

Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten. I.

Von

Max Hirmer.

Mit Tafel V und 10 Abbildungen im Text.

Bei den bisher hinsichtlich ihrer zytologischen Verhältnisse studierten Hymenomyzeten handelt es sich im allgemeinen um Formen, deren erste Entwicklungsstadien durch den Besitz einkerniger Hyphenzellen gekennzeichnet sind und die x -Generation darstellen, der dann im Verlauf der Entwicklung das Paarkernstadium, die $2x$ -Generation folgt¹. Diesen Formen, denen offenbar die Mehrzahl der Autobasidiomyzeten angehört, stehen gegenüber einige Pilze, die in den ersten Stadien ihrer Entwicklung durch den Besitz vielkerniger Hyphenzellen ausgezeichnet sind. Es soll Aufgabe der hier vorliegenden und weiterer später zu veröffentlichender Untersuchungen sein, zu zeigen, wann und wie die auch bei diesen letztgenannten Formen im weiteren Verlauf der Entwicklung auftretende Paarkernigkeit erreicht wird und welcher Phase des Generationswechsels die Stadien mit vielkernigen Zellen entsprechen.

Zur Untersuchung gelangten zunächst Angehörige der Gruppe der Agaricineen: *Psalliota perrara* Schulz und *Psalliota campestris* L. Beide Pilze sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen nahezu der gesamte Fruchtkörper, Stiel und Hut, aus vielkernigen Hyphenzellen aufgebaut ist und die Paarkernigkeit erst in den Lamellen des Hutes sich findet, ganz im Gegensatz zu der überwiegenden Mehrzahl der Autobasidiomyzeten, bei welchen die Paarkernigkeit mehr oder minder früh auftritt, jedenfalls so frühe, daß sie bei Anlage der Fruchtkörper bereits erreicht ist,

¹) Vgl. insbesondere Kniep, H., Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyzeten I—V. Zeitschr. f. Bot. 1913. 5. 1915—1917. 7—9.

gleichgültig, ob es sich dabei um Formen handelt, deren erste Entwicklungsstadien durch Einkernmyzel ausgezeichnet sind, wie bei der Mehrzahl der Autobasidiomyzeten, oder durch Vielkernmyzel, wie bei *Clitocybe expallens* Pers. über deren Entwicklungsgeschichte in einer späteren Veröffentlichung noch zu berichten sein wird.

Was die Gewinnung des Untersuchungsmaterials betrifft, so ist es sowohl infolge des unregelmäßigen Verlaufes der Hyphen, als auch der Länge der einzelnen Zellen wegen nicht möglich, auf Mikrotomschnitten eine Hyphe auf längere Strecken hin, wie sich das als für die vorliegenden Untersuchungen unbedingt nötig erweist, zu verfolgen; deshalb dienten von Objektträgerkulturen hergestellte Präparate zur Untersuchung.

Da sich aus den eingangs bereits erwähnten Tatsachen ergibt, daß der Übergang vom Vielkern- zum Paarkernstadium im Hute des Fruchtkörpers erfolgt, so war zu erwarten, daß dem Hut entnommene Hyphenpartien zur Weiterentwicklung gebracht, Hyphen gleichen Entwicklungsgrades, wie sie sich zwischen Hut und Lamellengewebe finden, liefern und die Lösung der oben gestellten Frage nach dem Zustandekommen der Paarkernigkeit ermöglichen.

Die Methodik war folgende: Kleine Gewebestückchen, durch sterilen Ausstich aus dem Hut des Fruchtkörpers gewonnen, wurden in Reagenzröhrchen mit Nähragar¹ übertragen. Das hier zur Entwicklung gelangte Myzel konnte dann auf die mit einer dünnen Schicht von Nähragar versehenen Objektträger übergeimpft werden, wo es, zur Weiterentwicklung gelangt, die Herstellung von Präparaten mit auf größere Strecken hin verfolgbareren Hyphen ermöglichte. Die Herstellung der Objektträger mit Nähragarschicht geschieht in der Weise, daß vollkommen reine und sterile Objektträger in flüssigen, möglichst heißen Nähragar getaucht werden; die den beiden Objektträgerseiten anhaftende äußerst dünne Agarschicht dient einestheils zur Anheftung des Objektträgers auf dem Boden der Petrischalen, in welchen die Kulturen gezogen werden, andererseits als das gewünschte Nährsubstrat, auf das das Überimpfen des

¹) 1,5% Agaragar, 3% Malzextrakt, Rest aqua destillata.

Myzels zu erfolgen hat. Die Fixierung der Kulturen erfolgte mittels Flemmings schwächerer Lösung etwa 2 bis 10 Minuten lang. Die Färbung der Präparate wurde mit Heidenhains Eisenhämatoxylin ausgeführt.

Psalliota perrara (Schulz).

Myzel, das auf die oben angegebene Weise aus dem Fruchtkörper gewonnen und zu weiterem Wachstum gebracht war, zeigte Hyphen mit verschieden hohen Kernzahlen. Dabei wurden in Präparaten jüngerer Kulturen für die einzelnen Zellen als höchste Zahlen bis gegen 20 gefunden, während in denen älterer Kulturen die Kernzahl in den einzelnen Zellen mehr und mehr niedrigere Werte erreicht.

Was die nun nächstliegende Frage betrifft, ob die Kernzahl in den einzelnen Zellen einer Hyphe immer die gleiche ist, so zeigt sich, daß die Kernzahl innerhalb benachbarter Zellen für mehr minder lange Strecken in der Regel ein und dieselbe ist, daß sie indes spitzenwärts immer mehr und mehr abnimmt. Beispiele mögen die Sache klar machen. Es liegen Hyphen vor, in denen die Kernzahl in den einzelnen Zellen spitzenwärts folgende ist, wobei, um die Verhältnisse möglichst übersichtlich zu gestalten, jeweils nur die Zellen relativer Haupthyphen, nicht auch die der aus ihnen entspringenden Seitenäste berücksichtigt werden sollen:

- · · 12, 12, 12, 11, 11.
- · · 11, 11, 10, 10, 10, 10.
- · · 10, 9, 9, 9.
- · · 8, 8, 7, 7, 7, 7, 6, 6.
- · · 6, 6, 5, 5, 5, 5, 5.
- · · 6, 6, 5, 5, 4, 4, 4, 3.
- · · 4, 4, 3, 3, 3, 3.

Die Frage ist, wie einerseits die mehr minder lange Konstanz der Kernzahl, andererseits die allmählich spitzenwärts zu erfolgende Verringerung der Kernzahl erreicht wird. Die Konstanz der Kernzahl ist dadurch gesichert, daß in der Regel sämtliche Kerne einer Zelle sich gleichzeitig und in möglichster Nähe beieinanderliegend teilen, andernteils wird die sich zeigende allmähliche Verringerung der Kernzahl erreicht,

indem von den im allgemeinen gemeinsam sich teilenden Kernen einer oder mehrere sich von der Teilung ausschließen und so die nächst jüngere Zelle eben um soviel Kerne weniger erhält als die vorausgehende, als hier Kerne sich nicht mehr an der Teilung beteiligt haben. Zum Beweise mögen die Tafelfig. 1 bis 4 und 6—9 und die hierzu gehörigen Detailzeichnungen¹ in den Fig. 10—13 dienen, in denen mit Ausnahme der Fig. 9 mehr minder fortgeschrittene Telophasen derartiger synchroner Teilungen wiedergegeben sind.

Was zunächst die einfacheren Fälle betrifft, so geben die Fig. 8a und 6 Teilungen in Endzellen der Hyphe bzw. deren Seitenäste wieder. Fig. 8a die Teilung von vier Kernen, Fig. 6 eine solche von drei Kernen. Die Kernzahl in den von der sich teilenden Zelle basalwärts gelegenen Zellen ist jeweils beziehentlich die gleiche.

Weitere Teilungen zeigen die Fig. 1, 4 und 7, nur daß es sich hier nicht um Endzellen handelt, sondern um Zellen, in denen, nachdem sie bereits in der Hauptrichtung zur Bildung nächst jüngerer Zellen geschritten waren, nunmehr anlässlich der Bildung von Seitenästen nochmals Kernteilung stattfindet. Dabei zeigt Fig. 4 die Teilung von drei Kernen, die Fig. 1 und 7 je eine solche von vier Kernen, wobei in letzterer Figur eine sehr späte Telophase vorliegt. Der Ort der Kernteilung scheint, wenigstens in einem Teil der Fälle, nicht durch die Stelle, an welcher die Aussprossung des Seitenastes erfolgt, bestimmt zu sein, vgl. Fig. 1 und 4, wenn auch andere Fälle, z. B. Fig. 7 und Fig. 5 (vgl. hierüber den Text weiter unten), für eine derartige Annahme sprechen. In all diesen Fällen ist die Kernzahl in den nächsten Zellen sowohl über als unter der gerade in Teilung begriffenen beziehentlich die gleiche. Auf die abweichenden Zahlen in den weiter entfernt liegenden Zellen einzelner Hyphen wird weiter unten zurückzukommen sein.

Unmittelbar vor der Teilung befindet sich die 15kernige Endzelle in Fig. 9a. Das ist zunächst aus der ungewöhnlichen Länge dieser Zelle, die nahezu doppelt so groß ist wie die der nächst unteren Zellen, sodann an der großen Annäherung sämt-

¹ In allen diesen Teilungen ist sehr deutlich zu erkennen, daß für jeden Kern die Chromosomenzahl gleich 2 ist.

licher Kerne aneinander und ihrer Lage annähernd in der Mitte der Zelle zu erkennen. Analoge Stadien von unmittelbar vor der Teilung stehenden Kernen wurden bei vielen Endzellen mit verschiedenen anderen hohen Kernzahlen gefunden, so daß dadurch, wenn schon die Teilungen von sehr vielkernigen Zellen selbst nicht zur Beobachtung gelangten, dennoch die Analogie der Art und Weise der Zellteilung dieser sehr vielkernigen Zellen mit der der minder vielkernigen feststeht.

Um schließlich auf die Fälle überzugehen, in denen nicht mehr sämtliche Kerne einer Zelle sich mitteilen, so dienen hierfür die in Fig. 2a und 3 abgebildeten Hyphen als Beispiele. Die in Fig. 3 sich teilende Zelle ist die erste und einzige eines Seitenastes, dessen Mutterzelle 6kernig ist, wobei die Sechszahl der Kerne auch in den nächsten nach oben und unten auf die Mutterzelle folgenden Zellen (in der Abbildung ist nur noch die nächst obere abgebildet) festgestellt wurde. Zur Teilung sind in der Seitenastzelle nur noch 5 Kerne gelangt, während der eine sechste nahe dem basalen Ende der Zelle in Ruhe verharret.

Analoges zeigt die Fig. 2a, nur daß es sich hier nicht um eine sich teilende Endzelle, sondern um die Bildung eines Seitenastes handelt. Verfolgt man, von der sich teilenden Zelle ausgehend, die Hyphe nach rückwärts, wobei zunächst nur die Zellen der Haupthyphie ins Auge gefaßt werden mögen, so findet sich durchwegs für sämtliche Zellen die Fünfzahl der Kerne. Gleichfalls 5 Kerne finden sich nun auch in der durch Kernteilung und Seitenastbildung ausgezeichneten Zelle, von denen einer von den übrigen weiter abgerückt in Ruhe verharret, während die 4 anderen eine ziemlich weit fortgeschrittene Telo- phase mit bereits beginnender Auflösung der Kernspindel zeigen. Die hier ersichtliche Scheidung der dieser Zelle angehörenden Kerne in 4 teilungsfähige und in einen im Zustand der Ruhe verharrenden war übrigens offenbar bereits vollzogen bei Bildung der nächst jüngeren über der hier besprochenen Seitenastmutterzelle stehenden, die Richtung der Hyphe fortsetzenden Zelle. Auch hier beträgt die Kernzahl nur noch 4.

Ganz analoge Verhältnisse zeigt die in Fig. 7 abgebildete Hyphe. Hier sind die 3 unteren Zellen je 4kernig, während die auf die dritte Zelle von unten folgenden Zellen der Haupt-

hyphe sowohl als des Seitenastes je nur noch 3 Kerne aufweisen. Dabei sind in der letzten noch 4kernigen Zelle sehr deutlich die 3 Kerne, die sich noch weiterhin gemeinsam geteilt haben, von dem vierten nicht mehr teilungsfähigen durch einen größeren Zwischenraum getrennt.

Im übrigen sind Fälle, wie die an Hand der Fig. 2a und 7 beschriebenen, wo die Kernverminderung von Haupt- und Seitenast von ein und derselben Zelle ausgeht, offenbar die weniger häufigen; sehr oft finden sich Fälle, in denen im Hauptast einige Zellen lang noch die gleiche Kernzahl behalten wird, während sie im Nebenast bereits verringert ist. Dafür sprechen folgende Beispiele:

12	6
.	.
12	6
.	.
12	oder 7
.	.
11 · 12 · 11 · 11	7 · 7 · 6
.	.
12	7

wobei der letztere Fall zeigt, daß, wenn, wie das ja zumeist zutrifft, zwei Seitenäste von einer Hyphenzelle abgehen, die Zelle des einen und erstgebildeten noch die bisherige die des anderen zuletzt gebildeten bereits die reduzierte Kernzahl besitzen kann. Im übrigen geht die Reduktion in ganz derselben Weise vor sich, wie sie für die Fälle der Fig. 2a und 3 oben beschrieben wurde, nur daß hier bei Bildung der die Hauptrichtung fortführenden Zelle eben zunächst noch die Gesamtzahl der Kerne der in Frage stehenden Zelle sich teilt, während bei Bildung der Seitenäste nicht mehr alle Kerne sich teilen, im zuletzt aufgeführten Beispiel erst bei Entstehung des jüngeren der beiden Seitenäste, im ersteren Beispiel bereits bei Bildung der beiden Seitenäste.

Um die hier einschlägigen Fälle, die noch in den Figuren der Tafel wiedergegeben werden konnten, noch kurz zu besprechen, so liefert die vorhin bereits aufgeführte Hyphe der Fig. 2 zunächst ein Beispiel. Verfolgt man die Zellen der Haupthyphe, so findet sich hier von der oben besprochenen eben in

Teilung begriffenen Zelle basalwärts stets die Fünffzahl der Kerne in den einzelnen Hyphenzellen (Fig. 2a und 2b). Ein gleiches gilt auch für viele der von den einzelnen Zellen der Haupthyphe abgehenden Seitenzweige, wenigstens, was die beiden von der vierten, sowie die von der fünften und neunten Zelle abgehenden Seitenäste betrifft. Anders bei den Seitenästen, die von der sechsten und siebenten Zelle abgehen. Hier ist es beidesmal bei ihrer Bildung offensichtlich zu einer ähnlichen Kernverminderung gekommen, wie das an der Hand der Teilung, die in der dritten Zelle gerade sichtbar ist und im obigen beschrieben wurde, festgestellt wurde.

Ähnliches zeigt die Fig. 8 zweimal. Hier geht in dem mit Fig. 8a bezeichneten Hyphenstück von der fünften Zelle von oben, die selbst, wie die spitzwärts folgenden, 4kernig ist, ein Seitenast mit nur noch 3 Kernen ab. Und Analoges gilt von dem Seitenastsystem, das links aus der sechsten Zelle der Haupthyphe entspringt. Hier sind zunächst sämtliche Zellen 5kernig, wie die Mutterzelle selbst, aus der der Ast abzweigt; an dem Seitenast rechts, der von der zweitunteren Zelle des Astes abgeht, ist dagegen bereits die Verminderung der Kerne auf die Vierzahl durchgeführt, ohne daß sie auch von der auf die Mutterzelle folgenden aufgenommen worden wäre.

Der umgekehrte Fall, daß zwar der Hauptast die Kernverminderung erfährt, die von der Zelle, von welcher die Verminderung ausging, entspringenden Seitenäste dagegen mit Zellen mit unverminderter Kernzahl beginnen, ist offenbar der erheblich seltenere; eine Tatsache, die schon insofern leicht verständlich ist, als in der Regel eine Zelle immer erst nach Bildung der nächst jüngeren und ihre Richtung fortsetzenden Zelle zur Anlage von Seitenästen schreitet. Es muß somit, sofern wir in diesen Fällen nicht ein ausnahmsweise früheres Entstehen der Seitenäste als der nächst jüngeren Zelle der Haupthyphe annehmen wollen, zu einer vorübergehenden Inaktivierung eines Kernes kommen, so daß die Haupthyphe zwar mit einer Zelle mit verminderter Kernzahl fortgesetzt wird, daß dann aber bei Bildung des Seitenastes die Hemmung wieder rückgängig gemacht wird und wieder sämtliche Kerne sich teilen. Diesen recht seltenen Fall gibt die Hyphe der Fig. 8a

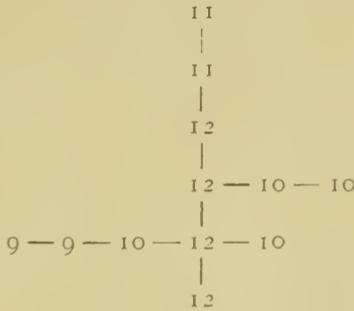
und 8b zweimal wieder. In Fig. 8a setzt sich die letzte und 5kernige Zelle nach oben in eine 4kernige Zelle fort, während der aus ihr entspringende Seitenast, von dem bereits oben die Rede war, noch die Fünzfzahl der Kerne der Mutterzelle aufweist, und Analoges zeigt die Fortsetzung der in Fig. 8a dargestellten Hyphe in Fig. 8b. Es ist die unterste Zelle, von der übrigens nur noch die kernhaltige Hälfte auf der Tafel Platz gefunden hat, und der eine der beiden von ihr abgehenden Seitenäste 6kernig. Gleichfalls 6kernig ist die nächst jüngere Zelle, während ein gleiches nur noch für den aus ihr entspringenden Seitenast gilt, indem in der ihr nach oben folgenden Zelle bereits die Reduktion auf die Fünzfzahl durchgeführt ist.

Sehen wir von Fällen, wie den eben geschilderten ab, die, wie sich ohne weiteres aus ihrer großen Seltenheit ergibt, sicher nur eine Ausnahme von der Regel darstellen, so sind es zweifellos die Seitenäste, in denen die Kernverminderung besonders schnell vor sich geht. Einmal schon dadurch, daß, wie das bereits oben angegeben wurde, die Verringerung sehr oft von einem Seitenast aus ihren Ursprung nimmt, während die Zellen der entsprechenden Haupthyphe noch keine verminderte Kernzahl auf längere oder kürzere Strecken aufweisen. Sodann erfolgt auch die Kernverringierung in den Seitenästen relativ viel rascher als in den Hyphen, von denen aus sie ihren Ursprung nehmen, insofern, als die Kernzahl hier in geringeren Abständen und somit schneller abnimmt. Das zeigt z. B. folgende Hyphe:

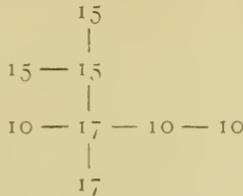
4
.
5
.
5
.
5
.
3 · 3 · 4 · 5
.
5
.
5

Hier ist bereits in der zweiten Zelle des Seitenastes die Dreikernigkeit erreicht, während in der Haupthyphe selbst erst 4 Zellen nach Abgang des Seitenastes die Vierkernigkeit auftritt.

Ferner findet sich gerade beim Übergang von der Haupthyphe in den Seitenast sehr oft, daß die Kernzahl um mehr als eine vermindert wird; so z. B. bei folgendem Fall:



oder in einem Fall mit einem sehr beträchtlichen Sprung, vgl. Fig. 9a und b, wo indes Raummangels halber die unterste 17kernige Zelle nicht gezeichnet ist.



Derartige größere Verminderungen der Kerne sind indes nicht auf die Übergänge von Haupt- zur Seitenhyphe beschränkt, wenschon sie sich hier besonders häufig finden, sondern konnten auch festgestellt werden zwischen 2 Zellen derselben Hyphe, besonders da, wo es sich um Zellen mit noch sehr vielen Kernen handelt. Das zeigt zunächst schon der oben als zweites Beispiel aufgeführte Fall mit dem Sprung von 17 auf 15 und ferner liegen noch folgende Fälle vor:

- • • 17, 17, 14 • • •
- • • 19, 16, 16 • • •
- • • 13, 13, 10, 10, 9, 9 • • •

Nachdem so gezeigt wurde, auf welche Weise die allmählich erfolgende Kernverminderung in den Hypphen vor sich geht

ist noch kurz auf diejenigen Fälle einzugehen, in denen offenbar Ausnahmen von der Regel vorliegen. Es wurden hier zwei verschiedene Fälle beobachtet, beide allerdings nur als sehr seltene Ausnahmen von der oben aufgestellten Regel der allmählichen Kernverminderung.

Der erste Fall ist der, daß vermutlich bei dem Abwandern der jungen Kerne nach der Teilung in die jüngere und ältere Zelle gelegentlich Unregelmäßigkeiten vorkommen, insofern, als nicht jeweils genau die Hälfte der Kerne nach oben und unten, sondern zwei mehr nach oben als nach unten gelangen; so liegt z. B. eine Hyphe vor mit folgenden Kernzahlen in den einzelnen Zellen:

. . . 4, 4, 4, 3, 5, 4, 4

Hier ist wohl zweifellos der 5. Kern der drittletzten Zelle von oben bei der Wandbildung versehentlich in die obere statt in die untere Zelle mit einbezogen worden. An der weiteren Teilung hat er sich infolge seiner Unzugehörigkeit zu den übrigen 4 Kernen nicht beteiligt, wie das aus der normalen Fortsetzung der Vierzahl der Kerne in den darauf folgenden Zellen hervorgeht.

Der zweite und noch erheblich seltenere Fall ist der, daß, wenn schon die Zellen vorher eine bestimmte Konstanz hinsichtlich ihrer Kernzahl aufgewiesen hatten, plötzlich die Kernzahl um ein oder mehrere vermehrt auftritt und so erhöht in den nächstfolgenden Zellen der Hyphe festgehalten wird. Erklärbar sind solche Fälle wohl mit der Annahme, die sich indes auf keine weiteren Beobachtungen stützen kann, daß in eben den Zellen, in denen plötzlich eine Kernzahlvermehrung sich zeigt, einige Kerne sich unabhängig von der Mehrzahl der übrigen geteilt haben, und die aus dieser eigenen Teilung hervorgegangenen jungen Kerne mit den bisher nicht geteilten Kernen zusammen bei Bildung der nächst jüngeren Zelle gemeinsam sich teilen, und so die durch die außergewöhnliche Teilung hervorgerufene Vergrößerung der Kernzahl zunächst weiter erhalten bleibt.

Um zur Besprechung des normalen Entwicklungsverlaufes zurückzukehren, so haben die im bisherigen aufgeführten Untersuchungen nur die Verringerung der Kerne bis auf die Drei-

zahl gezeigt und es bleibt noch übrig zu zeigen, wie letzten Endes der Übergang zum Zweikernstadium und damit zur 2 x-Generation erfolgt. Da dieses in den Kulturen von *Psalliota perrara* nicht aufgetreten ist, so mögen die hier einschlägigen Verhältnisse besprochen werden an der Hand von Präparaten, die hergestellt wurden von Kulturen von

Psalliota campestris L.

Kernverhältnisse und Kernreduktion in den kernreichen Hyphen des Pilzes sind im wesentlichen vollständig dieselben wie bei der bisher besprochenen Art, mit dem Unterschied allein, daß, soweit des Verf.s Erfahrungen reichen, nicht so hohe Kernzahlen sich finden (höchste beobachtete Kernzahl = 11). Somit erübrigt es sich, die ganze Reduktionsreihe, die hier wie dort beobachtet wurde, nochmals zur Darstellung zu bringen und es mag sofort übergegangen werden auf die Besprechung desjenigen Stadiums, in welchem die Zahl der Kerne der einzelnen Hyphenzellen bereits nahe an 2 herankommt, und der Übergang zur Zweizahl erreicht wird.

Beides zeigt Fig. 5. Sie zeigt den Seitenast einer Hyphenzelle, welche wie die nächsten auf sie folgenden und ihr vorausgehenden, in der Tafel der Raumersparnis halber nicht wiedergegebenen Zellen sechskernig ist. Gleichfalls sechskernig sind auch die 3 untersten Zellen des Seitenastes. Dabei erfolgt in der obersten hiervon offenbar der Übergang zur Vierkernigkeit: sowohl die über ihr befindliche Zelle weist nur noch 4 Kerne auf, als auch deutlich ersichtlich ist, daß in den jungen Seitensproß nur noch 4 Kerne eintreten. Zu einer Wandbildung zwischen dieser ersten Seitensproßzelle und der Mutterzelle ist es noch nicht gekommen, da offenbar die Teilung, wie aus dem gerade erst in die Seitenzelle einwandernden letzten Kern ersichtlich ist, eben erst beendet ist. Von den 4 aktiven Kernen, aus deren wiederholter Teilung also sowohl die 4 Kerne der nächst jüngeren Zelle in der Haupttrichtung hervorgegangen sind, als auch die 4 Kerne der Astzelle, sind weit abliegend die beiden inaktiven Kerne, die in eine Teilung nicht mehr eingetreten sind. Von den nach oben in die nächst höhere Zelle abgegebenen 4 Kernen waren nun offenbar gleichfalls

nicht mehr alle teilungsfähig; sowohl die nächst jüngere Zelle der Hyphe selbst, als auch die Zelle des Seitenastes sind nur noch dreikernig. Ein gleiches gilt hier wiederum von der dreikernigen Zelle: auch in ihr ist offenbar der eine der 3 Kerne nicht mehr teilungsfähig, die Fortsetzung in der Hauptrichtung bildet eine nur noch zweikernige Zelle, die gerade in Teilung befindlich ist, andererseits ist auch die aus der Dreikernzelle hervorgehende Zelle des Seitenastes, nur noch zweikernig. Damit ist hier für 2 Hyphenreihen das Zweikernstadium erreicht. Die Reduktion auf die Zweizahl ist in ganz analoger Weise wie bei den übrigen Kernzahlreduktionen vor sich gegangen.

Die hiermit erreichte Paarkernigkeit bleibt offenbar nun konstant erhalten bis zur Bildung der Basidien. Das beweist einerseits die Tatsache, daß in den Kulturen da, wo einmal in einer Hyphe das Paarkernstadium in Erscheinung getreten war, es stets bis an das jeweilige obere Ende der betreffenden Hyphe erhalten blieb, andererseits, daß es auch im Lamellengewebe bis zur Bildung der Basidien verfolgbar ist. Das letztere beweisen Querschnitte durch die Lamellen des Hutes einer Kulturform von *Psalliota campestris*, von welchen die Abb. 4, 7 und 8 Bilder wiedergeben. In der fünfgliedrigen Zellreihe aus dem Hymenium (Abb. 7) besitzt jede der Zellen je 1 Kernpaar, bis schließlich in der obersten Zelle der Reihe, der jungen Basidie, die Kernverschmelzung stattfindet, wie das aus Abb. 8 zu ersehen ist, in welcher der Doppelkern noch durch die beiden Nukleolen zu erkennen ist. Schnallenbildung wurde nicht beobachtet.

Der Vollständigkeit halber wurden, um die Identität der in den Kulturen vorliegenden Hyphenzellen mit denen, welche den Fruchtkörper aufbauen, zu zeigen, Längs- und Querschnitte durch Hut und Stiel eines jungen Fruchtkörpers hergestellt. Wenn es auch, worauf bereits eingangs hingewiesen wurde, nicht möglich ist, Hyphen über längere Strecken zu verfolgen, so gelingt es dennoch bei Herstellung genügend vieler und nicht zu dünner (10 bis 20 μ dicker) Schnitte an der einen oder anderen Stelle die eine oder andere der in allen Richtungen des Raumes sich kreuzenden, langgestreckten Zellen unverletzt zu Gesicht zu bekommen. In den Abb. 1—3 sind einige derselben mit ver-

schieden hohen Kernzahlen. S. 5 und 4, denen sich noch solche mit anderen Zahlen z. B. 7 und 3 anfügen ließen, wiedergegeben: sie stammen vom unteren Ende des Fruchtkörpers und zeigen ohne weiteres die Gleichheit¹ der zytologischen Verhältnisse der im Fruchtkörper vorhandenen Zellen und der in den Kulturen gewachsenen.

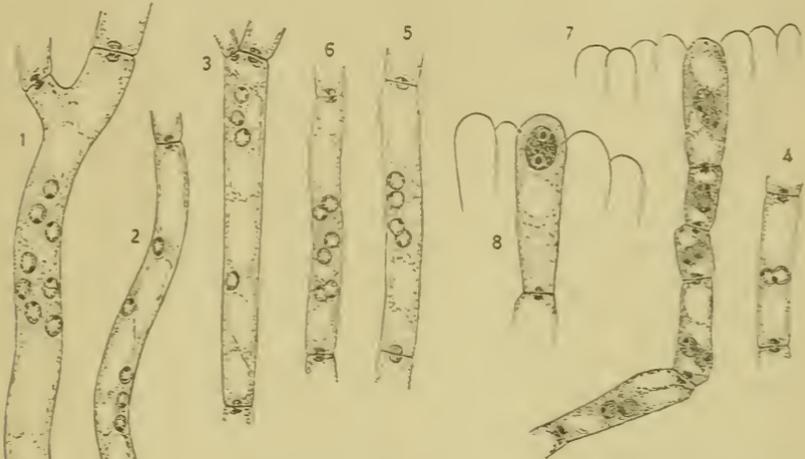


Abb. 1—8. *Psalliotia campestris* L.

Abb. 1. Aus dem unteren Ende des Fruchtkörperstieles. Achtkernzelle.

Abb. 2. Desgl. Fünftkernzelle.

Abb. 3. Desgl. Vierkernzelle.

Abb. 4. Aus dem Tramagewebe. Paarkernzelle.

Abb. 5. Desgl. Zweipaarkernzelle.

Abb. 6. Desgl. Dreipaarkernzelle.

Abb. 7. Aus dem Hymenium. Vier Paarkernzellen und junge Basidie im Paarkernstadium.

Abb. 8. Desgl. Junge Basidie nach der Verschmelzung der Paarkerne. Zeiß Apochromat 1,5 mm (homog. Immersion) num. Apertur 1,3.

Abb. 1. Kompens. Ok. 12.

Abb. 2—8. Kompens. Ok. 8.

Sämtlich gezeichnet mit Abbes Zeichenapparat. Bei der Reproduktion auf $\frac{3}{5}$ verkleinert.

¹) Damit ergibt sich auch ohne weiteres das Irrtümliche der Angabe von Maire, der von paarkernigen Zellen des Fruchtkörperstieles spricht und die auch von ihm festgestellte Vielkernigkeit der Zellen eben dort auf Kernfragmentation zurückführt. Maire, R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycetes. Thèse présentée à la faculté des sciences de Paris. 1902. S. 151.

Auf die Vielkernigkeit vieler Zellen des Tramagewebes, die eine sekundäre ist, und bei der es sich jedesmal um eine Mehrzahl von Kernpaaren handelt, soll erst weiter unten (S. 671) eingegangen sein.

Am Ende der Untersuchungen angelangt, ergibt sich die Notwendigkeit, mit wenigen Worten noch einzugehen auf diejenigen durch die Literatur bekannt gewordenen Fälle, in welchen nach Erreichung der Paarkernigkeit dennoch wieder vielkernige Zellen im Entwicklungsgange auftreten.

Das ist z. B. der Fall bei dem von Harper¹ untersuchten *Coprinus ephemerus*. Hier bestehen nach Harpers Angaben die den Fruchtkörper des Pilzes aufbauenden Hyphen aus vielkernigen Zellen, um erst im Bereich der Lamellen sowohl im Tramagewebe als im Hymenium in zweikernigen Zellen sich fortzusetzen und zu enden. Indes ist diese Vielkernigkeit der Zellen des Fruchtkörpers keine primäre Erscheinung, sondern lediglich bedingt durch den erhöhten Stoffwechsel, der sich in diesen Zellen vollzieht. Primär handelt es sich bei den den Fruchtkörper liefernden Hyphen um zweikernige Zellen, wie sie zusammen mit vielkernigen Harper in sehr jungen Fruchtkörperanlagen auch feststellen konnte. Im Stadium der Zweikernigkeit soll den Zellen allein auch die Teilungsfähigkeit zukommen. Aus ihnen geht letzten Endes das Lamellengewebe mit dem Hymenium hervor, wo die Zweikernigkeit auch erhalten bleibt, während, wenn Verfasser Harper recht versteht, die Vielkernigkeit erst sekundär in den älteren Stadien der den Fruchtkörper aufbauenden Zelle zustande kommt, wohl durch spätere Teilungen der zunächst nur in Zweizahl vorhandenen Kerne, ohne daß mit der Kernteilung noch Zellteilung Hand in Hand ginge. Gleichfalls sekundär zustande kommend und lediglich durch Stoffwechselforgänge bedingt, erscheint Harper auch die Vielkernigkeit der Zellen des Hyphengewebes, das die Stielbasis der Fruchtkörperanlage umgibt.

Es handelt sich somit bei der von Harper bei *Coprinus ephemerus* festgestellten Vielkernigkeit der Fruchtkörperzellen

¹) Harper, R. A., Binucleate cells in certain Hymenomyces. Bot. Gazette. 1902. 32.

um nichts anderes, als um eine Erscheinung, auf die auch Kniep¹ neuerdings bei *Coprinus nycthemerus* hingewiesen hat, die, daß Zellen des Fruchtkörpers, bereits nachdem das Zweikernstadium erreicht ist, gelegentlich sekundär vielkernig werden können. Das wurde von Kniep für die großen Zellen des Stiels und im allgemeinen für die Zellen des Velums der genannten Art festgestellt. Dabei ist es in den meisten Fällen gelungen, in den vielkernigen Zellen nachzuweisen, daß es sich jeweils um eine mehr oder minder große Anzahl von Kernpaaren und nicht um Einzelkerne handelt, eine Erscheinung, die eindringlich genug für die sekundäre Entstehung der hier vorliegenden Vielzahl der Kerne aus der Paarkernigkeit spricht.

Daß es sich auch bei dem von Harper untersuchten *Coprinus ephemerus* gleichfalls, was die vielkernigen Zellen betrifft, um eine Vielzahl von Kernpaaren und nicht von Einzelkernen handelt, hat übrigens einige Jahre nach Veröffentlichung der Harperschen Arbeit Nichols² nachgewiesen, die in den Stielzellen junger Fruchtkörper dieser Art je 2 bis 4 Kernpaare feststellen konnte.

Zuletzt mag erwähnt werden, daß auch Verf. im Trama-gewebe vom *Psalliota campestris* neben Zellen mit einem Kernpaar gelegentlich solche mit 2 und 3 Kernpaaren gefunden hat, die in den Abb. 5 und 6 zur Abbildung gelangen. Ob es sich dabei um mehrfaches Ausbleiben der Wandbildung zwischen den einzelnen Kernpaaren, wie das Maire annimmt, der hier gleichfalls Kernpaare feststellt, oder um eine sekundäre Teilung der erst als ein Paar vorhandenen Kerne der betreffenden Zelle handelt, muß unentschieden bleiben.

Dessen ungeachtet spricht somit die in all den zuletzt besprochenen Fällen festgestellte Paarkernigkeit deutlich genug dafür, daß es sich hier um Vielkernigkeit von Zellen, welche der Paarkerngeneration und somit der Diplophase im Entwicklungszyklus des Pilzes angehören, handelt, im Gegensatz zu denjenigen Vielkernstadien, welche, von dem paarkernigen Lamellengewebe abgesehen, den Fruchtkörper bei *Psalliota* bilden

¹) a. a. O. 1913. S. 623 ff.

²) Nichols, S. P., The nature and origin of the binucleated cells in some Basidiomycetes. Transact. Wiscons. Acad. of sc. Madison 1904.

und bei welchen die Kerne der einzelnen Zellen, mag ihre Zahl in den einzelnen Zellzügen dabei eine ungerade oder vorübergehend gerade sein, niemals als zu Paaren geordnet erkennbar sind.

Es bleibt schließlich die Frage nach der Deutung der vielkernigen Zustände von Psalliota in Hinsicht auf den Kernphasenwechsel übrig. Wenn kein Zweifel bestehen kann, daß die Zustände mit paarkernigen Hyphenzellen im Fruchtkörpergewebe von Psalliota der Diplophase angehören, so ergibt sich hieraus andererseits noch nicht mit Bestimmtheit die Berechtigung, die mehr als zweikernigen und unpaarkernigen Zustände ohne

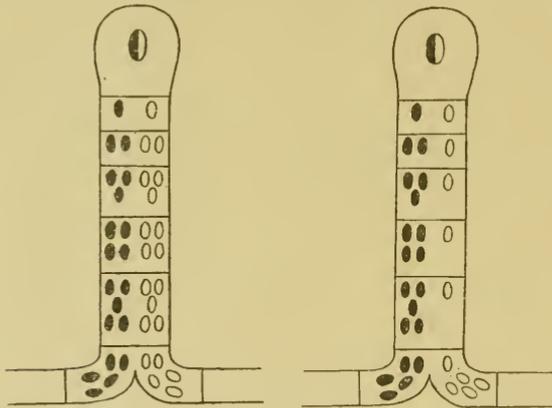


Abb. 9 und 10. Schema für die möglichen Arten des Kernübertrittes nach Anastomose im Falle von Heterothallie bei Psalliota.

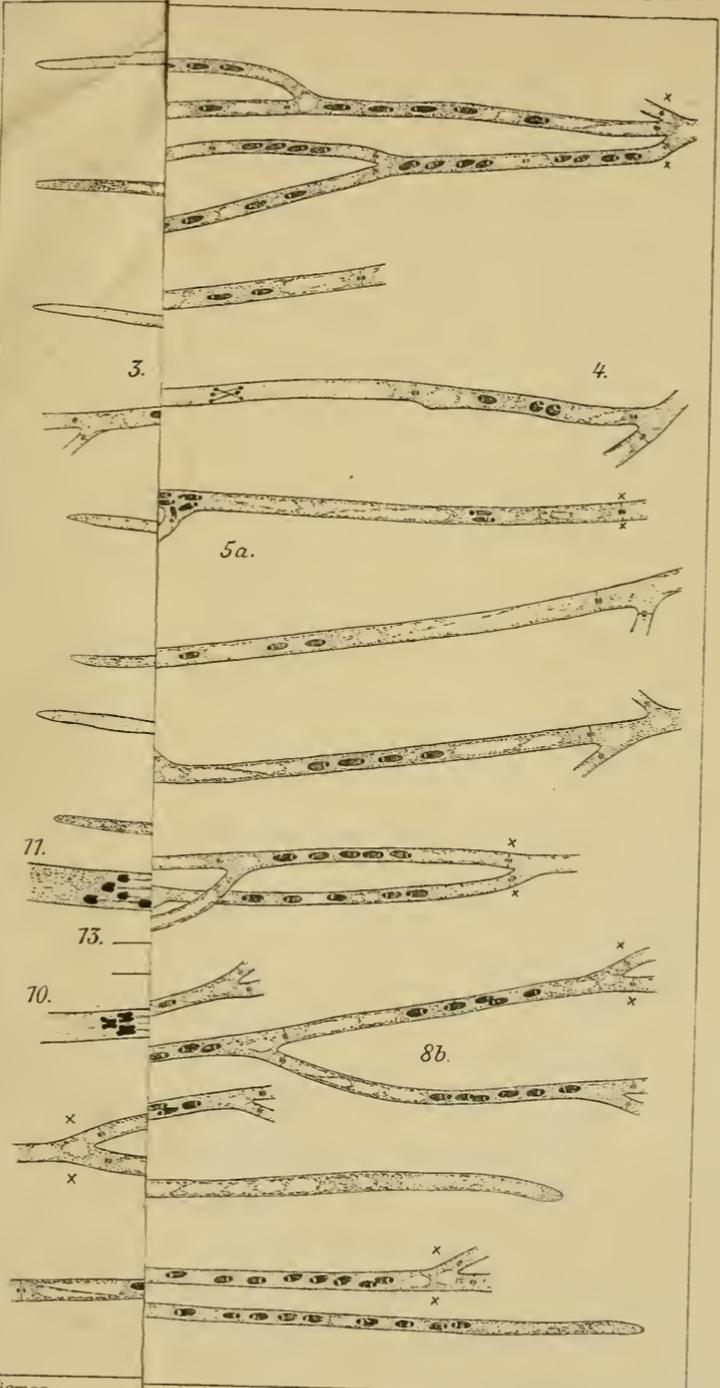
weiteres als der Haplophase angehörig zu betrachten.

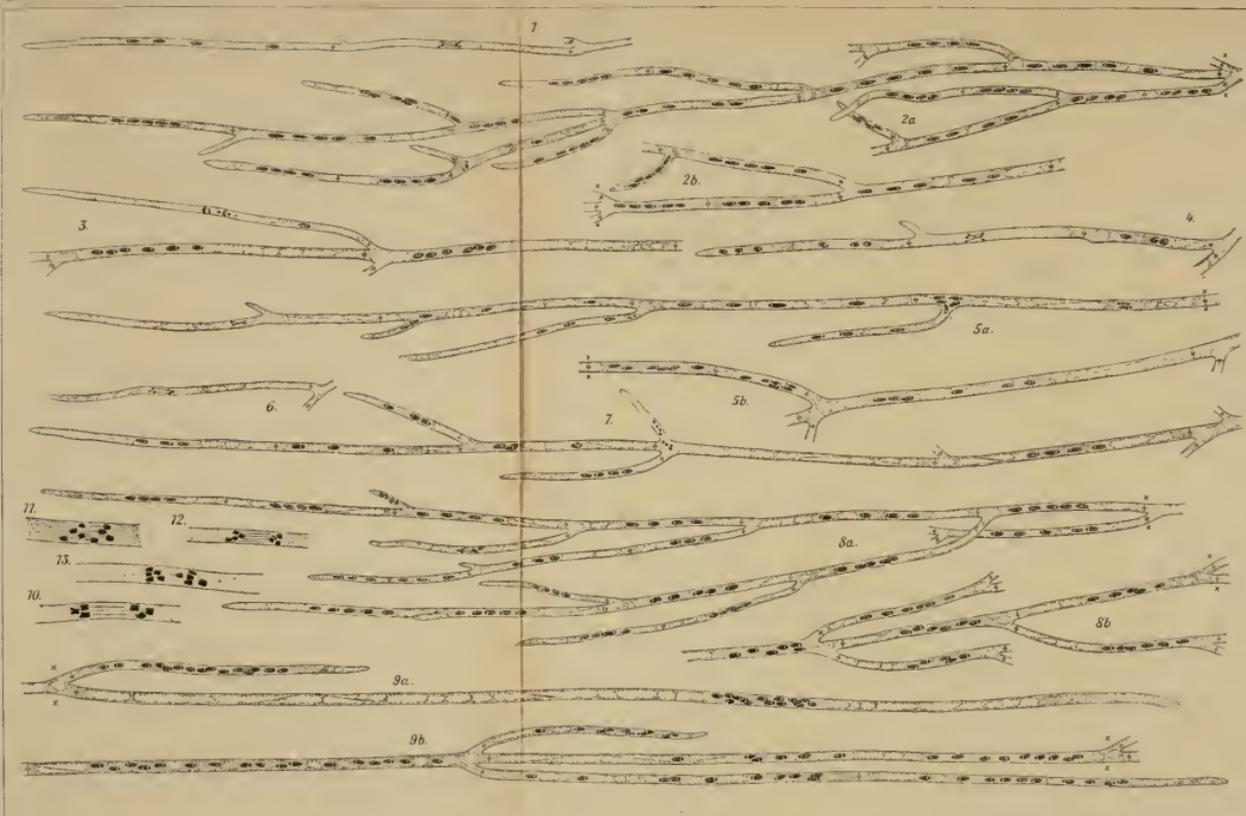
Durch die Untersuchungen von Kniep¹ hat sich ergeben, daß auch bei den Autobasidiomyzeten homo- und heterothallische Formen existieren; mit anderen Worten: Formen, bei denen einerseits aus dem

aus einer Spore hervorgegangenen Myzel allein schließlich die Paarkerngeneration hervorgeht, andererseits Formen, bei denen vor Bildung der Paarkerngeneration Kopulation zweier aus verschiedenen Sporen hervorgegangenen Myzelien stattfinden muß, wobei — sofern es sich um mit Einkernmyzel die Entwicklung beginnende Formen handelt — je ein Kern des einen und des anderen Myzels in der ersten Paarkernzelle zusammentritt.

Ob es sich bei den beiden im vorstehenden zur Untersuchung

¹) Vgl. besonders Kniep, H., Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchungen an Basidiomyzeten). Verhandlg. der physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg 1919.





gelangten Psalliotaarten um homo- oder heterothallische Formen handelt, muß, da Kulturversuche aus der Spore bisher noch nicht in Angriff genommen wurden, vorläufig dahingestellt bleiben. Für die Deutung der Generationswechselverhältnisse von Psalliota, ergeben sich somit vorläufig folgende zwei Möglichkeiten:

a) Angenommen, die untersuchten Psalliotaarten seien homothallisch. In diesem Falle würde sich die Entwicklungsgeschichte des Pilzes folgendermaßen gestalten: Aus der keimenden Spore geht zunächst Vielkernmyzel hervor, dessen Kerne in der oben geschilderten Weise auf die Zweizahl verringert werden. Paarkernigkeit würde hier ohne irgendwelchen sexuellen Akt erreicht.

b) Angenommen, es handle sich um heterothallische Formen. In diesem Falle müßte zwischen aus zwei verschiedenen Sporen hervorgegangenen, zunächst gleichfalls vielkernzelligem Myzelien irgendwann, und zwar wahrscheinlich vor Bildung der Fruchtkörper¹, Anastomose einer Zelle des einen und einer des anderen Myzels und im Zusammenhang damit Kernübertritt von einer Zelle in die andere stattfinden, sei es, daß es sich dabei um den Übertritt nur eines Kernes oder mehrerer Kerne in die Zelle des anderen Myzels handelt. (Vgl. hierzu das Schema in Abb. 9 und 10 auf S. 672). Es fänden sich dann in dieser Zelle und ihren Deszendenten zunächst neben einer Anzahl individuumeigener Kerne einer bis mehrere der Zelle des Myzels, mit welcher Anastomose eingegangen wurde. Bei der im weiteren Verlauf der Entwicklung einsetzenden Kernreduktion würde schließlich bei Erreichung der Paarkernigkeit der eine Kern aus dem einen, der andere aus dem anderen der beiden in Anastomose getretenen Myzelien stammen. Es ist ohne weiteres klar, daß der Beginn der Diplophase in diesem Falle nicht mit dem ersten Auftreten der Paarkernigkeit, sondern mit dem bei der Anastomose stattfindenden Kernzusammentritt zusammenfallen würde.

Für die Anregung zu den hier vorliegenden Untersuchungen und für die Einführung in die Methodik derselben Herrn Pro-

¹) Die Annahme stützt sich darauf, daß in den Kulturen des Verf.s, die aus Fruchtkörpermyzel gewonnen waren, Anastomosen nie beobachtet wurden.

fessor Dr. Kniep auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank auszusprechen, ist mir eine ebenso ernste als liebe Pflicht. Die Untersuchungen wurden begonnen im Botanischen Institut zu Würzburg, im wesentlichen durchgeführt und beendet im pflanzenphysiologischen Institut zu München.

München, Pflanzenphysiologisches Institut, 29. März 1920.

Tafelerklärung.

Fig. 1—4, 6—13. *Psalliotia perrara* Schulz. Fig. 5a und b. *Ps. campestris* L.

Fig. 1. Hyphe mit Vierkernzellen; die untere Zelle in Seitenastbildung, ihre vier Kerne in Teilung; Telophase.

Fig. 12. Detail.

Fig. 2a und b. Hyphe mit zunächst Fünfkern-, dann Vierkernzellen; z. T. Seitenäste mit Fünfkernzellen, z. T. solche mit Vierkernzellen. In der drittobersten Zelle der Haupthyphe Seitenastbildung; von den fünf Kernen der Zelle sind vier in Teilung (sehr fortgeschrittene Telophase); bei x x Anschluß von 2a an 2b.

Fig. 3. Hyphe mit Sechskernzellen. In der Zelle des Seitenastes Telophase der Teilung von fünf Kernen; der sechste Kern ungeteilt.

Fig. 13. Detail.

Fig. 4. Hyphe mit Dreikernzellen. Zwischen den durch Teilung eben entstandenen zweimal drei Kernen der terminalen Zelle Querwand noch nicht sichtbar. In der zweiten Zelle Seitenastbildung; Teilung der drei Kerne in Telophase.

Fig. 6. Dreikernige Endzelle einer Hyphe. Telophase der Teilung.

Fig. 10. Detail.

Fig. 7. Hyphe mit zunächst Vierkern-, weiterhin Dreikernzellen. Astbildung und späte Telophase einer Teilung in der zweituntersten Zelle.

Fig. 8a und b. Hyphe mit zunächst Sechskern-, dann Fünfkern-, schließlich Vierkernzellen. Z. T. Seitenäste mit Zellen mit der gleichgroßen Kernzahl der Mutterzellen, z. T. solche mit Kernzahlverminderung (bis zur Dreizahl). Telophase einer Teilung von vier Kernen in dem Seitenast der viertobersten Zelle.

Fig. 9a und b. Hyphe mit zunächst 17-, dann 15kernigen Zellen. Endzelle unmittelbar vor der Kernteilung. Ein Seitenast mit 15 Kernzelle, zwei andere mit je 10 Kernzellen.

Fig. 5a und b. Sechskernzelle mit Seitenast. In diesem allmähliche Verminderung der Kerne der Zellen von der Sechszahl auf die Zweizahl. Konjugierte Teilung in der Endzelle

Zeiß Apochromat 1,5 mm (homog. Imm.) num. Apertur 1,3.

Fig. 1—9. Kompens. Ok. 6.

Fig. 12. Kompens. Ok. 12.

Fig. 10, 11 u. 13. Kompens. Ok. 18.

Sämtliche Figuren gezeichnet mit Abbess Zeichenapparat. Bei der Reproduktion auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Hirmer Max

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyzeten. I. 657-674](#)