene Hyphe fungiert und sich dazu noch in den eigentlichen Ascus umzubilden vermag. Vergleichen wir damit die entsprechenden Verhältnisse bei anderen höheren Ascomyceten, so sehen wir dort zwischen die Eizelle und den Ascus ein kompliziertes System von ascogenen Hyphen eingeschaltet, aus dessen letzten Endverzweigungen ausschließlich sich die Asci bilden. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß *Cryptomyces* eine ganz erheblich vereinfachte Form darstellt. Ob diese Vereinfachung nun primärer oder sekundärer Natur ist, wäre wieder eine Frage für sich, die nur die vergleichende Entwicklungsgeschichte zu lösen befähigt ist. — Der hauptsächlichste Zweck der folgenden Zeilen ist es, diese Zusammenhänge aufzudecken. Was das Material zu diesem Vergleiche betrifft, so hätten wir es, dem Gesagten zu-

folge, an den Wurzeln sowohl wie an den Endverzweigungen des Ascomycetenstammbaumes zu suchen. Doch ist es schwer in dem dichten Gewirr von sich kreuzenden Zweigen, wie ihn dieser Stammbaum darstellt, einen einzelnen bis zu seinem Ursprung zu verfolgen. Trotzdem gelang es uns schon bei einer früheren Gelegenheit, als die stammesgeschichtlichen Beziehungen der *Venturia inaequalis* untersucht wurden, einen derartigen Hauptast freizulegen (Killian 1917). Für die Sexualität jenes Pilzes ließ sich ein gewisses Schema feststellen, das allen seinen Verwandten, sowohl den primär einfachen wie den sekundär komplizierten zugrunde lag. Es stellte sich nämlich das Archicarp dieser Formen als Spiralfaden dar, der vom Antheridium umwunden wurde. Zwischen den Spitzen dieser Organe, die je nach der Entwicklungsstufe verschieden spezialisiert waren, fand der Kernübertritt statt. Es ist dieser Spiralhypchentypus zwar bei den Ascomyceten außerordentlich verbreitet; doch zu dem vorliegenden Falle dürfte er keinerlei Beziehungen aufweisen. Hier liegen vielmehr nach dem auf S. 95 aufgestellten Grundschema die beiden fertilen Fäden getrennt nebeneinander, weshalb wir diese Gruppe als Parallelfadentypus charakterisieren wollen. Es beruhen die Unterschiede von rein vegetativen Zellen hier weniger auf der Anordnung des Komplexes wie beim Spiralfadentypus, als auf rein quantitativen Unterschieden, der Größe und dem Plasma-reichtum der Zellen und der Gestalt der Kerne. Die Gestaltung der Endzellen, die bei *Cryptomyces* ein so auffallendes Merkmal darstellt, ist als Anpassungsmerkmal unwesentlich. Sehen wir also davon ab, so würde dem Schema des Parallelfadentypus etwa eine Kette von gleichartigen Zellen entsprechen, die nach der einen Seite (Lufthyphel!) mehr vegetativen Charakter annimmt, während das entgegengesetzte Ende ausschließlich, in den Dienst der Sexualität tritt. Als Vorbereitung zur Geschlechtsreife sehen wir an dessen Zellen Veränderungen sich abspielen, die lediglich quantitativer Natur sind.

Der Geschlechtsakt selber besteht in dem einfachen Überwandern eines Kerns, der sich aber erst im viel späteren Alter mit seinem Partner zum Fruchtkerne vereinigt. Erst jetzt, wo wir ihn aller unwesentlichen Merkmale entkleidet haben, findet

dieser Typus im Pilzreich seinesgleichen. Wir meinen die einfachen Verhältnisse, wie wir sie bei der niedrigsten Ascomycetenpruppe, den Endomyceten kennen. Aus diesen Familien sei speziell die Art *Endomyces Magnusii* herausgegriffen, welche die Sexualität von *Cryptomyces* aufs Genaueste, wenn auch in vereinfachter Form widerspiegelt. Auch hier bestehen die Sexualorgane aus hintereinander gereihten einkernigen Zellen, die sich als solche nur durch den Plasmareichtum und die Kerngröße legitimieren. Das schwächere Antheridium welches dem ♀ Organ gegenüberliegt, wächst konvergierend auf dieses zu und es verschmelzen beide durch Bildung einer Fusionspapille. Nun wandert der ♂ Kern zum ♀ hinüber, um mit ihm zu verfließen. Aus eben dieser Kopulationszelle entsteht ein vierkerniger Ascus. — Wir sehen, es besteht in allen wesentlichen Punkten vollkommener Analogie. Doch ist nicht zu vergessen, daß sich der Vergleich auf ein gewisses, vereinfachtes Schema von *Cryptomyces* bezog, über das sich dieser Pilz eben sekundär erhoben hat. Einmal hat er sich an die Wachstumsverhältnisse des sclerotischen Fruchtkörpers angepaßt, während *Endomyces* sich frei entwickelt; dann zeigt er bei der Anlage des Ascus Merkmale, die ihn ohne Zweifel den höheren Ascomyceten nähern. Gerade dieser letztere Punkt ist wichtig. Denn während sich das befruchtete *Endomyces*-Oogon direkt durch Abrundung zum Ascus ausbildet, schiebt sich hier zwischen fertile Zelle und Ascus eine Formation, die wir wenigstens als einen Anlauf zum Ascomyceten-Haken ansprechen können. Aber noch vermissen wir dessen typische Merkmale, die 2 malige konjugierte Teilung des Kernpaares und die Gruppierung der beiden Paarlinge in der Hakenstiel-Bogen- und Spitzenzelle. Hier scheinen sich vielmehr die beiden Kerne ungeteilt zu vereinigen und der Anlauf zum Haken in Form des Auswuchses bleibt ein Rudiment. Gerade diese direkte Entwicklung der fertilen Zelle zur ascogenen Hyphe ohne Dazwischenschaltung eines komplizierten Systems von verzweigten Fäden, ferner die direkte Vereinigung der ungeteilten Fusionskerne charakterisiert die primitive Entwicklungssufe von *Cryptomyces*. Denn bei solchen Ascomyceten, die sekundär durch Reduktion wieder vereinfacht werden, finden wir

trotzdem in den meisten Fällen noch den typischen Ascomycetenhaken.

Wie beiläufig bemerkt sei, ist Letzterer bei allen Ascomyceten so verbreitet, daß er direkt als deren Kenzeichen, als ruhender Pol betrachtet wurde. Es scheint also *Cryptomyces* in dieser Beziehung auf den ersten Blick eine ziemlich isolierte Stellung einzunehmen. In Wirklichkeit finden wir aber noch bei anderen Formen derartige Abweichungen. Diese gehören sowohl den niederen Ascomyceten an, wie auch den höheren, die unzweifelhaft eine sekundäre Reduktion erfahren haben. Und zwar findet sich die Rückbildung ebensogut bei dem Spiralfaden — wie dem Parallelfadentypus. — Als Beispiel für die primär einfache Gestaltung des ascogenen Systems greifen wir *Monascus* heraus; hier wächst die befruchtete Eizelle nicht mehr weiter aus, sondern bildet durch Einstülpung in ihrem Innern direkt einen 8kernigen Ascus aus. Für die sekundäre Reduktion der ascogenen Hyphen liefert *Thelebolus* (Ramlow) als Vertreter des Spiralfadentypus und *Sphaerotheca* (Harper), dem Parallelfadentypus angehörig, besonders schöne Belege. Während *Thelebolus* uns etwas ferner liegt und nur als Konvergenzerscheinung heranzuziehen ist, interessiert uns *Sphaerotheca* weit mehr. Bei diesem Pilz sind bekanntlich die fertilen Elemente auf 2 Zellen, das Antheridium und das Archicarp reduziert, die nebeneinander gelagert sind und den Kernübertritt durch eine Fusionspapille bewerkstelligen. Es sollen sich die beiden Kerne im Oogon direkt vereinigen; der Fusionskern erfährt hierauf eine 2malige Teilung und es gruppieren und teilen sich dessen Abkömmlinge im Innern des Oogons in der Anordnung, wie sie für den Ascomycetenhaken typisch ist. Es liegt nicht fern, Archicarp und Antheridium dieser Form von einem fertilen Faden hergeleitet zu denken, der die Zahl seiner Glieder bis auf ein einziges reduziert hat und *Sphaerotheca* als ein ziemlich vorgeschrittenes Glied des »Parallelfadentypus« aufzufassen. Liefert *Sphaerotheca* ein Beispiel für einen Pilz, dessen Sexualität noch deutlich ist, während er sonst sich zu reduzieren beginnt, so zeichnen sich höhere Ascomyceten durch ihren Geschlechtsverlust aus. Das konnte für den Spiralfadentypus (Killian 1917) nachgewiesen werden und Analoges werden

wir von vorneherein auch bei dem Parallelfadentypus erwarten. Nun aber ist zu bedenken, daß wenn bei diesem auch noch der Kernübertritt aufgegeben wird, nicht mehr viel übrig bleibt, um ihn zu charakterisieren. Es sei nur an die Schwierigkeiten erinnert, welche sich der Identifizierung schon bei *Cryptomyces* in den Weg stellten. Hierher dürften denn meines Erachtens noch manche Formen zu rechnen sein, über deren Sexualität, lediglich infolge technischer Schwierigkeiten, bisher der Stab gebrochen wurde. Gerade bei solchen, die ihre fertilen Fäden im Innern ausgedehnter Apothecien oder massiver Fruchtkörper anlegen, finden wir recht unbestimmte und zweifelhafte Angaben. Bei den einen soll der Kernübertritt aus vegetativen Zellen erfolgen, bei den anderen wird ein solcher überhaupt vermißt, und es wird angenommen, daß die Asci aus Zellen entspringen, die sich von vegetativen in nichts unterscheiden.

Ein Beispiel möge erläutern, daß da noch Manches unklar und ergänzungsbedürftig ist. Es wird uns dieses geliefert von den sexuellen Verhältnissen der *Helvellineen*. Beginnen wir unter ihnen mit der Gattung *Leotia*, die in dieser Beziehung am wenigsten reduziert erscheint. Hier bildet das ascogene Hyphensystem in dem umfangreichen Fruchtkörper ein verzweigtes Netz. Verfolgen wir nun dasselbe bis zu seiner Ursprungsstelle, so stoßen wir schließlich auf eine Zelle, die unzweifelhaft geschlechtlicher Natur ist und einer der Abbildungen zufolge als Fusionszelle gedeutet werden kann. Über ihre Herkunft erfahren wir leider nichts.

Auch noch in anderer Beziehung liefert die Gattung *Leotia* Vergleichsmomente. Bei *Leotia chlorocephala* finden wir nämlich eine Modifikation des Hakentypus insofern, als wir es hier mit einer Reihe 2 kerniger Zellen zu tun haben mit nur undeutlicher Hakenkrümmung ganz ähnlich wie bei *Cryptomyces*.

Weiterhin wenden wir uns zu der Gattung *Helvella*; unter ihnen ist am besten bekannt *Helvella elastica*, die Mc. Cubbin (1910) untersuchte. Es bildet dieser Autor fertile Zellen ab, die in ihrer Konfiguration mit den entsprechenden bei *Cryptomyces* eine verblüffende Ähnlichkeit zeigen. In einer der Figuren glaubt man eine paarweise Fusion der Ascogon-Zellen zu erkennen, die sich hernach bei der Bildung der ascogenen

Hyphen gänzlich leeren; letztere entspringen den Ascogonzellen direkt, sind aber unverzweigt. Hier bei *Helvella elastica* sind leider die cytologischen Verhältnisse ebensowenig durchgearbeitet wie bei der Art *Helvella crispa*, die in der Reduktion noch einen Schritt weitergegangen zu sein scheint, indem ihre fertilen Zellen sich nur durch die Größe und den Inhalt, aber nicht mehr durch die Gestalt der Zellkerne von den vegetativen unterscheiden. Auf ähnlicher Reduktionsstufe steht *Mitrula* (Dittrich 1902); doch sind die Ergebnisse zu wenig ausgeglichen, als daß wir mehr wie Andeutungen zu finden vermöchten. Schließlich verdient noch der Erwähnung die Gattung *Geoglossum*. Auch hier finden sich Verschmelzungen zwischen den Endzellen zweier Äste, unzweifelhaft sexueller Natur, die aber nicht zur Bildung eines Ascus führen, sondern rein vegetative Gebilde, Cystiden und Haare entstehen lassen. Es dürfte diese reduzierteste Form der Sexualität bei den Helvellineen eventuell als Funktionswechsel zu deuten sein.

Dieser hypothetische »Parallelfadentypus« ist also zunächst einmal deshalb von Interesse, weil er sich bei vielen Ascomyceten wiedererkennen läßt. Aber auch über die Ascomyceten hinaus findet er seine Analogien bei solchen Pilzstämmen, die sich sonst morphologisch weit von ihnen entfernen. Von jeher wurden den Phycomyceten gewisse Beziehungen zu den Ascomyceten zugeschrieben. Es ist daher von besonderem Interesse, daß wir auch da Vertreter finden, welche die geschlechtlichen Verhältnisse von *Cryptomyces* in den Grundzügen widerspiegeln. Es wäre hierher zu rechnen *Endogone* (Buchholz, Guilliermond 1912). Die Befruchtung dieses Pilzes wird eingeleitet, dadurch, daß sich 2 besonders differenzierte Fäden parallel lagern. Der Kernübertritt findet statt zwischen den beiden Endzellen, die sich durch ihren großen Einzelkern auszeichnen. Auch hier wird die eigentliche Kernverschmelzung bis zur Fruchtbildung hinausgeschoben; vordem wandern sie in einen Fortsatz am oberen Zellende aus — man denkt unwillkürlich an die Hakenbildung bei *Cryptomyces* — und dieser nun bildet sich zur Sporenkapsel um, während die primäre Eizelle ihre Bedeutung einbüßt.

Weitere Anhaltspunkte zu einem Vergleich liefern dann die Uredineen, wenn auch die Brücke zwischen ihnen und den Ascomyceten viel schwankender ist. Denken wir uns zunächst ganz allgemein das Stroma höherer Pilze entstanden aus dem Zusammentreten einer Anzahl von Fruchtkörpern vom einfachen Charakter des Peritheciums. Nach Vuillemin's Ansicht würde eben dieses Zusammentreten eine größere Variationsbreite bedingen und dadurch zu abweichenderen Verhältnissen wie bei den Uredineen hinführen. Soll das stimmen, so müssen aber auch die Geschlechtsverhältnisse der Uredineen irgendwelche Beziehungen zu denen der Ascomyceten aufweisen.

An diesen Punkt nun knüpfen die Dangeard'schen Gedankengänge an. Dieser Autor ist der Ansicht, daß Analogien sehr wohl bestehen, nur sind sie im Laufe der Phylogenie zur Unkenntlichkeit verwischt. Er faßt die zweikernigen Zellketten, wie wir sie bei den Äcidien der Uredineen treffen, auf als entstanden aus der Nebeneinanderlagerung und Verschmelzung je zweier einkerniger fertiler Fäden. Bei den Uredineen allerdings würde der eigentliche Vorgang der Parallellagerung und Verschmelzung in der Ontogenie überhaupt nicht mehr angedeutet; vielmehr existiert hier von vorneherein eine Kette zweikerniger Zellen und es verschmelzen dann auch wie bei den Ascomyceten nachträglich die beiden Kerne. Was nun letztere betrifft, so finden wir da nicht mehr eine Kette von Zellen, sondern nur Einzelzellen, die wie z. B. bei *Dipodascus* sich parallel lagern und unter Kernübertritt verschmelzen. Genau dasselbe Schema parallel gelagerter einkerniger Gameten findet Dangeard auch bei den Phycomyceten wieder und von da ist nur ein kleiner Schritt zu den getrennt gelagerten Zoosporenbehältern niedriger algenartiger Vorläufer, deren Schwärmer sich außerhalb des Behälters paarweise vereinigen.

Wir sehen, wie man auf verschiedenen Wegen zu ein und derselben Auffassung bezüglich der Phylogenie der Ascomyceten gelangen kann.

Extreme Skeptiker werden mir entgegen halten, daß die Verallgemeinerung der Resultate, die zu der Aufstellung des Parallelfadentypus führte, verfrüht sei. Demgegenüber sei ausdrücklich betont, daß es sich lediglich um Arbeitshypothesen

handelt, die auf dem jeweiligen Stande des Wissens fußend, mit den Tatsachen stehen und fallen. Daß die Phylogenie der Ascomyceten noch recht viele dunkle Punkte aufweist, wurde mehr wie einmal angedeutet. Speziell *Cryptomyces* läßt sich kaum in eine der bisher bekannten Reihen einordnen. Es bedürfte dieser Fall dringend der Bestätigung und Erweiterung durch analoge Beispiele im Pilzreich. Zu diesem Zweck müßten einmal verwandte Formen wie *Rhytisma* und auch andere «ungeschlechtliche» wie *Claviceps* entwicklungsgeschichtlich durchgearbeitet werden. Beide Themata sind von mir bereits in Angriff genommen worden¹.

Es lag im ursprünglichen Plan der Arbeit, dem entwicklungsgeschichtlichen Teil noch einen physiologischen anzugliedern, der verschiedene Behauptungen des biologischen Abschnittes einer experimentellen Kritik unterziehen sollte. Leider sind infolge ungünstiger Bedingungen die Arbeiten über Vorversuche noch nicht hinausgekommen. Deren Abschluß möge bei späterer Gelegenheit erfolgen.

Proskau (O.-S.), Botanische Versuchsstation. Im August 1917.

Übersicht über die wichtigste Literatur.

- Barker, B. T. P., 1903, The morphology and development of the ascocarp in *Monascus*. *Ann. of Bot.* 17, 167—234.
- Blackman and Fraser, 1906, On the sexuality and the development of the ascocarp of *Humaria granulata* Quart. *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* 77, 354—368.
- Brefeld, O., 1891, Unters. aus d. Gesamtgebiet d. Mykologie. H. 10.
- Brooks, F. T., 1911, The Development of *Gnomonia erythrostoma*. *Ann. of Bot.* 25, 585—605.
- Brooks, 1911, The Development of the Ascocarp in *Leotia*. *Bot. Gaz.* 50, S. 443.
- Büsgen, 1893, Über die Eigenschaften der Keimlinge parasitärer Pilze *Botan. Ztg.* 51, S. 53.
- Buchholtz, 1912, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Endogone*. *Beih. z. botan. Centralbl.* II. 29, 147—225.
- Caruthers, 1911, Cytology of *Helvella crispa*. *Ann. of Bot.* 25, 243.
- Dangeard, P. A., Recherches sur la sexualité des Ascomycètes. In den Jahrgängen 1888—1907 von „Le botaniste“. Poitiers.

¹) Inzwischen ist mir bei beiden Pilzen auch schon der Nachweis von Sexualzellen, bei *Claviceps* bereits von geschlechtlichen Vorgängen geglückt.

- Dittrich, 1902, Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 8, 12.
- Durand, E. J., 1908, The Geoglossaceae of Northern Amerika. Ann. Mycol. 6, 386—477.
- Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.
- Ewert, R., 1917, Ermittlung der in den Teerdämpfen enthaltenen pflanzen-schädl. Bestandteile usw. Thiels Landwirtsch. Jahrb. 50, 695.
- Faber, v. F. C., 1910, Zur Infektion und Keimung der Uredosporen von Hemileia vastatrix. Ber. d. Dtsch. bot. Ges. 28, 138—147.
- Fisch, C., 1882, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Ascomyceten. Bot. Ztg. 40, 851, 857, 899.
- Frank, B., 1887, Krankheit der Süßkirsche im Altenlande (Gnomonia erythrostoma). Landw. Jahrb. 16.
- , 1883, Über einige neuere und weniger bekannte Pflanzenkrankheiten. Landw. Jahrb. 12, 524.
- Fraser, H. C. J., 1908, Contribution to the Cytology of Humaria rutilans. Ann. of Bot. 22, 35—55.
- Fraser and Brooks, 1909, Further studies on the Cytology of the ascus. Ann. of Bot. 23, 537—549.
- Fraser and Welsford, 1908, Further contribution to the Cytology of the Ascomycetes. Ann. of Bot. 22, 465—477.
- Guillermont, 1913, Les progrès de la Cytologie des Champignons. Progressus rei botan. IV, 389—542.
- Glück, 1899, Vergleichende Morphologie der Flechtenspermogonien. Verh. d. naturw. Vereins zu Heidelberg.
- Harper, R. A., 1896, Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot. 29, 655.
- Istvanffi, 1913, Etudes sur le mildou de la vigne. Ann. de l'institut Central ampélo gique royal hongrois, IV.
- , 1912, Infektionsversuche mit Peronospora. Centralbl. f. Bact. II 32, 551.
- Juel, H. O., 1902, Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipoda cus. Flora. 91, 47.
- Killian, 1917, Über die Sexualität der Venturia inaequalis. Zeitschr. f. Bot. 9, 534.
- Klebahn, H., 1902, 1906, 1907, 1908, Untersuchungen über einige Fungi imperfecti und die zugehörigen Ascomycetenformen. Sorauers Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 12, 16, 17, 18.
- , 1914, Kulturversuche mit Rostpilzen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 24, 1—32.
- Kniep, 1916, 1917, Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten IV und V. Zeitschr. f. Bot. 8, S. 354; 9, 81.
- Küster, 1915, Pathologische Pflanzenanatomie. II. Aufl.
- Lang, W., 1917, Beeinflussung der Wirtspflanze durch Tilletia tritici. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 27, 80.
- Daselbst auch weitere Literatur über die Beeinflussung des Wirts durch Brandpilze.

- Lotsy, 1907, Vorlesungen über botanische Stammgeschichte. I. Algen und Pilze.
- Ludwig, F., 1886, Über Alkoholgärung und Schleimfluß lebender Bäume und deren Urheber. Ber. d. D. bot. Ges. 4, 17.
- Mac Cubbin, 1910, Develop. of the Helvellina. Bot. Gaz. 49, S 195.
- Maire, R., 1905, Recherches cytologique sur quelques Ascomycetes. Ann. Myc. 3 13—154.
- Massee, 1897, Monography of Geoglossaceae. Ann. of Bot. 11.
- Meyer, 1888, Untersuchungen über die Entwicklung parasitärer Pilze bei saprophyt. Ernährung. Landw. Jahrb 17 915.
- Muth, 1916, Welche Teile des Rebenblattes sind der Peronosporainfection am meisten ausgesetzt usw. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 26, 454.
- Molz, 1917, Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Zeitschf. f. Pflanzenzücht. V, 120.
- Müller-Thurgau, 1896, Über die Tätigkeit pilzkranker Blätter. Pomolog. Monatshefte. 146.
- Nienburg, 1914, Zur Entwicklungsgeschichte von Polystigma rubrum. Zeitschr. f. Bot. 6, 369.
- Nordhausen, M., 1899, Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. 33, 1.
- Petri, 1907, Beobachtungen über die Blattgallen d. Azalea indica durch Exobasidium Azalea. Ann. myc. 5, 341.
- Ruhland, 1900, Untersuchungen über die Morphologie der stromabildenden Sphaeriales Hedwigia. 39, 4.
- Stoppel, R., 1907, Eremascus fertilis. Flora. 97, 334.
- Tischler, 1912, Beeinflussung der Euphorbia cyparissias durch Uromyces Pisi. Flora. N. F. IV. 1.
- Vuillermine, P., 1908, Les bases actuelles de la systématique en Mycologie. Progressus rei botanicae.
- Wakker, 1892, Über den Einfluß parasitärer Pilze auf die Nährpflanze. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 24, 500.

