

## Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II.

Von

F. Rawitscher.

Mit 2 Abbildungen im Text und Tafel I und II.

Daß unsere Kenntnisse vom Lebenslauf der Brandpilze noch immer beträchtliche Lücken aufweisen, mag vor allem an ihrer Kleinheit liegen. Als die Untersuchung erschwerende Umstände kommen noch hinzu, daß die jüngeren Entwicklungsstadien sich meist der Beobachtung entziehen und das Vorhandensein der Pilze erst mit der Sporenreife auffällig wird. Es gelingt aber nicht immer leicht, die Sporen zur Keimung und gar zur Infektion zu veranlassen. Erst in allerletzter Zeit ist es einwandfrei geglückt, einen Brandpilz (*Urocystis Anemones*, Kniep 1921) seinen ganzen Entwicklungsgang in künstlicher Kultur zurücklegen zu lassen.

Von zytologischen Tatsachen ist am längsten bekannt die erstmalig von Dangeard (1893) beobachtete Verschmelzung zweier Zellkerne in den heranreifenden Sporen. Daß diese Kerne einer Paarkerngeneration angehören, die bei der lange umstrittenen Sporidienkopulation durch Kernübertritt aus der einen kopulierenden Sporidie in die andere entsteht, wurde für den Hafer- und Gerstenflugbrand im Jahre 1912 nachgewiesen, während beim Maisbrand die Paarkerne erst im parasitischen Zustand des Pilzes, in befallenen Maispflanzen kurz vor der Sporenbildung, als nach Fusion zweier Nachbarzellen auftretend gefunden wurden (Rawitscher 1912). Im Jahre 1914 konnte ich dann in einer vorläufigen Mitteilung über *Tilletia Tritici* berichten, daß die Paarkernigkeit hier in analoger Weise wie bei den Flugbrandarten bei der Sporidienkopulation entsteht, doch wurde die ausführliche Veröffentlichung dieser Untersuchung durch den Krieg vereitelt. Inzwischen teilte Paravicini

1917 eine Reihe von Beobachtungen mit, die im allgemeinen das von mir für die angegebenen Formen Gefundene bestätigen sollten und diese Ergebnisse auch auf eine Reihe weiterer Arten — so *Ust. Tritici*, *U. Dura*, *U. perennans*, *U. Vaillantii*, *U. longissima*, *U. Tragopogonis pratensis*, *U. Scabiosae*, *U. Scorzonerae*, *U. violacea*, *U. marginalis*, *Entyloma Calendulae*, *Urocystis Anemones*, *Uroc. Viola* — ausdehnten. Überall soll hier das Zweikernstadium bei der Sporidienkopulation entstehen. Nach Paravicinis Mitteilungen könnte es den Anschein gewinnen, als wäre nun für die Ustilagineen das Schicksal der Kerne, ihre Paarung und ihre schließliche Verschmelzung im großen ganzen bekannt und bis auf Unwesentliches übereinstimmend. Dies ist aber keineswegs der Fall, und schon eine Durchsicht der älteren Literatur lehrt uns, daß viele Formen sich diesem Schema wohl nicht einfügen lassen, besonders gibt es in allen Gruppen Arten, bei denen eine Sporidienkopulation gar nicht bekannt ist und es mindestens zweifelhaft erscheinen muß, ob ein Paarkernstadium überhaupt, vielleicht wie bei *U. Maidis*, zustande kommt oder nicht. Auch zwischen sehr nahe verwandten Formen scheinen hier große Unterschiede zu bestehen und so gibt, um nur wenige Beispiele zu nennen, Brefeld für *Urocystis Viola* ausdrücklich das Fehlen von Sporidienkopulationen an, während diese für *Ur. Anemones* nachgewiesen und erst neuerdings von Kniep genau beschrieben sind. Ähnlich wird das Verhalten der Gattung *Doassansia* geschildert, wo für *D. Alismatis* das Vorhandensein von Kopulationen bekannt ist, während diese bei *D. Sagittariae* sicher nicht vorkommen.

Während bei vielen Formen die Kopulation unter allen Umständen beobachtet werden kann, ist für andere Arten bekannt, daß die Sporidien bei Nährstoffmangel miteinander kopulieren, daß aber bei guter Ernährung die Kopulation unterbleiben kann. Eine Nachprüfung dieses Verhaltens in physiologischer und zytologischer Hinsicht steht noch aus<sup>1</sup>. — Weitere Lücken in unseren Kenntnissen bildet die Frage nach den konjugierten

<sup>1</sup>) Doch siehe bes. Zillig 1921. Nach Fertigstellung dieser Arbeit erschienen die Untersuchungen von Bauch, die zur Kenntnis der Kopulationsbedingungen bei *Ust. violacea* wertvolles Material liefern.

Kernteilungen, über die nur Paravicini einige Angaben macht, ohne diese aber durch Abbildungen zu belegen. Überhaupt sind Kernteilungen in dieser Gruppe wohl noch so gut wie gar nicht einwandfrei beobachtet worden, außer vielleicht von Harper. Deshalb wissen wir auch noch nichts über die Reduktionsteilungen, von denen theoretisch sicher ist, daß sie zwischen der Kopulation der Paarkerne und der Ausbildung der Sporidien stattfinden müssen, aber die noch niemals beobachtet worden sind. Über Ort und Zeit der ersten Kernteilungen bei der Keimung herrscht die größte Unklarheit, und es ist aus ihren Abbildungen zu schließen, daß mehrere Beobachter (wie Paravicini und Dastur) Dinge für Kerne gehalten haben, die in Richtigkeit keine sind.

Auf alle Unstimmigkeiten, die sich zwischen den Angaben der verschiedenen Beobachter ergeben und auch aus ihren Abbildungen hervorgehen, soll hier nicht eingegangen werden. Es sind eine große Anzahl von Fragen, die noch ihrer Erledigung harren, und auch die vorliegende Arbeit kann nur zu einem geringen Teil derselben Stellung nehmen.

Die hier mitzuteilenden Beobachtungen beziehen sich vor allen Dingen auf die Reduktionsteilungen, die bei *Tilletia Tritici* und *Cintractia Montagnei* untersucht wurden, sowie auf das Verhalten von *Urocystis Violae* und *Doassansia Sagittariae*, deren Sporidien nicht kopulieren sollen (Brefeld 1895)<sup>1</sup>.

### Untersuchungsmethoden.

Die Sporen der zu untersuchenden Brandpilze wurden in destilliertem oder Leitungswasser auf Objektträgern oder Uhrschildchen ausgesät und keimten dort innerhalb kurzer Zeit, wobei nur für *Doassansia Sagittariae* eine Ruheperiode erforderlich war. Es zeigt sich dabei, daß die meisten Sporen am besten keimen, wenn sie sich in der Nähe der Wasseroberfläche befinden. Solche Sporen, die bald nach der Aussaat untersinken, keimen schlecht, wenn sie von der Luft durch eine größere Wasserschicht getrennt sind. Besonders deutlich ist dies Verhalten bei *Doassansia* (s. S. 290). Will man nun gute Bilder von den Keimungsstadien erhalten, so ist es nicht

<sup>1</sup>) Über gegenteilige Angaben Paravicinis s. S. 287.

ratsam, diese mittels Eiweiß auf den Objektträgern anzukleben, weil mit dem Antrocknen immer eine bedeutende Schrumpfung des Materials Hand in Hand geht. Sicher sind hier die meisten Fehlerquellen der früheren Autoren zu suchen. Sehr gute Resultate erzielt man dagegen, wenn man sich der Äthermethode bedient, die Kniep (1921, S. 292) ausgearbeitet hat. Wo es sich aber um Untersuchungen der Kernstruktur und Teilungsfiguren handelt, wird man mit Vorteil ein anderes Verfahren anwenden, welche sich für all die kleinsten Organismen gleich gut eignet, die dem Untersucher so gern von den Objektträgern und aus den Färbenäpfchen davonschwimmen. Für solches Material stellt man sich Glasröhrchen von etwa 6—10 mm Weite her, die am unteren Ende kurz pipettenförmig ausgezogen sind. Dies Ende verschließt man mit ein wenig Watte und gießt nun die Flüssigkeit, in der sich die zu untersuchenden Objekte befinden, in das Röhrchen hinein. Das Untersuchungsmaterial bleibt dann als Filtrat in der Watte hängen und kann fixiert, ausgewaschen, gefärbt und bis in Xylol übertragen werden, indem man die Röhrchen nicht anders als Objektträger durch die benötigten Flüssigkeiten hindurchführt, die durch das nicht zu eng ausgezogene untere Ende in den Röhrchen aufsteigen können.

Zum Fixieren benutzte ich hauptsächlich Flemmings schwächeres Gemisch, das ich 15 Minuten einwirken ließ. Die Kernfärbungen wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain hergestellt, Beizen und Färben je  $\frac{1}{2}$  Stunde. Um die Sporenmembranen durchsichtig zu machen, ließ ich das fixierte Material zunächst 12—24 Stunden in 1%  $H_2O_2$ -Lösung, in der die Sporen vollständig durchsichtig wurden.

Wo es sich um Untersuchung des parasitischen Zustandes von Brandpilzen handelte, wurden Mikrotomschnitte von 5 oder  $7,5 \mu$  Dicke nach den üblichen Methoden angefertigt.

#### Tilletia Tritici (Bjerkander) Winter.

Daß in den reifenden Sporen des Weizenstinkbrandes zwei Kerne zur Verschmelzung gelangen, ist nach den Mitteilungen zahlreicher Autoren (Dangeard, Lutman, Paravicini) als gesichert zu betrachten und ebenso die Tatsache, daß die

Paarkerngeneration mit der Sporidienkopulation ihren Anfang nimmt (Rawitscher, Paravicini). Da die reifen Sporen sofort keimfähig sind, ist zu erwarten, daß die Chromosomenreduktion bei der Keimung der Sporen erfolgen muß. Die Sporidien werden bei den Tilletiinen als Kranz an der Spitze des Promyzelschlauches gebildet, der bei den von mir bisher beobachteten Formen — *Tilletia*, *Urocystis*, *Entyloma*, *Doassansia* — sich stets als einzellig erwies. Wo dieses Promyzel von den Autoren als mehrzellig beschrieben und abgebildet wurde (Paravicini, S. 76, IV, Fig. 2, 4, 6), sind für Zellwände ohne Zweifel die Wände, mit denen sich der lebende Teil des Keimschlauches gegen sein entleertes unteres Ende abkammern kann, gehalten worden.

Untersucht man junges, gut keimfähiges Sporenmateriale von *T. Tritici*, das nach drei Tagen schon Keimschläuche bildet, so kann man sich von der Tatsache leicht überzeugen, daß der lebende, Protoplasma haltende Teil stets einzellig ist.

Tilletiasporen keimen meist am besten gleich nach der Ernte; doch behalten sie ihre Keimkraft den ganzen Winter über bei, wobei sich allerdings die Zeitdauer bis zum ersten Auftreten der Keimschläuche von 2—3 bis auf 10 Tage mit wachsender Austrocknung der Sporen verlängern kann. Durch Aussaat der Sporen in Wassertropfen auf Objektträgern — Leitungswasser oder aqua destillata — erzielt man sehr gute Keimungen und hier wachsen die Keimschläuche so lange, bis ihre Spitze die Wasseroberfläche erreicht hat, wo sie ihren Sporidienkranz entwickelt. Zwischen dem lebenden Promyzel und seiner Mutterspore findet sich dann ein langer, leerer Schlauch, mit zahlreichen Septen. Läßt man die Sporen auf feuchter Erde (Paravicini) oder besser noch auf Tonschalen keimen, so unterbleibt die Septenbildung; das Promyzel ist kurz und schreitet fast sofort zur Sporidienbildung. Dies ist schon seit Brefeld bekannt. Sobald der Keimschlauch gebildet ist — und das beobachtet man leichter an Wasseraussaaten mit langen Promyzelschläuchen — enthält er 8—16 Kerne. Das konnte ich schon 1914 mitteilen und schloß daraus, daß die ersten Kernteilungen in der Spore vor sich gehen müßten. Paravicini teilte hingegen folgendes mit: »Bei der Keimung teilt sich der

Kern der Spore in zwei, dann reißt die Membran auf und das Promyzel tritt heraus, in das der eine der beiden Kerne wandert. Das Promyzel besteht aus einer, höchstens zwei Zellen, die je einen Kern enthalten (Fig. 1). An der Spitze des Promyzels teilt sich der Kern erst in zwei (Fig. 2), diese wieder je in zwei (Fig. 3 u. 4), und diese wiederum je in zwei, wodurch acht Kerne entstehen.« (Paravicini S. 76.) Die angezogenen Figuren 1 bis 4 sind allerdings so wenig überzeugend, daß es fraglich erscheinen muß, ob die dargestellten schwarzen Punkte überhaupt als Kerne zu deuten sind. Die erste Kernteilung, die in der Spore vor sich gehen soll, ist durch keine Figur belegt, auch sagt der Autor nicht, wie er sie durch die dicke, undurchsichtige Sporenwand hindurch beobachten konnte, besonders da er hier die auch von ihm sonst benutzte Bleichung mit Wasserstoffsperoxyd nicht angewandt hat. Dastur will neuerdings gleichfalls die ersten Kernteilungen im Promyzelschlauch beobachtet haben, allerdings abweichend von Paravicini, aber seine Bilder sind wenig beweisend, seine Fixiermethoden offenbar gar nicht einwandfrei. Auch er achtet nicht auf die Vorgänge, die sich in den drei Tagen vor der Bildung des Keimschlauches in der Spore abspielen. Diese Vorgänge sind ohne weiteres sichtbar in den durchsichtigen Sporen von *Tilletia Lolii* (T. I, Fig. 20). Bei *Till. tritici* kann man sie durch Entfärben der Sporenmembran mit Wasserstoffsperoxyd leicht sichtbar machen.

Die wichtigsten der auf diese Weise erhaltenen Bilder sind auf Tafel 1 abgebildet. Fig. 1 zeigt eine reife einkernige *Tilletia*-spore. Hier liegt der Kern an der Wand und läßt von Struktur höchstens einen (mitunter auch zwei) Kernkörper erkennen. Sporen, die etwa 40 Stunden im Wasser gelegen hatten, zeigten (bei Versuchen, die Anfang September mit Brandmaterial vom gleichen Sommer bei Zimmertemperatur vorgenommen wurden) einen sehr vergrößerten Kern in einem offenbar synapsis-ähnlichen Zustand. Der Inhalt ist stark lichtbrechend, neben dem kreisrunden, großen Nucleolus zeigt sich häufig ein kleinerer; das Chromatin befindet sich in einem, mitunter auch zwei Netzen an der Wandung des Kernes (Fig. 2, 3). Einige Stunden später fixierte Sporen zeigten ganz auffällige Spirem-

stadien (Fig. 4) und bald sind hier 4 färbbare Körper in den deutlichsten Kernen häufig erkennbar. Bilder wie Fig. 5 kehren öfters wieder; ob es sich aber da wirklich um Chromosomen handelt, muß vor der Hand dahingestellt bleiben, vielleicht, bis andere Formen untersucht sind, bei denen auch die nachfolgenden Teilungsbilder größere Deutlichkeit besitzen. Die vier erwähnten Körper zeigen untereinander und mit dem Nucleolus sehr charakteristische Verbindungen, die wohl später gelöst werden (Fig. 6). Man wird den Eindruck nicht los, daß bei dem Anschwellen des Kernes den Chromatinmassen die Möglichkeit gegeben werden solle, sich zu entwirren. Ob wirklich die beiden Chromatinnetze den beiden kopulierenden Kernen entstammen, konnte ich leider nicht entscheiden, ebensowenig, ob sie sich miteinander vereinigen. Da man den Sporen selber nicht ansehen kann, in welchem Stadium sie sich gerade befinden, muß man vorsichtig sein in der Deutung der Reihenfolge, in der diese Zustände einander ablösen.

Waren die Sporen bei der Fixierung etwa 46 Stunden alt, so zeigten sich neben den Sporen mit großen Synapsiskernen auch zahlreiche Sporen mit 4 Kernen. In solchen Präparaten finden sich die Stadien, die zwischen Ein- und Vierkernigkeit liegen. Sie gehen äußerst schnell vorüber und sind entsprechend selten. Sie beginnen damit, daß die Kernwandung undeutlich wird, und in solchen Kernen finden sich dann gern zwei größere färbbare Körper neben dem oder den Nucleolen (Fig. 7), die vielleicht durch Aneinanderlegen der zuerst beobachteten 4 Körper entstanden sein können. Die nun entstehende 1. Spindel (Fig. 8) wird offenbar intranuklear angelegt, sie ist so klein und schmal, daß in den vielen beobachteten Fällen niemals die Zahl der Chromosomen bestimmt werden konnte. Ob die in Fig. 9 abgebildeten 4 dunkleren Körper wirklich Chromosomen sind, läßt das Präparat nicht mit Sicherheit entscheiden. Dafür, daß der oder die Kernkörper im Plasma aufgelöst werden, sprechen die Fig. 8—10. Spätere Teilungsstadien wie Fig. 10 sind selten, häufiger werden aus der ersten Spindel, bevor diese aufgelöst ist, zwei zweite Spindeln gebildet, die zunächst in einer Ebene, bald aber senkrecht zueinander liegen (Fig. 11, 12). Auch hier waren keine Chromosomen zu zählen. Aus den beiden

Spindeln gehen 4 Ruhekerne hervor, die zunächst über Kreuz liegen, zwei gern der oberen, zwei der unteren Sporenwandung anliegend. (In Fig. 13 sind die oberen Kerne dunkler gehalten.) Diese Kerne zeigen stets einen Nucleolus, häufig — vor der nächsten Teilung? — zwei färbbare Körper außerdem (Fig. 14). Es wäre also gut möglich, daß im diploiden Kern 4, im haploiden 2 Chromosomen vorhanden sind.

Nunmehr wird eine dritte Kernteilung vollzogen, was in langsamerem Tempo vor sich geht. Auch werden innerhalb der Sporen die 4 Spindeln nicht streng gleichzeitig angelegt, wie Fig. 15, 16 zeigen.

Drei Tage alte Sporen zeigten meist 8 Kerne, die in der ganzen Spore verstreut lagen, auch diese befanden sich häufig in Teilung, so daß in sehr vielen Fällen bis 16 Kerne beobachtet wurden. An diesen Teilungen waren Einzelheiten nicht mehr festzustellen. Neben 16- kommen aber auch 10-, 12-, 14kernige Sporen vor, wenn nicht alle Kerne zur Teilung schreiten (Fig. 17). Sporen mit einer ungeraden Kernzahl habe ich indes nie beobachtet, und das mag damit zusammenhängen, daß schon bei der Teilung von 4 zu 8 Kernen das eine oder andere Kernpaar im Tempo vorausgeeilt oder zurückgeblieben ist (Fig. 15, 16). Solche Paare könnten sich dann gleich verhalten.

Im Alter von 3 bis 4 Tagen bilden die Sporen ihre Keimschläuche aus; es ist aber auffallend, daß zu dieser Zeit die Kerne fast stets in der Mitte der Spore zusammengeballt liegen (Fig. 18). Sie treten in den Keimschlauch erst dann ein (bei Wasserkulturen), wenn er eine gewisse Größe erreicht hat (Fig. 19—22); und im Gegensatz zu Paravicini fand ich ganz an der Spitze keine Kerne, wohl aber häufig — wie dies ja bei wachsenden Pilzhyphen gewöhnlich ist — stärker färbbares Plasma. Die Zahl der Sporidien schwankt. In meinen Kulturen vom September 1921 zählte ich sehr häufig 16, auch 14, 12 und seltener 8; und ebenso verhält es sich mit der Zahl der Kerne. Im Keimschlauch konnte ich aber Kernteilungen nie beobachten, sämtliche Kerne sind schon in der Spore vorgebildet.

Hat der vielkernige Keimschlauch die Wasseroberfläche erreicht, so bildet sich der Sporidienkranz und es ist bekannt

(Rawitscher 1914, Paravicini), wie jede Sporidie einen Kern erhält und wie diese Kerne durch die gebildeten Kopulationsbrücken meist zur Paarung schreiten, während die Sporidien dem Keimschlauch noch aufsitzen. Die Kerne, die sich paaren, entstammen also in der Regel demselben Kopulationskern; daß sie trotzdem verschiedenen Geschlechtes sind, ist nach den Beobachtungen Knieps an *Ustilago violacea* und *Urocystis Anemones* wahrscheinlich, doch für *Tilletia* schwer zu beweisen.

Daß die bei der Sporidienkopulation entstehenden Kernpaare nun dauernd erhalten und durch konjugierte Teilung vermehrt werden, bis sie in der jungen Spore verschmelzen, ist mit Paravicini als wahrscheinlich anzunehmen, wiewohl seine Abbildungen nicht ganz beweisend sind. Die gegenteiligen Angaben Dasturs (1921), der eine Kernverschmelzung in den sekundären *Tilletiasporidien* angibt und danach ein- bis vielkernige Hyphen beobachtet hat, müssen jedenfalls mit Vorbehalt aufgenommen werden, nachdem seine anderen Beobachtungen sich zum Teil als unzutreffend herausgestellt haben. In meinen Schnitten durch infizierte Weizenblüten fand ich Hyphen und junge Sporen zweikernig und auch bei *Urocystis Violae* habe ich von der Sporidienkopulation bis zur Bildung der jungen Sporen alle Stadien zweikernig gefunden und ebenso seinerzeit beim Haferflugbrand.

Anders als bei *Tilletia* verhalten sich die ersten Kernteilungen der Ustilagiine:

### *Cintractia Montagnei* (Tulasne) Magnus.

#### Taf. II.

Das Genus *Cintractia* umfaßt eine Gruppe von Brandpilzen, die meist auf Cyperaceen vorkommt, in deren Fruchtknoten von einer »Columella« aus in zentrifugaler Reihenfolge die Sporen gebildet werden. Die Columella ist nichts anderes, als das Gewebe des Fruchtknotens, das vom Pilz nicht zerstört wird und aus dem die Hyphen heraustreten, um außerhalb zur Sporenbildung überzugehen. Da dies allmählich geschieht, findet man auf Querschnitten, von außen nach innen fortschreitend erst reife, dann junge Sporen, weiterhin Hyphenfragmente und Hyphen und schließlich, in der Mitte, das Fruchtknotengewebe,

das von Pilzhyphen durchsetzt ist: die Columella. Die Einzelheiten in der Sporenbildung sind ähnlich wie beim Haferflugbrand (Rawitscher 1912). Am häufigsten ist wohl *Cintractia Caricis*, die an befallenen *Carex*-Arten einzelne auffällig dicke kohlschwarze Fruchtknoten erzeugt. Ihre Sporen, die nach Brefeld einer Ruheperiode bedürfen, konnte ich noch nicht zum Keimen veranlassen, dagegen gelang die Keimung leicht und äußerst schnell bei *C. Montagnei*, die auf *Rhynchospora*-Arten vorkommt und von Herrn Bartsch in der Bodenseegegend auf *Rh. alba* gesammelt worden war. Die Keimung dieser letzteren Form ist noch nicht beschrieben; die von *C. Caricis* (und ähnlich von *C. subinclusa*) schildert Brefeld — unter dem Gattungsnamen *Anthracoides* — derart, daß die Spore ein zweizelliges Promyzel treibt. Am Ende jeder dieser Zellen sollen dann nacheinander mehrere Sporidien abgegliedert werden, die aber nicht kopulieren. Es liegt auf der Hand, daß dies eigenartige Verhalten uns eine abweichende Form der Reduktionsteilungen vermuten lassen muß. Die nähere Untersuchung gibt aber doch ein wesentlich anderes Bild.

Die Sporen von *C. Montagnei* sind 12—18  $\mu$  groß, dunkelbraun und keimen, auf Wasser ausgesät, binnen 8 Stunden. Nach etwa 14 Stunden betrachtet, zeigen sie Bilder, die den von Brefeld gezeichneten Figuren auf den ersten Blick ähneln, wie Fig. 1, 2 zeigen. Genauere Betrachtung, besonders der jüngeren Stadien, zeigt aber, daß das Promyzel 4zellig ist, wobei allerdings die unterste Zelle häufig »in der Spore stecken bleibt«. Sofort nach Ausbildung der trennenden Zellwände und fast mit denselben zu gleicher Zeit werden Kopulationsfortsätze gebildet, die zwei Nachbarzellen miteinander durch Resorption der sie trennenden Wand verbinden. Bis hierher ist das Verhalten ganz analog dem verschiedener *Ustilago*-Formen, wo auch die Zellen des Promyzels mitunter durch seitliche Verbindungen miteinander kopulieren können (*Ust. avenae*, *Hordei* u. a.). Hier allerdings tritt diese Kopulationsform ganz regelmäßig und ausschließlich auf; zugleich sind die trennenden Zellquerwände und die Kopulationsfortsätze oft recht schwer sichtbar, was auch die irrige Schilderung Brefelds verständlich machen dürfte. (Vorausgesetzt natürlich, daß sich die von Brefeld untersuchten Arten wie

C. Montagnei verhalten, woran ich jedoch nach den Abbildungen nicht zweifle.) Von jetzt ab aber wird das Verhalten der kopulierenden Zellen dadurch wesentlich modifiziert, daß der Inhalt der einen Zelle nicht in die Nachbarzelle eintritt, sondern daß die Kopulationsbrücken selbst den Inhalt der beiden Zellen aufnehmen und zu zweikernigen Sporidien auswachsen, wie dies die Fig. 15, 16 zeigen. Bei den beiden obersten Zellen des Promyzels kommt es allerdings häufig vor, daß ihr Inhalt erst an der Spitze der oberen Zelle zur »sekundären« Sporidie auswächst, wie aus Fig. 2 ersichtlich. Vielfach sind es auch nicht die Nachbarzellen, die miteinander kopulieren; das in Fig. 16 abgebildete Verhalten ist gar nicht selten, und es ist sonderbar zu sehen, wie dann mitunter auch hier die Sporidien auf dem Kopulationsschlauch auswachsen. Niemals jedoch läßt sich beobachten, daß sich die erste Zelle mit der dritten oder die zweite mit der vierten verbindet. Daß die so gebildeten Sporidien nicht mehr miteinander kopulieren, wird uns nunmehr verständlich.

Die zweikernigen Sporidien ihrerseits sprossen zu neuen Sporidien aus, wobei der Inhalt der alten Sporidie mit seinen 2 Kernen vollständig in die junge hineinwandert, ein Vorgang, der sich mehrfach wiederholen kann. So können in einer Reihe 4—5 leere Sporidien hinter einer lebendigen liegen, mit der sie noch zusammenhängen. Eine nennenswerte Vermehrung derselben konnte aber in Wasser oder in Nährlösung nicht beobachtet werden. Daß die Infektion der Wirtspflanze durch diese Sporidien erfolgt und das weitere Verhalten dem der anderen bekannten Brandpilzformen entspricht, scheint mir wenig zweifelhaft, zumal die Kernverschmelzung in den reifenden Sporen normal verläuft.

Mit Ausnahme der Stelle, an der die 2 kernigen Sporidien gebildet werden, unterscheidet sich *Cintractia Montagnei* in nichts Wesentlichem von den Hafer- und Gerstenbrandarten. Doch konnte hier nie eine andere Form der Kopulation beobachtet werden, als die beschriebene. 1 kernige Sporidien, die abfallen, sich womöglich vermehren und dann erst kopulieren, wie bei *Ust. avenae* z. B. habe ich auch in Nährlösungen bisher nicht beobachten können, sah auch nie, daß Zellen verschie-

dener Promyzelien miteinander kopulierten, wie dies dort häufig geschieht.

Die Spore von *Cintractia Montagnei* erzeugt sonach immer 4 Kerne, die sich durch das beschriebene Kopulationsverfahren zu 2 Kernpaaren zusammenlegen. Die Entstehungsgeschichte dieser Kerne ließ sich an mit Wasserstoffsperoxyd entfärbten Präparaten verfolgen und es zeigte sich, daß die Sporen von der Aussaat bis zur Keimung einen einzigen, recht kleinen Kern besitzen (Fig. 3), der erst, wenn der Keimschlauch eine bestimmte Größe erreicht hat, in denselben einwandert (Fig. 4). Schon bei der Wanderung, mitunter noch in der Spore, beginnt der Kern sich zu teilen,

Ein Anschwellen des Kernes, wie bei *Tilletia* konnte nicht beobachtet werden, und es ist schwer zu sagen, ob Bilder wie Fig. 5, die recht selten vorkommen, als Synapsis zu deuten sind.

Die daraufhin erfolgende Kernteilung war sehr häufig zu beobachten, obgleich die zwei ersten Teilungsschritte äußerst schnell vor sich gehen. Sie fielen bei fast allen Sporen in dieselbe Zeit von 8—9 Stunden nach der Aussaat, und so konnte es leicht gelingen, alle Stadien bei der Fixierung in genügender Menge zu erhalten. Die 1. Teilungsfigur ist in Fig. 6, 7 wiedergegeben; die 1. Spindel ist der von *Tilletia* ähnlich; auch hier scheint es, als ob 4 Chromatinmassen auf die beiden Kerne verteilt würden. Das spätere Kernteilungsstadium zeigt Fig. 8; die Reste der Spindel sind noch zwischen den beiden Tochterkernen vorhanden; letztere enthalten das Chromatin in zusammengeballter Form.

Spätere Spindelstadien sind nicht mehr zu erkennen, die Kerne trennen sich schnell und entfernen sich sehr weit voneinander. Die beiden Kerne treten sehr bald in ein neues Spindelstadium ein mit sehr schwer sichtbaren kleinen Teilungsfiguren. Zugleich kann eine Querwandbildung beide Spindeln voneinander trennen (Fig. 10); häufiger aber bleibt der Promyzelenschlauch ungeteilt und es ist dann die Regel, daß der untere Kern der oberen Spindel und der obere Kern der unteren Spindel einander immer näher rücken, bis sie sich berühren, nebeneinander zu liegen kommen und nun aneinander vorbeiziehen.

wandern. Daß sie tatsächlich aneinander vorbeiwandern, läßt sich allerdings nicht direkt wahrnehmen, da die Spindelfasern sehr bald undeutlich werden und andere Anhaltspunkte, den Ursprung der Kerne festzustellen, nicht gefunden wurden. Lebendfärbungen hatten bisher keinen Erfolg; wenn also die mittleren Kerne aneinander vorbeigewandert sind, läßt sich nicht mit Sicherheit erkennen, daß die nunmehr oben bzw. unten befindlichen beiden Kerne keine Schwesterkerne sind. Trotzdem kann es aber nicht zweifelhaft sein, daß in vielen Fällen ein Vorbeiwandern der Kerne tatsächlich stattfindet, denn die Fälle, wo die mittleren Kerne genau nebeneinander liegen, sind in den betreffenden Präparaten sehr häufig. Es ist auch bei der ersten, wie bei den zweiten Spindeln fast stets der Fall, daß die Tochterkerne so weit auseinanderweichen, wie dies der vorhandene Raum zuläßt. Von beiden Kernen des Zweikernstadiums liegt daher nach der Teilung oft der eine an der äußersten Spitze des Keimschlauches, während der andere dem jenseitigen Pol der Spore anliegt. Auch nach der zweiten Kernteilung weichen die Tochterkerne so weit voneinander, als es irgend geht; der oberste liegt dann wieder in der äußersten Spitze des Keimschlauches. Die Tochterkerne scheinen sonach nicht auseinandergezogen, sondern auseinandergedrückt zu werden, und so wäre das Vorbeiwandern der beiden mittleren Kerne zu verstehen.

Schließlich liegen die 4 Promyzelkerne in einer Reihe und sehr schnell, oft noch, bevor dies erreicht ist, werden die 3 Teilungswände gebildet; wie es scheint — aber dies ist schwer erkennbar — in beliebiger Reihenfolge nacheinander. Fig. 11—14 mögen dies Verhalten illustrieren.

Die 4 Promyzelkerne werden also in verschiedener Weise im Promyzel angeordnet, und wenn wir die beiden Abkömmlinge des oberen Kernes schwarz, die des unteren weiß zeichnen, so bekommen wir für ihre Verteilung im Promyzel die Anordnungen von Fig. 1 des umstehenden Schemas. von denen Fig. 1,1 die Reihenfolge der Kerne nach erfolgtem Vorbeiwandern zeigt, während Fig. 1,2 die Verteilung wiedergibt für den Fall, daß eine Verlagerung der Kerne unterbleibt, was ja sicher der Fall ist in den Promyzelien, in denen eine

mittlere Querwand vor der zweiten Kernteilung gebildet wird, aber auch in den anderen Fällen nicht ausgeschlossen ist.

Vergleichen wir mit Textfig. 1 die Textfig. 2, die die beiden vorkommenden Fälle von Kopulationen wiedergibt, so erscheint es sehr denkbar, daß die Fälle 1 und 2 hier den Fällen 1 und 2 in Fig. 1 derart entsprechen, daß in beiden eine Kopulation von Schwesterkernen vermieden wird. Gestützt wird diese Annahme durch die Beobachtung, daß im Fall 2 Fig. 2 die Basalzelle mitunter schon einen Kopulationsschlauch zur Spitze entsendet, während die mittleren Zellen noch nichts von einer Kopulation erkennen lassen.

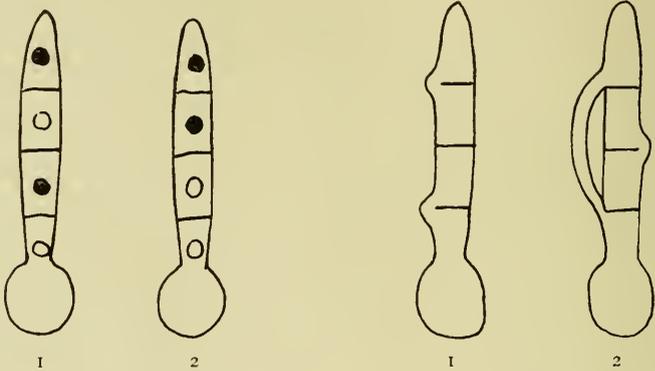


Abb. 1.

Abb. 2.

Andererseits wissen wir seit Knieps Untersuchungen an *Ust. violacea* und *Ust. Scabiosae* (1919), daß dort die Sporidien zweierlei Geschlechts sind und auch das Verhalten von *Urocystis Anemones* — dem das von *Cintractia* sehr ähnlich ist — läßt Kniep vermuten, daß von den vier kopulierenden *Urocystis*-sporidien zwei als Plus- und zwei als Minussporidien bezeichnet werden müssen (1921, S. 301). Diese Annahme wird durch das eigenartige Verhalten der *Cintractiapromyzelzellen* sehr bestärkt. Beweise dafür zu geben, war mir bisher unmöglich, weil die Keimkraft der Sporen zu bald erlahmte, um umfangreiche Untersuchungen zu ermöglichen. Weil wir aber bei *Cintractia Montagnei* die möglichen Lagen der 4 Promyzelkerne kennen — was bei *Urocystis* wie allen *Tilletiinen* nicht der Fall ist —, so erscheinen hier Untersuchungen aussichts-

reicher und sollen fortgeführt werden. Zunächst handelt es sich darum zu wissen, ob 2 Schwesterzellen überhaupt nicht kopulieren können und, falls es gelingt, sie durch Sprossung zu vermehren, ob die Nachkommenschaft solcher Zellen auch nicht kopulationsfähig ist. Ist dies der Fall, so wird die Trennung der Geschlechter bereits beim ersten Kernteilungsschritt vollzogen. Wahrscheinlich eignen sich zu solchen Untersuchungen auch eine Reihe weiterer Ustilaginienspezies, bei denen die Promyzelzellen auch in der gleichen Weise kopulieren können, wie der Hafer- und der Gerstenflugbrand und vor allem, nach Fischer von Waldheims Zeichnung, auch *U. violacea* selber.

Daß die geschilderten ersten Kernteilungen von *Tilletia* und *Cintractia* nun für die beiden Gruppen der Tilletiinen und Ustilaginien typisch sein sollten, ist nicht ohne weiteres anzunehmen. Immerhin hat Kniep bei *Urocystis Anemones* 4 Kerne in der keimenden Spore beobachtet, was dem Verhalten von *Tilletia* entspricht, und ich habe bei *Urocystis Violae*, *Entyloma Calendulae* und *Doassansia Sagittariae* ähnliches gefunden. Bei *Ustilago longissima* hingegen gehen wie bei *Cintractia Montagnei* die ersten Kernteilungen im Promyzelschlauch vor sich.

Die nun folgenden Mitteilungen beziehen sich auf das Vorhandensein bzw. Fehlen von Sporidienkopulationen.

#### *Urocystis Violae* (Sowerby) Fischer von Waldheim.

Tafel II. Fig. 18—21.

Wie schon eingangs erwähnt, wurden von den früheren Beobachtern, insbesondere von Brefeld bei der Keimung von *Uroc. Violae* keine Kopulationen beobachtet, ihr Fehlen sogar hervorgehoben (1895. S. 177), so daß hier einer der Fälle vorzuliegen schien, wo in einer Gattung neben Arten mit sicher kopulierenden Sporidien andere vorkommen, bei denen entweder das Paarkernstadium gar nicht oder auf eine von der üblichen abweichenden Weise gebildet wird. Allerdings liegen Angaben von Paravicini vor, wonach eine Kopulation doch vorkommen soll. Dieser Autor beschreibt die Keimung folgendermaßen: »Das Promyzel tritt aus der Spore durch einen Riß. Es ist kurz und besteht aus höchstens ein bis zwei Zellen. An

der Spitze teilt sich der Kern zwei- bis dreimal, so daß vier bis acht Kerne entstehen. Zugleich bilden sich endständig eine entsprechende Zahl kurzer dicker Auswüchse, in die je ein Kern wandert (Fig. 24). Wir betrachten diese Organe als Sterigmen analog denjenigen von *Tilletia Triticici*, und nicht als Primärkonidien. Aus ihnen sprossen dünne, kurze Myzelfäden, die endständig je eine spindelförmige Konidie abschnüren. Die in den Sterigmen sich befindenden Kerne wandern mit dem Protoplasma durch die Myzelfäden in die Konidien, worauf diese leicht abfallen (Fig. 25). Dann treten sie paarweise in Kopulation. Durch einen längeren oder kürzeren Verbindungsschlauch, der je ein Ende der Konidien verbindet, wandert der eine Kern aus einer Konidie in die andere (Fig. 26).« Unter Hinweisung auf die schon bei *Tilletia* geäußerte Kritik sei hier nur noch gesagt, daß auch die Mitteilung der Sporidienkopulation nicht den Tatsachen entspricht. Die endständigen spindelförmigen Konidien sind nicht ein-, sondern zweikernig (Fig. 19) und können durch Sprossung, genau wie dies für die *Cintractia*-sporidien geschildert wurde, zu neuen Sporidien auswachsen, in die das Protoplasma und die beiden Kerne hinüberwandern. Bis auf die lineale Form der *Cintractiakonidien* erhält man hier ganz gleiche Bilder. Durch den engen Kanal wandern naturgemäß die Kerne einer nach dem andern; es entsteht also jeweils ein Zustand, in dem Mutter- und Tochtorsporidie je einen Kern enthalten, und solche Stadien sind es wohl, die Paravicini für Kopulationen gehalten hat. Zum Unterschied von *Cintractia* sieht man aber die *Urocystissporidien* auch in lebhafter Vermehrung begriffen und dabei kommen regelrechte konjugierte Teilungen vor (Fig. 20). Es ist bei der Kleinheit der Kerne nicht immer leicht gewesen, hiervon deutliche Bilder zu erhalten und solche sind bisher auch nicht zur Darstellung gebracht worden, obwohl Paravicini an einigen Stellen konjugierte und nichtkonjugierte Teilungen gesehen zu haben angibt. Es lassen sich konjugierte Teilungen auch im parasitischen Zustand dieses und anderer Brandpilze nachweisen, während ich Einzelteilungen von Kernen des Paarkernstadiums bisher noch nicht beobachten konnte, ohne jedoch mich der Möglichkeit ihres Vorkommens verschließen zu wollen.

Was nun das Entstehen des Paarkernstadiums bei *Urocystis Violae* betrifft, so habe ich lange Zeit vergeblich nach der Stelle des Kernübertritts gesucht, fand aber schließlich, daß hier der prinzipiell gleiche Fall vorliegt wie bei *Uroc. Anemones* (Kniep 1921). Es werden aber hier nicht vier, sondern in der Regel acht Sporidien angelegt, die zunächst einkernig sind, und dann an der Basis sehr kleine Fusionsbrücken bilden, die man in der gedrängten Sporidienmenge nur schwer erkennen kann, und die offenbar auch von Brefeld übersehen worden sind. Die Analogie mit *U. Anemones* ist vollkommen. Wie dort häufig 3 Sporidien gebildet werden und der Keimschlauch selbst den 4. Kern enthält, so finden sich hier oft nur 7 Sporidien und der Keimschlauch enthält den 8. Kern. Fig. 19 zeigt diesen 8. Kern beim Übertritt in die 7. Sporidie. Da aber somit für *Uroc. Violae* das gleiche Verhalten wie für *Uroc. Anemones* festgestellt ist, soll dieser Hinweis genügen, und es kann wohl scheinen, als ob auch für andere *Urocystis*-arten das geschilderte Verhalten zuträfe.

*Uroc. occulta* wenigstens scheint sich nach R. Wolffs Zeichnungen (Bot. Zeitg., 1873, T. VII, Fig. 6, 7, 9, 10) ganz ähnlich zu verhalten wie *Uroc. Anemones*. Wie ich mich überzeugt habe, liegt auch der Fall bei *Entyloma Calendulae* nicht viel anders, mit der Modifikation, daß hier oft 6 Sporidien gebildet werden, und daß die Kopulationsbrücken nicht nur am Grunde, sondern ebensooft an der Spitze der Sporidien gebildet werden, wie dies schon de Bary abgebildet hat (a. a. O. Fig. 81). In all diesen Fällen scheinen sich aber nur Kerne zu paaren, die vom selben Fusionskern abstammen.

Die Entwicklung, die *Urocystis Violae* als Parasit in der Veilchenpflanze nimmt, fügt sich dem allgemeinen Schema gut ein; der Pilz entwickelt interzellulare zweikernige Hyphen, die mittels gallertiger Scheiden die Zellen der Wirtspflanze auseinander drängen, diese zugleich zu nachträglichem Wachstum und Zellteilungen anregend. Die Bildung der knäuelartigen Sporenmassen geschieht dadurch, daß eine oder einige Hyphen sich spiralig einrollen und mehrfach teilen. In solchen Hyphenstücken lassen sich dann konjugierte Teilungen nachweisen. Bekanntlich sind nicht alle Sporen eines Ballens lebendig und

keimfähig, sondern die Randsporen sind tot und lufthaltig. Bei der Anlage der jungen Sporen ist zunächst kein Unterschied zu gewahren; auch die äußeren zeigen Plasma und zwei Kerne, später aber wachsen einige der Sporen stark heran, bis sie in der Mitte zusammenstoßen (Fig. 21), wobei sie degenerierende Sporenanlagen zwischen sich zerdrücken. Zu gleicher Zeit verlieren auch die äußeren Sporen ihren Inhalt und werden nun mit Luft erfüllt, die offenbar dazu dient, beim Keimen die Sporenballen an der Wasseroberfläche zu halten.

Die Verschmelzung der Paarkerne findet in den jungen Sporen statt, wenn dieselben noch nicht ausgewachsen sind, und die Kerne sind dann noch recht klein. Die Sporenkeimung findet bei in Freiburg gesammeltem Material ohne Ruheperiode und zu jeder Jahreszeit statt und das ist verständlich, denn in milden Wintern hören hier die Veilchen nicht auf zu blühen, wenigstens an geschützten Stellen (vgl. Kniep 1921).

### Doassansia Sagittariae (Westendorp) Fisch.

Taf. II, Fig. 22, 23.

Ein anderes Verhalten als *Urocystis Violae* zeigt *Doassansia Sagittariae*, die in den Blättern des Pfeilkrautes (*Sagittaria sagittifolia*), meist in den Atemhöhlen, ihre Sporenballen erzeugt. Auch diese Sporenballen, die eine beträchtliche Größe erreichen können, sind von einer Schicht toter, luftführender Sporen umgeben, so daß sie nach dem Freiwerden auf der Wasseroberfläche schwimmen. Die Keimung, die zuerst von Fisch und Brefeld untersucht wurde, erfolgt erst nach einer Ruheperiode und geht in der Natur wohl so vor sich, daß durch Zerfaulen der Blätter die Sporenballen frei werden, an die Oberfläche steigen und nun erst keimen. Die Keimung ist aber durchaus nicht, wie angenommen wird, an die Jahreszeit gebunden. Es gelingt, sie jederzeit herbeizuführen, auch im Winter, wenn man das Material unter Wasser aufbewahrt und erst zum Keimen an die Oberfläche aufsteigen läßt. Denn bei *Doassansia sagittariae* zeigt sich besonders deutlich das starke Sauerstoffbedürfnis der Brandsporen bei ihrer Keimung<sup>1</sup>. Erst

<sup>1</sup>) Bauch sah bei Sauerstoffmangel die Sporidienkopulation von *Ust. violacea* ausbleiben.

wenn sie in die Nähe der Oberfläche gelangt sind, keimen die Sporen aus, und zwar dann innerhalb 10—18 Stunden. Die Keimung zeigt zunächst den für Tilletiinen typischen Verlauf mit der Eigenart, daß die Sporidien unter Wasser gebildet werden. Die besten Bilder davon lassen sich gewinnen, wenn man die Sporenballen vorsichtig zerreibt und in einem Tropfen Wasser verteilt.

Es zeigt sich nun, daß gewöhnlich 6, 7 oder 8 Sporidien auf dem nicht sehr langen Promyzel gebildet werden, und daß diese Sporidien nicht fusionieren.

Während ihrer Ausbildung hat sich der Sporenkern 3 mal geteilt, wobei die letzten Teilungen meist im Promyzelschlauch vor sich gehen. Nun wandert jeder der 8 Kerne in eine der Sporidien, und wo nur 6 oder 7 Sporidien vorhanden sind, bleiben die übrigen Kerne im Promyzel liegen. Noch während sie auf dem Promyzel aufsitzen, sprossen die Sporidien zu neuen Sporidien aus. Die erstgebildeten sowie die sekundären Sporidien sind 1kernig; Kopulationen kommen nicht vor, und man kann auch stets alle primären Sporidien zu sekundären Sporidien auswachsen sehen. Der ganze Inhalt der Muttersporidie entleert sich meist nicht in die Tochtersporidie, diese erhält häufig nur einen Teil des Plasmas, und da der Kern sich zugleich geteilt hat (Fig. 22), den Tochterkern. Die Vermehrung der Sporidien ist sehr lebhaft und führt dazu, daß die ganze Wasseroberfläche schließlich mit einer Kalmhaut solcher 1kerniger Sporidien überzogen ist, durch die die Infektion der jungen Sagittariablätter vollzogen wird, wie schon Brefeld bekannt war. Sind Kerne und Plasma im Promyzelschlauch zurückgeblieben, so beteiligen auch diese sich an der Vermehrung, indem nachträglich am Promyzel weitere Sporidien erzeugt werden, in die diese Kerne dann einwandern. Nur der letztzurückgebliebene Kern macht häufig eine Ausnahme, indem er sich im Promyzel teilen kann, und nur sein Tochterkern in eine neugebildete Sporidie eintritt, ein Vorgang, der sich öfters wiederholen kann (Fig. 22).

Durch das Ausbleiben der Kopulation weicht *Doassansia sagittariae* erheblich von *Doassansia Alismatis* ab, für welche Form das Vorkommen von Kopulationen festgestellt wurde.

(Brefeld, Cornu, Setchell), die übrigens den Hufeisenkopulationen der Urocystisarten ganz ähnlich sind.

Ein Paarkernstadium tritt aber auch bei *D. Sagittariae* ein, indes erst ziemlich kurz vor der Sporenbildung. Mit den einkernigen Sporidien geimpfte *Sagittariapflanzen* enthielten in ihren Interzellularen zunächst nur 1kernige Hyphen; vor der Sporenbildung aber wurden diese 2kernig, und die jungen Sporen zeigten verschmelzende Paarkerne, nicht anders, als dies Lutmann für *D. Alismatis* schon beschrieben und abgebildet hat, so daß also die hier herrschenden Verhältnisse durchaus an *Ustilago Maydis* erinnern. Auch dort hatte sich ja gezeigt (Rawitscher 1912), daß die Sporidienkopulationen ausbleiben; auch dort vermehren sich die 1kernigen Sporidien stark und infizieren die Maispflanze mit 1kernigen Hyphen.

Der Paarkernzustand kommt dort ebenfalls kurz vor der Sporenbildung zustande, indem zwischen 2 Nachbarzellen eine Querwand ganz oder teilweise aufgelöst wird, so daß die Kopulation also hier erst nachträglich stattfindet. Und ebenso scheint sich auch *Doass. Sagittariae* zu verhalten, allerdings ohne daß ich bisher den sehr mühseligen Beweis dafür hätte erbringen können. Denn in den im Sommer 1921 infizierten Pflanzen hatte sich der Pilz so stark entwickelt, daß die Bilder wenig übersichtlich waren. Immerhin sah ich häufiger jene unregelmäßigen, dickeren Zellen, die den Kopulationsbildern bei *U. Maidis* zu entsprechen scheinen.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen lassen zunächst erkennen, daß die Einförmigkeit im Verhalten der Brandpilze durchaus nicht so groß ist, als es die in den letzten Jahren veröffentlichten Mitteilungen der verschiedenen Beobachter scheinen lassen. Stellen wir uns vor, daß die Kopulation von Zellen, die vom selben Kopulationskern abstammen, bereits einen Rückschritt im geschlechtlichen Verhalten bedeuten, so würden wir in den Ustilagineen eine Familie sehen, in der dieser Rückschritt in verschiedenem Maße durchgeführt ist. Bei den *Tilletiinen* scheinen Kopulationen der Sporidien desselben Promyzels die Regel; bei den Urocystisarten, bei *Doassansia Alismatis* scheint eine andere Art der Kopulation aus-

geschlossen, und auch bei *Tilletia* und *Entyloma* zum mindesten recht selten zu sein. Bei den Ustilagoformen dagegen kommen auch Kopulationen von Sporidien verschiedenen Ursprungs vor; aber nirgends müssen die Sporidien — soweit bekannt — verschiedenen Sporen entstammen, um kopulationsfähig zu sein.

Wir können ferner innerhalb der großen Gruppe zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen beobachten: eine führt dazu, den haploiden Zustand möglichst auszudehnen, und die extremsten Beispiele hierfür, die wir bis jetzt kennen, sind *Ustilago Maidis* und *Doassansia Sagittariae*. Die andere Richtung führt zu Formen mit sehr kurzer haploider Entwicklung, und *Urocystis Anemones* mit nur 4 haploiden Zellen wäre neben *Cintractia Montagnei* für diese Tendenz der extremste jetzt bekannte Vertreter. *Doassansia Alismatis*, die sich offenbar fast genau so verhält, ist aber die nächste Verwandte von *D. Sagittariae*! Das sexuelle Verhalten richtet sich somit keineswegs nach der Verwandtschaft. Formen bei denen die Sexualität ganz unterdrückt wäre, die also nur im einkernigen oder paarkernigen Zustand vorkämen, sind bisher nicht bekannt; Kernverschmelzungen in der heranreifenden Spore sind bei allen daraufhin untersuchten Arten beobachtet worden.

Die Reduktionsteilungen gehen bei der Sporenkeimung vor sich und zwar scheint die Entstehung von 4 Tochterkernen aus dem Sporenkern zum mindesten erforderlich, bevor Kopulationen eintreten können. Die Ustilagoformen erzeugen wohl allgemein ein 4zelliges Promyzel mit 4 Primärsporidien. Bei den Tilletiinen ist das Promyzel wohl stets einzellig, die Zahl der Primärsporidien aber schwankend. Hier werden so viele Kerne erzeugt, als später Sporidien gebildet werden, oder mitunter, — wo ein Promyzelrest als Sporidie fungiert — ein Kern mehr. Die Mindestzahl ist 4 bei *Urocystis Anemones*; die bisher beobachtete Höchstzahl ist 16 bei *Tilletia Tritici*. Bei *Neovossia*, wo 30—50 Sporidien gebildet werden sollen, müssen wir einen Zerfall des Sporenkerns in ebensoviele Tochterkerne erwarten.

---

## Zusammenfassung.

1. Bei *Tilletia Tritici* (und *T. Lolii*) findet die Reduktionsteilung innerhalb der Spore statt; hier werden bereits so viele Kerne vorgebildet, als später Sporidien am Promyzel gebildet werden.

2. Bei *Cintractia Montagnei* finden die ersten Kernteilungen nicht in der Spore statt, sondern bei der Keimung des Promyzels in diesem. Dabei treten zwei verschiedene Verteilungsmodi der 4 Promyzelkerne auf.

3. Die Kopulation findet zwischen je zweien der ersten vier Zellen des Promyzels von *Cintractia* statt, und zwar kann sie ebenfalls in zwei verschiedenen Weisen vor sich gehen.

4. *Urocystis Violae* verhält sich ebenso wie *Urocystis Anemones* nach Knieps Mitteilung, nur daß hier meist 8 (7) primäre und 4 sekundäre zweikernige Sporidien entstehen.

5. *Doassansia Sagittariae* zeigt keine Sporidienkopulationen. Hier sind auch die sekundären, tertiären usw. Sporidien einkernig, ebenso die infizierenden Hyphen. Das Paarkernstadium tritt erst kurz vor der Sporenbildung auf; das Verhalten erinnert an *Ustilago Maidis*.

---

Da die hier mitgeteilten Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, mag ihre Unvollständigkeit entschuldigt werden. Auch an dieser Stelle sei Herrn Dr. Funk, Frl. Dr. R. Stoppel, Herrn Prof. Moebius, Herrn Prof. Kniep, Herrn Dr. Laibach und Herrn Joh. Bartsch mein wärmster Dank für liebenswürdige Unterstützung mit Material ausgesprochen, für das ich auch in Zukunft allen freundlichen Übersendern dankbar sein werde.

Freiburg i. B., Botanisches Institut, im Januar 1922.

---

## Zitierte Literatur.

- Bauch, R., Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. Biol. Centralbl. 1922. **42**, 9—38.
- Brefeld, C., Botanische Untersuchungen über Hefepilze. Unters. a. d. Gesamtgebiete der Mykologie. Heft 5. Leipzig. 1883. Heft 11, 12. Münster. 1895.
- Cornu, Sur quelques Ustil. nouv. ou peu connues. Ann. sc. nat. Bot. 1883. 6. sér. **15**, 269—296.
- Dangeard, P. A., Recherches sur la reprod. sex. des champignons. Le Botaniste. 1893. **3**, 240—281.
- Dastur, Jehangir, Cytology of *Tilletia Tritici*, Bjerck. Wint. Ann. of Bot. 1921. **35**, No. 139, 399—408.
- Fisch, Entwicklungsgeschichte von *Doassansia Sagittariae*. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2**, 405—413.
- Fischer v. Waldheim, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869. **7**, 61—145.
- Harper, R. A., Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad. 1899. **12**, part. II. 475—498.
- Kniep, H., Über *Urocystis Anemones* (Pers.) Winter. Zeitschr. f. Bot. 1921. **13**, 289—311.
- , Untersuchungen über den Antherenbrand. Ebenda. 1919. **11**, 257—284.
- Lutman, B. F., Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad. 1910. **16**, part. II. 1191—1244.
- Paravicini, E., Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. Ann. mycologici. 1917. **15**, 57—96.
- Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**, 673—706.
- , Zur Sexualität der Brandpilze: *Tilletia Tritici*. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 310—314.
- Schellenberg, H. C., Die Brandpilze der Schweiz. Bern. 1911. (Bd. III, Heft 2 der Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz.)
- Winter, Notizen über die Familie der Ustilagineen. Flora. 1876. **59**, 145—152, 161—172.
- Zillig, Hermann, Über spezialisierte Formen beim Antherenbrand, *Ustilago violacea* (Pers.) Fuck. Centralbl. f. Bakt., Parasitenkunde n. Infektionskrankh. 1921. **53**, II, 33—74.

## Figurenerklärung.

## Taf. I, II.

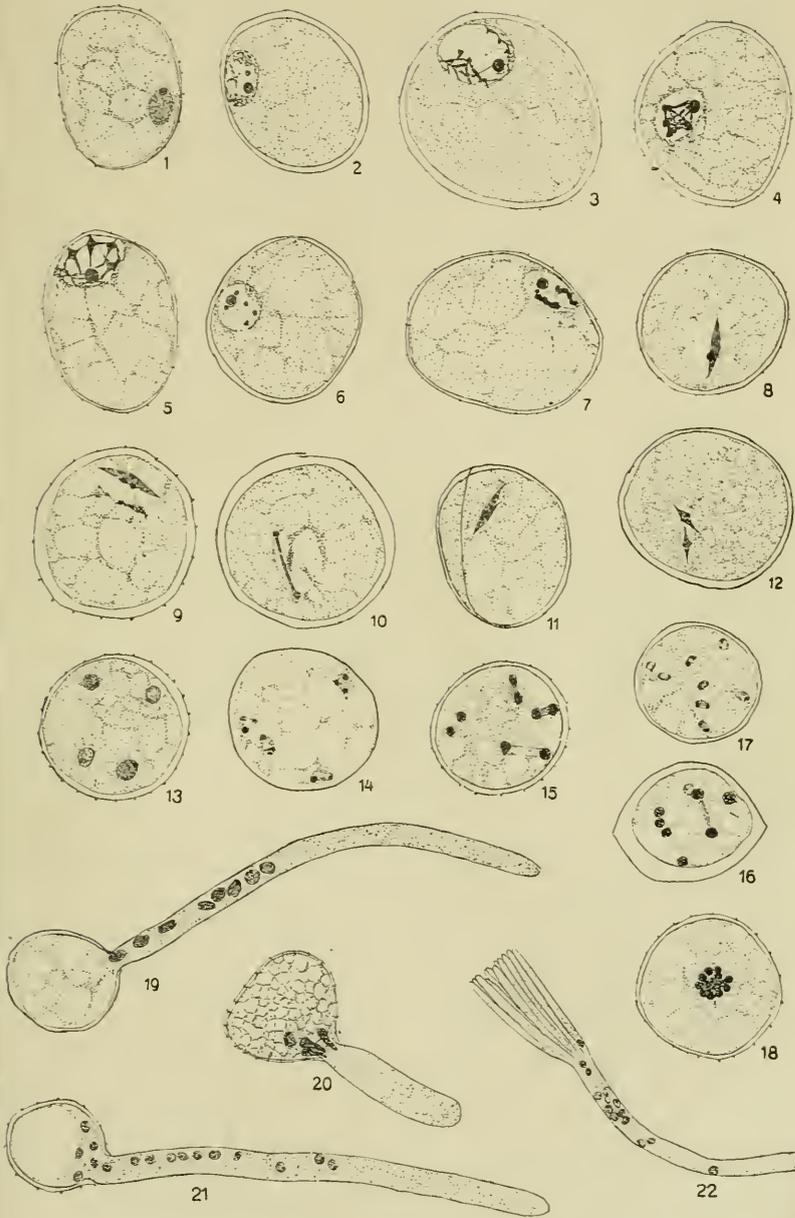
Die Figuren wurden mit Hilfe Zeißscher Apochromate und Kompensationsokulare und des Abbeschen Zeichenapparates bei den angegebenen Vergrößerungen entworfen und auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

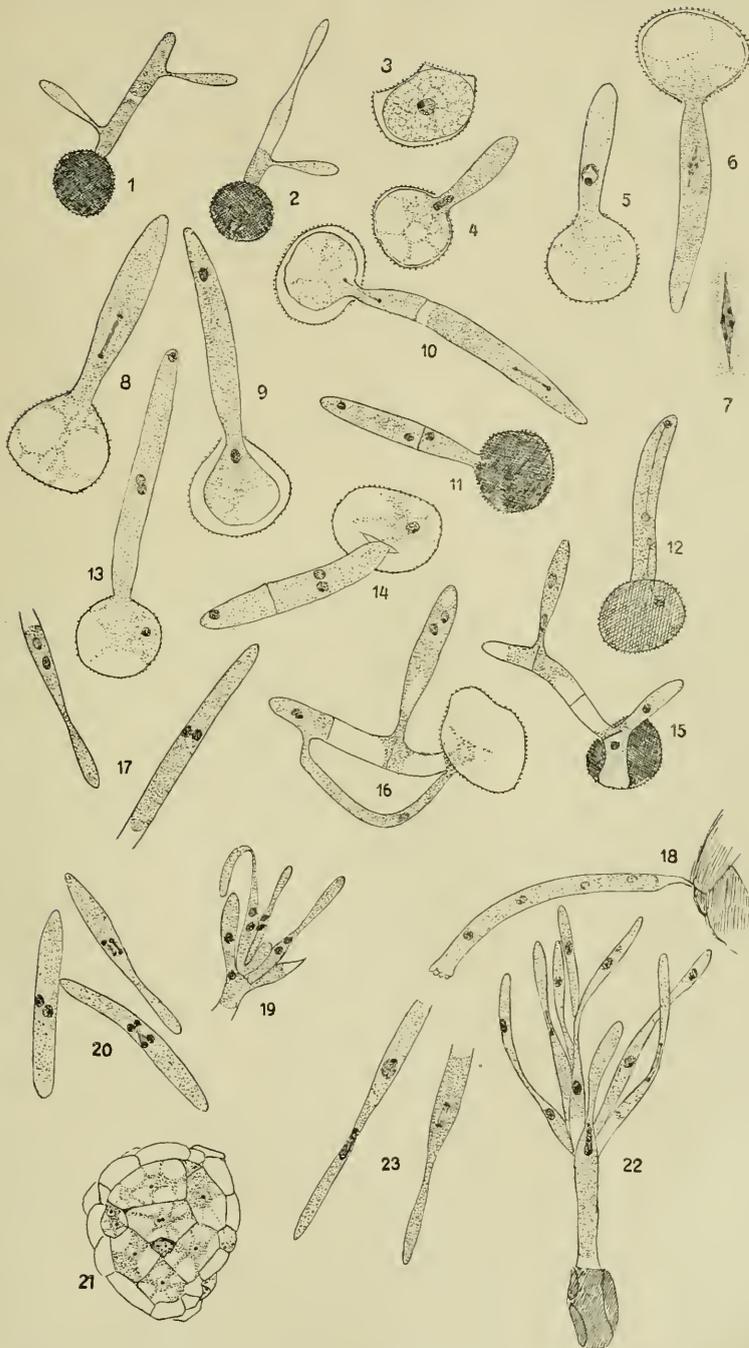
Taf. I. *Tilletia Tritici*.

- Fig. 1. Ruhende Spore. 1000:1.  
 Fig. 2—7. Sporen, die 47 Stunden in Wasser angekeimt waren; die Kerne verschiedene Synapsis-ähnliche Zustände zeigend. 1500:1.  
 Fig. 8—10. Der erste Kernteilungsschritt. Sporen 47 Stunden alt. 1500:1.  
 Fig. 11, 12. Der zweite Kernteilungsschritt. Sporen 47 Stunden alt. 1500:1.  
 Fig. 13, 14. Vierkernstadium. Sporen 47 Stunden alt. 1500:1.  
 Fig. 15—18. Sporen 2—3 Tage alt. 8—16 Kerne zeigend, zum Teil in Teilung. 1000:1.  
 Fig. 19—22. Bildung des Keimschlauchs. 750:1.  
 Fig. 20. Dasselbe bei *Till. Lolii*, nur 4 Kerne zeigend, Spore nicht mit  $H_2O_2$  gebleicht. 750:1.

## Taf. II.

- Fig. 1—17. *Cintractia Montagnei*.  
 Fig. 1, 2. Sporenkeimung nach dem Leben. 500:1.  
 Fig. 3—6. Bildung des Keimschlauches bis zur 1. Kernteilung. 1000:1.  
 Fig. 7. 1. Kernteilung. 1500:1.  
 Fig. 8. Dasselbe, späteres Stadium. 1000:1.  
 Fig. 9—11. Bildung der 4 Plasmazellen, ohne daß die mittleren Kerne aneinander vorbei wandern können. 1000:1.  
 Fig. 12—14. Die mittleren Kerne können aneinander vorbei wandern. 1000:1.  
 Fig. 15, 16. Kopulationsfiguren. 1000:1.  
 Fig. 17. Zweikernige Sporidien. 1000:1.  
 Fig. 11 und 15 zeigen nicht gebleichte Sporen.  
 Fig. 18—21. *Urocystis Violae*.  
 Fig. 18. Keimung. 750:1.  
 Fig. 19. Sporidienkopulation. 750:1.  
 Fig. 20. Zweikernige Sporidien, sich vermehrend. 1000:1.  
 Fig. 21. Bildung der Sporenballen. 750:1.  
 Fig. 22, 23. Keimung der Sporen und Vermehrung der Sporidien bei *Doassansia Sagittariae*. 750:1.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Rawitscher Felix Kurt

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. 273-296](#)