LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Biologie von Ascobolus citrinus nov. spec.

Von

Georg Schweizer.

Mit 20 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Durch die bekannte Arbeit von Clausſen über Pyronema wurde das Interesse an der Sexualität der Askomyzeten erneut wachgerufen. Wenn auch die Zahl der Arbeiten, die nach Clausſens Untersuchung über diese Frage entstanden, gering ist, so lassen sie doch schon erkennen, welche große Mannigfaltigkeit in der Entwicklung der Fruchtkörper vorliegen kann. Es wird die Aufgabe der Zukunft sein, die einzelnen Formen und Familien nach dieser Richtung hin erneut zu untersuchen. Die folgende Abhandlung soll hierzu einen Beitrag liefern. Es handelt sich hier vor allem um einen Ascobolus, dessen Entwicklungsgeschichte genauer verfolgt wurde. Zu dieser habe ich noch in einem besonderen Abschnitt biologische Beobachtungen hinzugefügt, die ich bei meinen Untersuchungen machte und die mir der Erwähnung wert erscheinen.

Der Pilz, der meinen Untersuchungen zugrunde lag, ist eine bisher nicht beschriebene Form der genannten Gattung. Wenigstens konnte ich ihn mit keinem der in den gebräuchlichen Floren angeführten Pilzen dieser Gattung identifizieren. Er erinnerte an Ascobolus fimipustris. Die Form hat gleich große und gleich geformte Asci und Sporen, unterscheidet sich aber von ihm dadurch, daß hier die Sporen zweireihig im Ascus liegen und dauernd violett gefärbt bleiben, während bei meiner Form die Sporen einreihig und hellbraun gefärbt sind. Ich fand ihn beim Durchmustern von unter Glasglocken aufgestelltem

Kaninchenmist. Der Fruchtkörper hatte eine zitronengelbe Farbe, weshalb ich ihn Ascobolus citrinus nov. spec. nenne[1].

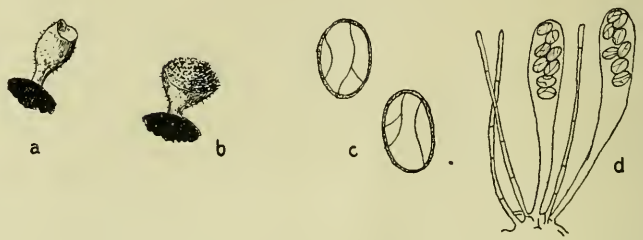


Abb. 1. Ascobolus citrinus Schw. n. sp. a = junges, b = reifes Apothecium, c = Sporen, d = Asci mit Paraphysen.

II. Entwicklungsgeschichte.

a) Äußere Morphologie.

Ein Dekokt von Kaninchenkot mit nachherigem Zusatz von Agar schien mir bei den Untersuchungen der gegebene Nährboden zu sein, da ja Ascobolus citrinus auf Kaninchenmist gefunden wurde. Den Dekokt bereitete ich in der Weise, daß ich zirka 500 g Kaninchenkot zweimal mit je 500 g Wasser in einer Porzellanschale erhitzte, durch ein wollenes Tuch kolierte und schwach auspreßte. Nach dem Eindampfen der Flüssigkeit auf die Hälfte wurde 2,5% mit gewöhnlichem Wasser gut ausgewaschener Agar zugesetzt, das Ganze in einem Emailletopf bis zur Lösung gekocht, in einem Warmwasser-

[1]) Die genauere Beschreibung ist folgende:

Apothecien: 1—3 mm groß, anfangs kugelig geschlossen, schwach gestielt, dann becherförmig mit unregelmäßigem Rand sich öffnend (Abb. 1a), zitronengelb und außen schwach kleiig gestäubt; bei der Reife die Fruchtscheibe stark hervorgewölbt und durch die hervorragenden Asci hellbraun punktiert (Abb. 1b). Asci Keulig (Abb. 1d), 180—200 μ lang, 18—20 μ breit, in großer Anzahl, mit einem Deckel sich öffnend. Jod färbt die Asci gelbbraun, mit einem schwachen Stich ins Violette. Sporen: Zuerst farblos, dann violett, bei der Reife hellbraun, einreihig im Ascus liegend, 17—19 μ lang, 8—10 μ breit, elliptisch stumpf, mit wenigen feinen, zum Teil zusammenfließenden Längsstreifen (Abb. 1c). Paraphysen: Fädig septiert, oben unverdickt, 4—5 μ breit, in gelblichen Schleim gebettet, unverzweigt, Jod färbt die Paraphysen gelbbraun. Gehäuse: Parenchymatisch, farblos, durch Jod kaum gelblich gefärbt. Fundort: Auf Kaninchenmist aus Lustnau bei Tübingen.

trichter durch eine, mit Mull umgebene, dünne Lage Zellstoff in Kolben filtriert und im Autoklaven sterilisiert.

Zur Gewinnung von reinem Sporenmaterial diente die Methode des »Schleudernlassens«. Reife Fruchtkörper wurden sorgfältig vom Mist abgenommen und auf einen Objektträger gebracht. Zu beiden Seiten eines Apotheciums wurden schmale, vorher durch die Flamme gezogene Glasstreifen aufgelegt. Darauf ruht dann ein mit Mistagar bestrichener Objektträger. Mehrere solche Objektträger wurden in eine feuchte Kammer gebracht und dem Licht ausgesetzt, wobei direktes Sonnenlicht zu vermeiden ist. Nach einigen Stunden, oft schon nach Minuten, werden die Sporen auf den Agar geschleudert und können dann mit demselben in Petrischalen übertragen werden, oder auf den Objektträgern zur Keimung gebracht werden.

Auf solchen Kulturen ließ sich die Sporenkeimung und die Entwicklung des Myzels gut beobachten.

Der Keimung[1] von Ascobolus citrinus geht ein ziemlich starkes Anschwellen seiner Sporen voraus. Sie verlieren ihr gleichmäßiges Aussehen und erscheinen unregelmäßig geformt, wie dies ein Vergleich der Abb. 2 und 3 zeigt. Aus den Sporen brechen dann durch unregelmäßiges Zerreißen der Wandungen ein oder in sehr seltenen Fällen zwei Keimschläuche hervor, die nach kurzer Verlängerung oft schon in der Nähe der Sporen einen Seitenast bilden, wie dies Abb. 4 erkennen läßt. Durch Spitzenwachstum und weiteres Austreiben von Seitenzweigen in akropetaler Reihenfolge unter gleichzeitiger Bildung von Querwänden entwickelt sich bei Zimmertemperatur und gedämpftem Licht rasch das Myzel. Die Länge der Myzelzellen schwankt zwischen 80 und 200 μ. Ein Fluten des Plasmas in den Hyphen, wie es z. B. Harper (7) beobachtete, und zwar durch durchbrochene Querwände hindurch, konnte ich nicht feststellen. Zwischen Myzel, welches aus einer Spore hervorgegangen ist und einem solchen, das durch Umimpfen aus einigen Hyphenzellen entstanden ist, ist kein Unterschied wahrzunehmen. Der Pilz sendet außer kurzen Lufthyphen auch Myzelfäden bis annähernd $^1/_2$ cm tief in das Substrat hinein. Die weitere Entwicklung wurde auf Objektträgerkulturen oder

[1]) Über deren Bedingungen vgl. Abschnitt 2.

auf solchen in Erlenmeyerkolben verfolgt. Ich gab, wenn irgend möglich, diesen Gefäßen den Vorzug, weil infolge der größeren Substratmenge (zirka 1,5 cm Höhe) die Fruktifikation eine stärkere war. Dieses genügt aber noch nicht, das Myzel zu einer besonders reichlichen Fruktifikation zu bringen. Versuche ergaben mir, daß schwach alkalische Reaktion des Mistdekokts sowohl auf das Wachstum des Myzels, als auch auf die Bildung der Fruchtkörper günstig einwirken, während sauer

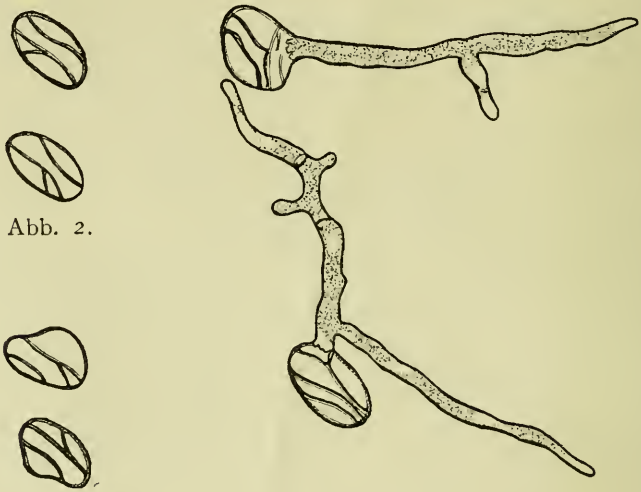


Abb. 2. Abb. 3. Abb. 4.

Abb. 2—4. Askosporen. 2 reif, 3 gequollen, kurz vor der Keimung, 4 gekeimt.

reagierende Nährböden ein äußerst langsames Wachstum des Myzels und Oidienbildung statt Apothecienentwicklung ergaben. Es treten wohl auf solchem Mistagar nach 10—12 Tagen Fruchtkörper auf, aber in solch geringer Anzahl, daß schon von vornherein eine Untersuchung unmöglich erscheint.

Auch der Zusatz einer Nährlösung bestehend aus:

2 % Rübenzucker
0,05 % KH_2PO_4
0,05 % NH_4NO_3
0,02 % $MgSO_4$
0,001 % $Fe_3(PO_4)_2$

zum Mistdekokt hatte wenig Einfluß auf die Fruchtkörperbildung. Obgleich anzunehmen ist, daß in einem Mistdekokt genügend organische N-Verbindungen zur Ernährung der Pilze vorhanden sind, so machte ich, nachdem auf Zusatz anorganischer Nährstoffe und von Kohlenhydraten kein wesentlicher Erfolg eingetreten war, den Versuch mit einem Zusatz von Asparagin (0,1—0,5 %). Daraufhin trat ein rascheres Wachstum des Myzels und eine merkliche Steigerung der Fruchtkörperbildung ein, welch letztere aber noch nicht vollständig befriedigte. Die Wirkung des Asparaginzusatzes deutete darauf hin, daß die Ernährung des Mistpilzes durch Eiweißkomponenten gefördert werden könne. Nach längerem Probieren mit verschiedenen Eiweißkomponenten (Harnstoff, Alanin, Indol), von denen keines denselben Erfolg wie Asparagin zeitigte, machte ich den Versuch, dem Mistagar an Stelle von Eiweißkomponenten reines Eiweiß zuzuführen. Der so erhaltene Nährboden erwies sich als vortrefflich, und die Fruchtkörper traten in reichlicher Anzahl, zirka zehn pro Quadratzentimeter, auf.

Da beim Sterilisieren das Eiweiß als Coagulum ausfallen würde und so für die Ernährung wohl schwerer zugänglich wäre, so wurde bei der Bereitung des Nährbodens betreffs des Eiweißzusatzes folgende Methode angewandt:

10 g festes Hühnereiweiß (Albumen ovi siccum) werden in einem Reagenzglas mit einem Wattepfropfen verschlossen und im Heißluftschrank sterilisiert. Alsdann wird letzteres in 50 ccm noch lauwarmem, sterilem Wasser in einem Kochkolben, der ebenfalls mit Watte verschlossen ist, gelöst und diese Lösung einem Liter 2,5proz. sterilen, und auf 60° abgekühlten schwach alkalisch reagierenden Mistagars zugesetzt. Der Nährboden ist nach leichtem Umschwenken sofort in die sterilen Kulturgefäße auszugießen, da er ein nochmaliges starkes Erhitzen nicht aushält Genannte Manipulationen wurden in einem Impfzimmer und möglichst rasch vorgenommen. Vor dem Sterilisieren des Mistagars ist ein Zusatz von 0,02 % KH_2PO_4 und $MgSO_4$ zu empfehlen. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß dieser Nährboden auch für andere Mistpilze geeignet ist, wie mir Versuche mit Coprinus deutlich ergaben.

Die Nährböden in den Erlenmyerkolben und Petrischalen müssen frei von Kondenswasser sein, weil in diesem das Myzel zugrunde geht. Zur Entfernung des Kondenswassers empfiehlt es sich, die sterilen Kulturgefäße mit den Nährböden vor der Impfung einige Tage in einen Thermostaten bei 40—50° zu stellen.

Die ersten Stadien der Fruchtkörperbildung ließen sich auf Objektträgerkulturen gut verfolgen. Beim Durchmustern solcher 4—5 Tage alten Kulturen fallen zuerst in der Nähe der Impfstelle an den Seitenzweigen, weniger an den Hauptästen, größere keulige oder kugelige Austreibungen auf. Das gleiche findet man an Kulturen auf sterilem Kaninchenmist, wenn man von solchem nach der gleichen Zeit mit der Nadel Myzel abnimmt (Abb. 8). Nach kurzer Zeit wird ein solches Gebilde durch eine Querwand von der Ursprungszelle getrennt (Abb. 9). Durch Streckung, unter weiterer Bildung von Querwänden, wächst die Keule über das Substrat hinaus in die Länge (Abb. 12) und erfährt am verdickten Ende eine Krümmung, erreicht sodann die größte Dimension, um sich nach einer nochmaligen Krümmung nach unten zu wieder zu verjüngen. Die so entstandene verdickte Hyphe, das Sexualorgan, ist, wie Abb. 11 zeigt, abgesehen von den Stielzellen, durch Querwände in sechs größere Zellen geteilt, von denen die eine im Bogen am höchsten gelegen, alle übrigen an Größe übertrifft (Abb. 5 und 11) und, wie wir später sehen werden, als Askogon aufzufassen ist. Die beiden Krümmungen scheinen nicht ganz in einer gemeinsamen Ebene zu verlaufen, so daß das Sexualorgan ein, wenn auch nur schwaches, schraubiges Aussehen hat.

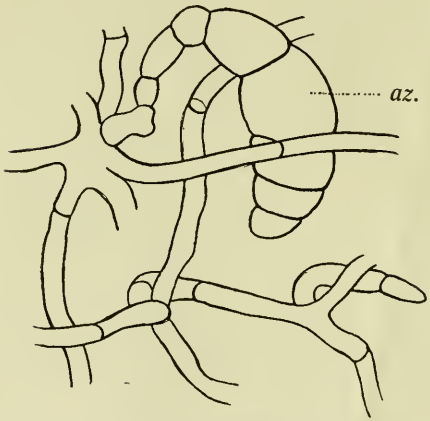


Abb. 5. Fertige »Woroninsche Hyphe«, noch ohne Hüllhyphen.

An der Basis des Stiels sprossen mehrere dicke Hyphen heraus, verzweigen sich wirr durcheinander und stützen so als pseudoparenchymatisches Gewebe das Sexualorgan, indem sie es kugelig umhüllen. Von diesem Moment an sind die Fruchtkörper mit bloßem Auge als kleine zirka $^1/_4$ mm große, gelbe Kügelchen auf dem Substrat sichtbar. Zur Befestigung des Fruchtkörpers auf dem Nährboden wachsen auch mehrere Hyphen von dessen Basalteil aus in das Substrat hinein (Traghyphen). Die Fruchtkörper nehmen allmählich eine birnförmige Gestalt an. Anfänglich sind diese vollständig geschlossen; sie öffnen sich oben an der Spitze, wodurch das Hymenium frei wird (Abb. 1 a). Wenn man von diesen Quetschpräparate macht, so erkennt man, daß Paraphysen bereits reichlich ausgebildet sind, und Längsschnitte zeigen, daß sich erstere oberhalb der Mitte des Fruchtkörpers über der verdickten sechszelligen Hyphe kugelig zusammenwölben. Die Paraphysen weichen von denjenigen Hyphen, aus denen sie entstanden und dem Gewebe, das den unteren Teil des Fruchtkörpergehäuses bildet, wesentllich ab. Sie sind viel dünner, regelmäßig septiert und unverzweigt (Abb. 11). Durch Aussprossen zahlreicher askogener Hyphen aus der größten, und wie oben schon erwähnt, im Bogen des Sexualorgans am höchsten gelegenen Zelle az werden die Paraphysen auseinandergedrängt. Inzwischen hat sich der becherartige Fruchtkörper weiter verwandelt. Das Hymenium breitet sich immer weiter scheibenförmig aus, so daß schließlich der Fruchtkörper ein schüsselartiges Aussehen bekommt. Wenn die Asci reif sind, wölbt sich die Fruchtscheibe kugelig hervor (Abb. 1 b). Vollkommen reife Asci ragen mit ihren Enden über das Hymenium hinaus, so daß die Fruchtscheibe durch die durchscheinende Farbe der Sporen bräunlich punktiert erscheint. Jeder Fruchtkörper enthält eine große Anzahl von Ascen. Bei der Reife derselben werden die Sporen unter Abheben eines Deckels herausgeschleudert.

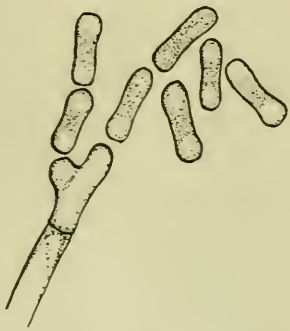


Abb. 6. Oidienbildung.

Bei Ascobolus citrinus konnte ich außer der Fortpflanzung durch Ascussporen fast in jeder Kultur auch eine solche durch Oidien beobachten. Letztere entstehen einfach durch Abschnürung kleinerer Zellen an den Hyphen (Abb. 6).

b) Kernverhältnisse.

Die Beobachtung der ersten Entwicklungsstadien lassen sich gut auf Objektträgerkulturen machen. Auch die ersten Anlagen des Fruchtkörpers können dabei studiert werden. Diese erscheinen auf der dünnen Substratschicht nicht sehr häufig, aber doch sind sie bei einer größeren Zahl von Objektträgerkulturen zahlreich genug, um den Bedarf an Untersuchungsmaterial zu decken. Man kann auch zum Studium der jungen Fruchtkörper, wie schon erwähnt, von sterilem Kaninchenmist Myzel in etwas vorgeschrittenem Entwicklungsstadium nehmen. Die mittleren und älteren Stadien müssen an Schnitten untersucht werden, da das Sexualorgan umhüllt wird und sich der direkten Beobachtung entzieht.

Zur Herstellung von Schnitten wurde Material aus Erlenmeyerkolben benützt. Es wurden $^1/_2$—1 qcm große und zirka 3 mm dicke, dicht mit jungen Fruchtkörpern besetzte Stücke aus dem Mistagar herausgeschnitten, 3—5 Minuten in die Merkelsche Fixierflüssigkeit gebracht, mit Alkohol entwässert und über Xylol in Paraffin von 47—50° Schmelzpunkt übergeführt. Die Temperatur darf, wenn das Material nicht geschädigt werden soll, 55° nicht übersteigen. Gefärbt wurde in der Regel nach der Heidenhainschen Eisenalaun-Hämatoxylinmethode. Die Schnittdicke betrug 4—7 μ. Die Schnitte dürfen höchstens 15 Minuten gebeizt werden, dagegen empfiehlt sich ein längeres Belassen derselben, als gewöhnlich geschieht, im Hämatoxylin (zirka sieben Stunden), da die Sexualkerne schwer zu tingieren sind. Nach der üblichen Differenzierung mit 1% Eisenalaunlösung wurde mit einer schwachen wässerigen Lösung von Orange G nachgefärbt, die nicht zu lange, höchstens 1—2 Minuten wirken durfte. Darauf wurden die Schnitte leicht mit Wasser abgespült und weiterhin in Alkohol und Xylol übertragen. Als Einschlußmittel benützte ich mit Xylol verdünnten Kanadabalsam. Die Objektträgerkulturen wurden nach demselben Verfahren gefärbt.

Das Myzel ist aus mehrkernigen Zellen zusammengesetzt. Junge Zellen sind dicht mit Plasma gefüllt, ältere sind vakuolig. Die Zahl der Kerne in den einzelnen Zellen ist sehr wechselnd (Abb. 7). Im Plasma und hauptsächlich an den Querwänden beobachtet man häufig »metachromatische Körperchen«. Wie die vegetativen Zellen, so sind auch diejenigen der großen ge-

Abb. 7. Einzelzelle aus dem Myzel.

Abb. 8. Abb. 9. Abb. 10.

Abb. 8—10. Anlage der »Woroninschen Hyphe«.

bogenen Hyphe von Anfang an mehrkernig. Allerdings sind die Kerne in den jungen Fruchtkörperanlagen, die mit dichtem Plasma angehäuft sind, nicht immer leicht nachzuweisen. Bei ganz jungen Anlagen leistet die Färbung mit Karmalaun nach vorheriger Fixierung mit Merkelscher Lösung einige Dienste. Differenziert wird hier mit 5% Alaunlösung. Die Kerne im jungen Sexualorgan sind von denjenigen der vegetativen Hyphen im Anfang an Größe nicht zu unterscheiden. Doch nehmen erstere aber im Laufe der Entwicklung erheblich an Größe zu.

Die Abb. 8—10 zeigen die jungen mehrkernigen Anlagen des Sexualorgans. Beim Vergleich ihrer Kerne mit denjenigen in Abb. 7 ist kein Größenunterschied zu bemerken. Abb. 11 stellt einen Schnitt durch ein ausgewachsenes Sexualorgan dar. Die Kerne haben bedeutend an Größe zugenommen und sind von diesem Entwicklungsstadium an bis zur Ascusbildung leicht von denen vegetativer Hyphen zu unterscheiden. Auch die askogene Zelle az tritt deutlich hervor, wenngleich das gesamte

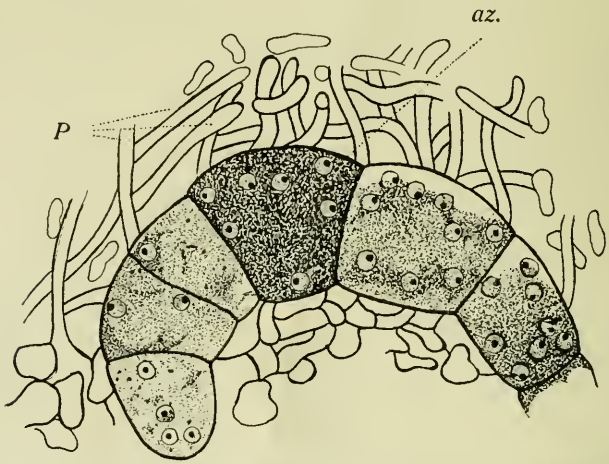


Abb. 11. Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper. Woroninsche Hyphe nicht vollständig in der Schnittebene liegend. Kerne ihrer Zellen wesentlich vergrößert.

Sexualorgan in den Schnitten nicht in seiner Vollständigkeit enthalten war. Die Zahl der Kerne in den einzelnen Zellen dieses konnte ich nicht feststellen. Auch konnte ich darin nie Kernteilungsfiguren auffinden. In späteren Entwicklungsstadien, bei denen in den Schnitten schon Paraphysen zu erkennen sind, beobachtet man, daß die Zelle az mit vielen Kernen angefüllt ist, die in der Mitte dichter beisammenliegen (Abb. 12). Die zu beiden Seiten dieser großen Zelle gelegenen etwas kleineren erscheinen mit Ausnahme der Stielzellen leer und in den Wandungen ist nunmehr je eine deutliche Öffnung festzustellen. Die genannten leeren Zellen sowie die Wandperforationen konnte ich nicht alle gleichzeitig in ein und demselben Schnitt

beobachten, da bei der schwach schraubigen Form der großen Hyphe diese, wie gesagt, nie in ihrem ganzen Verlauf median getroffen werden kann. Die große Anzahl der Kerne in der Zelle az (Abb. 12 und 13), sowie die Wanddurchbrechungen, die die benachbarten Zellen mit ihr in Verbindung setzen und das nachherige Fehlen von Kernen in denselben kann ich nur durch ein Überwandern der Kerne von den Nachbarzellen in die Zelle az erklären. In Abb. 12 und 13 ist nur je eine benachbarte leere Zelle im Schnitt getroffen, die Wanddurch-

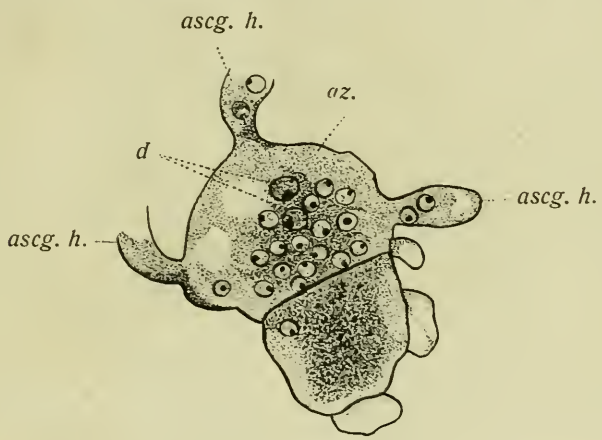


Abb. 12. Querschnitt durch das Askogon az mit einer Nachbarzelle. d = zwei Kerne im Beginn der Degeneration; ascg. h. = askogene Hyphen.

brechungen lagen dagegen nicht in der Schnittebene. In Abb. 16 sind zwei solcher Wandperforationen zu erkennen. Weitere Öffnungen, welche die Nachbarzelle mit der Zelle az durch Auflösen der Wandungen in Verbindung setzen, zeigen die Abb. 14 und 15. Die punktierten Linien sollen das gesamte Sexualorgan der besseren Veranschaulichung halber ergänzen. Leider konnte ich in den Schnitten nirgends einen Kern auffinden, der gerade beim Passieren einer Wanddurchbrechung war. Nach dem Überwandern der Kerne aus den Nachbarzellen in die große Zelle az und Sammeln derselben in der Mitte sprossen aus ihr zahlreiche askogene Hyphen aus, die zuerst nur als fingerförmige an der Basis leicht eingeschnürte Ausstülpungen zu erkennen sind, sich aber rasch verlängern und

lebhaft verzweigen. Die Abb. 12 und 13 zeigen außer älteren auch ganz junge askogene Hyphen (ascgh). Da das Aussprossen der askogenen Hyphen nur aus der großen Zelle az, nicht aber aus den Nachbarzellen erfolgt, so muß diese als Askogon gedeutet werden, während die zu beiden Seiten liegenden Zellen die Antheridien vertreten. Von der Mitte des Askogons wandern Kernpaare in die askogenen Hyphen hinein (Abb. 12 und 13).

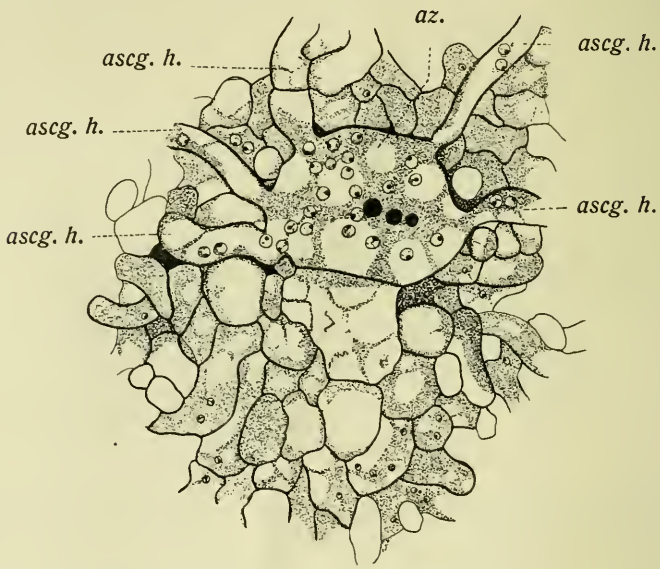


Abb. 13. Eintritt der Kernpaare in die askogenen Hyphen. Nachbarzelle des Askogons leer.

Abb. 16 zeigt das Askogon, in dem Kernpaare gerade am Ausgang in die askogenen Hyphen liegen und von der Mitte genannter Zelle aus in der Abwanderung begriffen sind. Zu gleicher Zeit finden wir in Abb. 13 und 16 auch schon Kernpaare in den askogenen Hyphen. Zwischen je zwei Kernpaarlingen ist kein Größenunterschied wahrzunehmen. Ihr Nukleolus ist ziemlich groß. Auch ist des öftern ein zartes Chromatinnetz zu erkennen. Eine Verschmelzung von Kernen im Askogon oder schon früher konnte ich nicht beobachten. Fände dergleichen wirklich statt, so hätte ich wohl Ver-

schmelzungsfiguren zu Gesicht bekommen, zum mindesten in einigen der Schnitte Kerne mit zwei Nukleolen gefunden haben müssen. Beides war nicht der Fall. Nach dem Auswandern der Paarkerne in die askogenen Hyphen findet man alle sechs durch die Wandperforationen miteinander in Verbindung stehenden größeren Zellen des Sexualorgans leer, mit Ausnahme von etwas zurückgebliebenem Plasma und einigen wenigen, oft in den Zellen zurückgebliebenen Kernen, die zugrunde gehen. Die Degeneration ist daran zu erkennen, daß die Kerne anschwellen und diffus gefärbt sind. Dieser Degenerationsprozeß ist mir zuerst an zwei der in Abb. 12 dargestellten

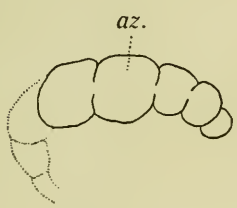


Abb. 14.

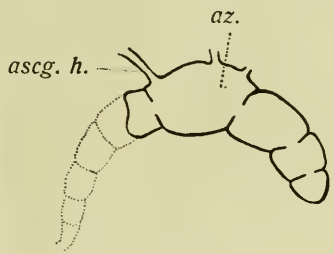


Abb. 15.

Abb. 14 u. 15. Woroninsche Hyphen mit Wanddurchbrechungen. Punktierte Zellen nach Schnitten derselben Serie ergänzt.

Kernen aufgefallen, die den übrigen Askogonkernen an Größe überlegen waren. Dieses Größersein der Kerne fiel mir sonst während der ganzen Untersuchung nicht auf, und es möchte berechtigt erscheinen, daß es sich, wie früher schon bei anderen Askomyzeten festgestellt wurde, bei den zwei großen Kernen in Abb. 12 um solche handelt, die in Degeneration begriffen sind, zumal ihr Chromatin in der Färbung sich von den übrigen Kernen deutlich unterschied. Die drei großen schwarzen Körper in der Mitte der askogenen Zelle az von Abb. 13 sind Öltropfen, die den Farbstoff reichlich aufgenommen haben. In den in den Sexualzellen zurückgebliebenen und degenerierenden Kernen ist im Anfang der Nukleolus noch deutlich sichtbar. Der einzelne degenerierende Kern scheint dann allmählich in sich zusammenzufallen (Abb. 16d). Ramlow (20—21) beobachtete an Ascophanus carneus das Verschmelzen von degenerierenden

Kernen zu größeren Kernblasen. An Ascob. citrinus konnte ich ein Verschmelzen von Kernen, die dann gemeinsam zugrunde gehen würden, nicht wahrnehmen.

Der vollständige Verlauf der askogenen Hyphen vom Askogon aus bis zur Ascusbildung ist bei Ascob. citrinus schwer zu verfolgen. Die askogenen Hyphen verzweigen sich bald unter gleichzeitiger Bildung von Querwänden und wachsen dicht durcheinander. Während die Paarkerne in den askogenen Hyphen direkt am Askogon deutlich zu erkennen sind, ist dies im weiteren Verlauf nicht mehr der Fall.

Abb. 16. Woroninsche Hyphe mit verschiedenen Stadien degenerierender Kerne (d) und zwei Wanddurchbrechungen.

Auf die Ascusentwicklung selbst soll nicht weiter eingegangen werden, da sie von vielen Autoren aufs gründlichste untersucht und klargestellt ist. Es liegen hier ganz die gleichen Verhältnisse vor, so das typische Auswachsen einer zweikernigen Zelle zu dem bekannten Haken, dessen Kerne sich dann teilen, wobei ein Tochterpaar dort bleibt, während die Kerne des anderen in die Hakenspitze und in den Hakenstiel wandern und durch Querwände abgetrennt werden. Bei der Ascusbildung verschmelzen jene in der nun etwas in die Länge wachsenden Schnabelzelle zum primären Ascuskern, während aus der Hakenstielzelle die Bildung eines neuen Hakens erfolgt.

In Schnitten von Fruchtkörpern, an denen die meisten Asci reif oder schon zum Teil entleert sind, sind vom Askogon

meistens nur noch einige deformierte Zellen aufzufinden. Der Ursprung der askogenen Hyphen ist dann daran nicht mehr zu erkennen.

Überblicken wir die bisherigen Ergebnisse, so wäre über die Sexualität von Ascobolus citrinus folgendes zusammenfassend zu sagen: Ein eigens für sich ausgebildetes Antheridium oder als dessen Rest zu bezeichnendes Gebilde konnte während des Verlaufs der Untersuchungen nicht aufgefunden werden. Wir fanden lediglich das große, in der älteren Literatur als »Woroninsche Hyphe« bezeichnete Gebilde, bei der die im Krümmungsbogen zu oberst gelegene größte Zelle das Askogon ist, und die zu beiden Seiten liegenden Zellen die Funktion der Antheridien übernommen haben. Ein Sexualorgan, wie das von Ascobolus citrinus, ist unter den Askomyzeten häufiger zu finden. Ich selbst habe es bei der Kultur von Ascobolus glaber und Ascophanus Fuckelii ebenfalls aufgefunden, seine Entwicklung aber nicht weiter verfolgt. 1871 hat bekanntlich schon Janczewski (18) ein derartiges Anfangsorgan für Ascobolus furfuraceus beschrieben. Allerdings glaubte er auch Antheridien zu sehen und blieben ihm die Wanddurchbrechungen in dem Sexualorgan noch verborgen, die dann später Harper (15) am selben Pilz auffinden konnte. Trotz der gleichen äußeren Form des Sexualorgans ist zwischen Ascobolus citrinus und Ascobolus furfuraceus in den Kernverhältnissen ein Unterschied zu verzeichnen. Harper (15) findet bei Ascobolus furfuraceus die Zellen des Sexualorgans zuerst einkernig, erst später sollen sie durch rasch aufeinanderfolgende Teilungsschritte mehrkernig werden. Bei Ascobolus citrinus dagegen sind diese Zellen von frühester Jugend an mehrkernig (siehe Abb. 10, 11 und 12). Ramlow (20, 21) dagegen fand an den ganz entsprechenden Organen von Ascobolus immersus und Ascophanus carneus ebenfalls die Zellen von Anfang an mehrkernig, wie dies auch bei den Zellen der vegetativen Hyphen der Fall war.

So natürlich viele Gattungen der Diskomyzeten durch die große Einheitlichkeit der Ausbildung ihrer Apothecien, Asci und Sporen erscheinen, als so fragwürdig muß noch die ganze Gruppensystematik dieser Pilze gelten. Wir wissen jetzt, daß Merkmale, die zur Charakterisierung von Familien und Gattungen

herangezogen wurden, wie z. B. »Apothecien anfangs geschlossen-kugelig« oder »von Anfang an mit apikaler Öffnung« innerhalb einer und derselben Gattung, wie gerade z. B. Ascobolus, nebeneinander vorkommen. Um so mehr Hoffnung für ein natürlicheres System sollte man nach den Erfahrungen in anderen Verwandt-

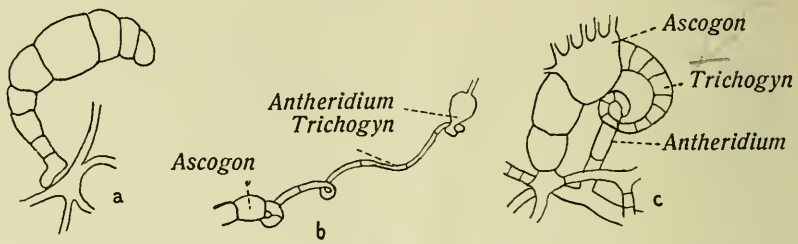


Abb. 17. a = Ascobolus citrinus; b = A. Carbonarius; c = A. magnificus.

schaftskreisen auf die Morphologie der Sexualorgane setzen. Und da muß die große Mannigfaltigkeit, auf welche wir in dieser Beziehung in einer morphologisch wie biologisch so ein-

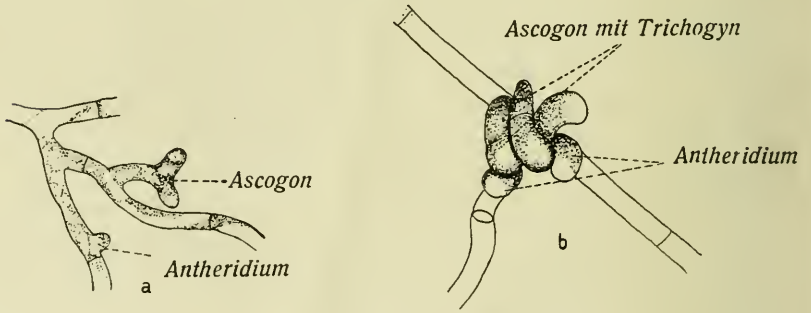


Abb. 18. Ascobolus vinosus.

heitlichen, unzweifelhaft völlig natürlichen Gattung, wie Ascobolus, stoßen, aufs höchste überraschen.

Ascobolus furfuraceus, Ascobolus immersus, Ascobolus citrinus und der schon erwähnte Ascobolus glaber sind Formen mit dem oben beschriebenen Sexualorgan, haben also die typische große Woroninsche Hyphe, ebenso Ascophanus carneus (Ramlow [21]) aus der nächst verwandten Gattung. Andere Ascobolus-Arten haben Sexualorgane von ganz anderer Form,

wie die obige Abb. 17 zeigt, wo Ascobolus citrinus mit dem bei Dodge (10) abgebildeten Ascobolus magnificus und Ascobolus carbonarius zusammengestellt ist.

Wenn die von Dodge gegebene Beschreibung der Sexualorgane sich als richtig erweisen sollte, so würden die beiden Formen Ascobolus magnificus und Ascobolus carbonarius Askomyzeten sein mit völlig ausgebildeten männlichen und weiblichen Sexualorganen. Die von Ascobolus carbonarius erinnern ganz an diejenigen von Collema. Die Sexualorgane von Ascobolus magnificus entsprechen an Gestalt wieder mehr dem Typus von Lachnea stercorea.

Es glückte mir, bei Ascobolus vinosus, den ich im Sommer 1921 in Kultur hatte und der leider infolge der damals noch ungünstigen Ernährungsmethode später wieder einging, wieder andere Verhältnisse aufzufinden. Die junge Anlage des Askogons ist, wie Abb. 18a zeigt, eine sich dichotom verzweigende Hyphe, an die von einer Nachbarhyphe ein Antheridiumast (anth) sich anlegt, genau so, wie dies Clausſen (4) für die ersten Anlagen von Boudiera beschreibt. In Abb. 18b ist ein etwas vorgeschritteneres Stadium gezeichnet, das wieder größte Ähnlichkeit mit den von Clausſen für Boudiera gegebenen Abbildungen in diesem Entwicklungsstadium hat. Auch hier umschlingen sich die Hyphen spiralig und trennen anscheinend an der Spitze der Hyphen durch Querwände Trichogynen ab. Das Entwicklungsstadium, das die Abb. 18 veranschaulicht, ist nicht auf Objektträgerkulturen entstanden, sondern in einer sterilen Mistkultur. Vollständig entwickelte Schraubenpaare konnte ich allerdings nicht mehr auffinden. Ähnliche Anlagen fielen mir auch bei Ascobolus macrosporus auf, den ich ebenfalls einige Zeit in Kultur hatte. In Abb. 19a und b, welche sich auf diese letztere Art beziehen, haben wir wieder die typisch

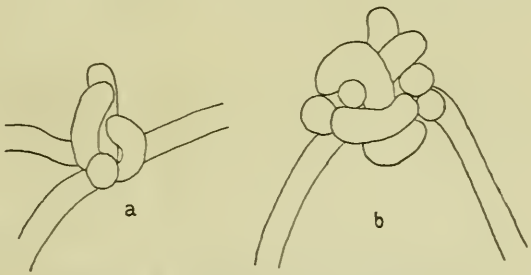


Abb. 19. Ascobolus macrosporus.

dichotomisch verzweigten Auswüchse aus einer Hyphenzelle. Wohlausgebildete Schrauben konnte ich nicht erkennen, weil hier, bevor solche überhaupt ausgebildet waren, schon ein dichter Hüllkörper angelegt wurde, der das Bild so verwirrte, daß eine einwandfreie Deutung unmöglich war. Wie die Verhältnisse im einzelnen auch liegen, das eine dürfte ohne Zweifel sein, daß bei diesem Pilz die Sexualorgane ganz anders beschaffen sind als bei dem von Ramlow (21) studierten Ascobolus immersus, der sich äußerlich nach Rabenhorsts Kryptogamenflora (22) nur wenig von Ascobolus macrosporus unterscheiden soll. Der einzige Unterschied zwischen diesen soll sein, daß die Asci und Sporen bei Ascobolus macrosporus kleiner sind. Alle diese Tatsachen scheinen mir, um dies nochmals hervorzuheben, sehr bemerkenswert, weil sie zeigen, daß innerhalb einer offenbar so natürlich geschlossenen Gattung wie Ascobolus tiefgreifende Unterschiede im Bau der Sexualorgane vorhanden sind, den man meist als systematisch besonders bedeutungsvoll betrachtet hat.

III. Biologisches.

A. Sporenkeimung und Temperatur.

Zuerst soll die Sporenkeimung besprochen werden, um die sich fast alle früheren Beobachter, auch Brefeld, vergeblich bemüht haben. Die Rolle chemischer Reize ist bei der Sporenkeimung vieler Pilze sichergestellt. So beobachtete z. B. Molisch (19), daß Aspergillus niger nicht keimt, wenn Mg fehlt. Clark (3) rief bei Aspergillus durch zirka 0,5% freie Säure Keimung hervor. Für andere Stoffe, wie Alkohol und Äther, konstatierten Townsend (23) und Duggar (11 und 12) an Mucor und Penicillium ähnliches. Auch Stoffe der eigenen Mutterpflanze, seien es anorganische oder organische, können die Keimung der Sporen fördern, was Fergusson (14) und Duggar (11) beobachteten, indem sie zu Sporen von Agaricus, Coprinus und anderen Basidiomyzeten Myzelstückchen in den Kulturtropfen legten. Anderseits kann erhöhte Temperatur keimungsauslösend wirken. Janczewski (18) beobachtete in seinen morphologischen Untersuchungen über Ascobolus furfuraceus, daß Sporen von Ascobolus furfuraceus erst keimen,

nachdem sie den Tierkörper passiert haben. Dieselbe Wahrnehmung konnte ich an den Sporen von Ascobolus citrinus, Ascobolus stercoraceus, Ascobolus macrosporus, Ascobolus vinosus, Ascophanus Fuckelii, Saccobolus Kervernii und anderen mehr machen. Es liegt hier zweifellos eine Anpassung vor. Als Ursache könnten chemische oder thermische Reize in Betracht kommen. Janczewski (18) vermutet, daß Pankreassäfte auf die Sporen einwirken und dadurch die Keimung veranlaßt wird. Ohne die Passage durch die Tierkörper, also bei künstlicher Aussaat, wollte jedenfalls auch späteren Beobachtern die Keimung der Ascoboleensporen nicht glücken. Aber erst Dodge (8 und 9) zeigte für Ascoboleen, daß zur Keimung Stoffe des Tierkörpers nicht nötig sind, sondern, daß einzig und allein die erhöhte Temperatur zur Auslösung der Keimung genügt.

Auch ich habe hierüber Untersuchungen angestellt, welche etwas andere Resultate ergaben als bei Dodge und die Anpassungstatsache in besonders helles Licht rücken. Es folgen zunächst zum späteren Vergleich zwei Tabellen von Dodge (8):

Ascobolus carbonarius, Sporenkeimung bei 3 Minuten langer Erwärmung.

Temperatur C	Zahl der gekeimten Sporen	Zahl der nicht-gekeimten Sporen	Gekeimt in %
95°	0	16	0
93°	1	38	2
90°	2	27	9
83°	8	13	40
80°	9	10	50
75°	22	0	100
65°	7	0	100
60°	20	5	80
55°	11	10	50
45°	1	17	5
35°	0	28	0
Zimmertemp.	0	19	0

Ascobolus carbonarius, Erwärmungsdauer 5 Minuten.

Temperatur C	Gekeimt in %
93°	0
90°	1
85°	30
80°	52
75°	90
70°	99
65°	99
60°	84
50°	60
45°	37
40°	3

Außer dieser 3 und 5 Minuten dauernden Temperaturerhöhung hat Dodge bei seinen Keimungsversuchen an Ascoboleensporen die Erwärmungsdauer bis zu 40 Minuten ausgedehnt. Wie lange auch immer die Erwärmung dauerte, er fand immer das Optimum zwischen 65 und 75°. Aus der Tabelle I ist ersichtlich,

daß bei Zimmertemperatur keine Keimung eintrat. In diesem Punkt stimmen meine Ergebnisse mit denjenigen von Dodge überein, denn auch ich konnte nie eine Keimung bei Zimmertemperatur, selbst nach Verlauf von 4—5 Monaten, feststellen, auch dann nicht, wenn sich die Sporen im feuchten Raum, direkt im Wasser oder auf Mistagar befanden. Hinsichtlich der Optima der Temperatur und Erwärmungsdauer gelangte ich indessen zu anderen Ergebnissen, die, wie gesagt, die natürlichen Anpassungen klar erkennen lassen. Da Temperaturen von 65—75° und noch wesentlich höher während eines Entwicklungsganges der Mistpilze in der Natur weder bei der Wanderung der Sporen durch den Verdauungstraktus noch bei der Vergärung der Fäkalien in Frage kommen, so mußte eine erneute Prüfung stattfinden. Tabelle III (S. 549) soll einen von den vielen Versuchen erläutern, in denen eine gleichlange Zeit, wie Dodge sie anwandte, erwärmt wurde. Sie zeigt, daß zwischen 65 und 70° wohl eine Keimung zu verzeichnen war, doch erreichte der Prozentsatz der gekeimten Sporen bei weitem nicht die von Dodge angegebene Höhe. Auch ist zu bemerken, daß bei meinen Versuchen bei Anwendung von Temperaturen über 75° nie eine Keimung erhalten wurde (Tab. IV, S. 550).

Durch Variieren der Temperatur und der Erwärmungsdauer innerhalb weiter Grenzen konnte gegenüber Dodge die Keimung unter denselben Bedingungen optimal erreicht werden, wie sie dem Mistpilz in der Natur zu seiner Fortpflanzung zu Gebote stehen (Tab. V, S. 551). Das Keimungsoptimum bei allen untersuchten Formen wurde immer zwischen 38 und 40° erreicht und in besonders hohem Prozentsatz, wenn die Erwärmungsdauer auf 5—6 Stunden ausgedehnt wurde. Etwaige Zahlenschwankungen, die beim Vergleich der Tabellen hervortreten, sind offenbar auf den verschiedenen Reifezustand der Sporen zurückzuführen (Tab. VI, S. 552).

Wir dürfen danach wohl bei den untersuchten Pilzen Ascobolus citrinus, A. vinosus und A. macrosporus von einer Anpassung der Keimung an ihre Lebensweise sprechen, in diesem Falle an die Temperatur 38—40°, welche der Körpertemperatur beim Kaninchen (39,15—39,97°) entspricht. Auch die Erwärmungsdauer bis zur beginnenden Keimung (5—6 Stunden)

Tabelle III.

Sporenkeimung von Ascobolus stercoraceus.

Nr.	Zahl der Objekt-träger	Nähr-boden	Zimmer-temperatur	Temperatur im Thermo-staten	Minuten im Thermo-staten	Beobachtete Keimung nach Stunden	Beobachtete Keimung nach Tagen	Sporenkeimungen nach %
1	3	Kaninchenmistagar	16°			keine	Keimung	
2	2		18°			,,	,,	
3	3		21°			,,	,,	
4	3			30°	5	,,	,,	
5	3			40°	5	,,	,,	
6	3			50°	5	,,	,,	
7	3			60°	5		4	
8	3			65°	5		3	
9	3			70°	3		1	
10	3			70°	5		1½	
11	3			75°	5	,,	Keimung	
12	3			80°	3	,,	,,	
13	3			90°	5	,,	,,	
14	3			90°	3	,,	,,	

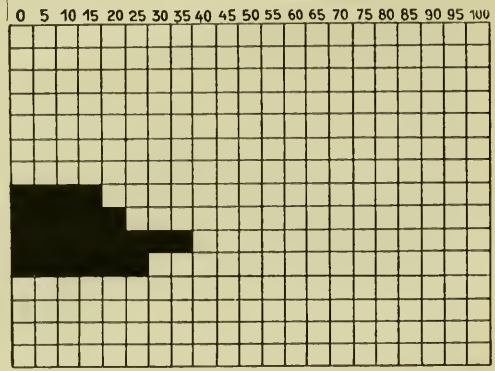


Tabelle IV.

Sporenkeimung von Ascobolus citrinus.

Nr.	Zahl der Objektträger	Nährboden	Zimmertemperatur	Temperatur im Thermostaten	Stunden im Thermostaten	Beobachtete Keimung nach Stunden	Beobachtete Keimung nach Tagen
1	2	Kaninchenmistagar	15°			keine	Keimung
2	2		18°			,,	,,
3	3		20°			,,	,,
4	3			35°	3		1
5	3			38°	4	12	
6	3			38°	5	9	
7	3			38°	5½	8	
8	3			39°	5½	7½	
9	3			39°	6	6	
10	3			40°	5	6	
11	3			40°	6	6	
12	3			45°	5	5	
13	3			55°	5	5	
14	3			65°	3	3	
15	3			75°	3	keine	Keimung

Sporenkeimungen nach %

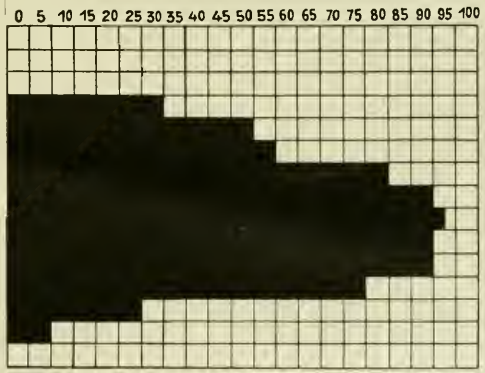


Tabelle V.

Sporenkeimung von Ascobolus vinosus.

Nr.	Zahl der Objektträger	Nährboden	Zimmertemperatur	Temperatur im Thermostaten	Stunden im Thermostaten	Beobachtete Keimung nach Stunden	Beobachtete Keimung nach Tagen	Sporenkeimungen nach %
1	3	Kaninchenmistagar	12°			keine	Keimung	
2	3		17°			,,	,,	
3	3		21°			,,	,,	
4	3			30°	6	13		
5	3			36°	5	7½		
6	3			36°	6	7		
7	3			37°	5½	7		
8	3			38°	6	6		
9	3			39°	5½	5½		
10	3			40°	5	5		
11	3			41°	6	6		
12	3			50°	6	6		
13	3			60°	3	5		
14	3			70°	3	keine	Keimung	
15	3			80°	1	,,	,,	

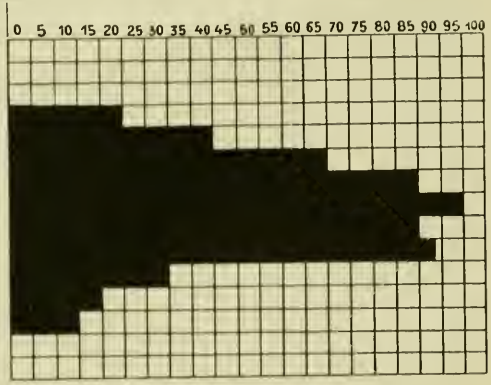
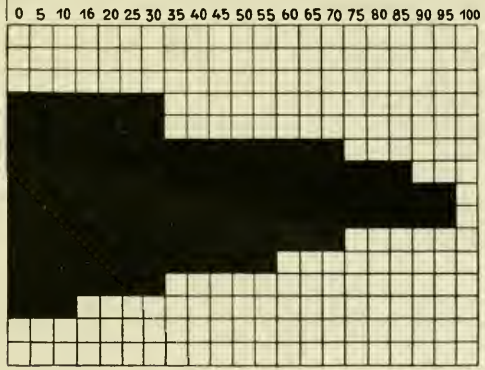


Tabelle VI.

Sporenkeimung von Ascobolus macrosporus.

Nr.	Zahl der Objekt-träger	Nähr-boden	Zimmer-temperatur	Temperatur im Thermo-staten	Stunden im Thermo-staten	Beobachtete Keimung nach Stunden	Beobachtete Keimung nach Tagen	Sporenkeimungen nach %
1	3	Kaninchenmistagar	16°			keine	Keimung	
2	3		19°			„	„	
3	3		20°			„	„	
4	3			32°	5½	10		
5	3			34°	5½	8		
6	3			36°	5½	7½		
7	3			37°	5½	6		
8	3			39°	5½	5½		
9	3			40°	5½	5½		
10	3			43°	5½	5½		
11	3			48°	5	5		
12	3			55°	5	5		
13	3			65°	4	4		
14	3			72°	3	keine	Keimung	
15	3			80°	1	„	„	



stimmt mit derjenigen, welche die Sporen während der Wanderung durch den Kaninchenkörper bis zur Darmentleerung erfahren, überein. Diese schöne Anpassung wird bewirken, daß die Sporen nicht an beliebigen Stellen, z. B. Grasblättern, auf die sie bei der Ascusentleerung geschleudert sind, also auf ungeeignetem Substrat keimen, sondern eben ausschließlich auf Mist. Ob außer der Erwärmung auch Enzyme des Verdauungstractus für sich allein die Sporenkeimung bewirken können, wurde nicht untersucht, wäre aber denkbar. Die Sporen keimen offenbar sofort nach der Darmentleerung, was aus folgender Beobachtung gefolgert wurde. Auf frischem Kaninchenkot erscheinen am 5.—6. Tag die ersten Ascoboleenfruchtkörper als kleine Pünktchen, wenn sich das Myzel bei Zimmertemperatur entwickelt. Die Beobachtung an in Reinkultur genommenen Pilzen, deren Sporen bei 40° 5—6 Stunden verweilten und so zur Keimung gebracht waren, zeigt genau die gleichen Verhältnisse. Also auch unter natürlichen Verhältnissen ist offenbar die Körpertemperatur und Erwärmungsdauer das für die Keimung ausschlaggebende Moment. Der Mist spielt lediglich die Rolle des ernährenden Substrats.

B. Licht.

Keine der untersuchten Ascoboleen bedarf zur Sporenkeimung des Lichts — sie keimten alle im dunkeln Thermostaten, entsprechend der natürlichen Verdunkelung durch das Vermischtsein mit dem tierischen Kot.

Nicht nur an Ascobolus-Arten, sondern auch an anderen auf Mist wachsenden Ascoboleen, so z. B. auch an mehreren Arten der Gattung Ascophanus fiel mir ein außerordentlich stark ausgeprägter positiver Phototropismus der reifenden Asci auf. Bringt man ein reifes Apothecium in eine kleine feuchte Kammer und beleuchtet es einseitig, so kann man bei Zimmertemperatur unter dem Binocular nach zirka zwei Stunden bereits eine Krümmung der Enden der über das Hymenium zum Zweck des Schleuderns ausgetretenen Asci nach der Lichtquelle zu beobachten. Am deutlichsten tritt dies hervor, wenn man die feuchte Kammer verdunkelt nnd nur an einer Stelle ein Lichtbündel in dieselbe einfallen läßt. Die

Sporen werden dann alle genau an die Einfallstelle der Lichtstrahlen geschleudert. Wir haben also hier ganz die gleichen Verhältnisse wie wir sie von den Sporangienträgern von Pilobolus kennen.

In diesem Zusammenhang erscheint mir weiter die Tatsache erwähnenswert, daß das Ausschleudern der Sporen sehr vom Licht abhängt. Ich fand ganz in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Falck (13) an Gyromitra, daß die Sporen nur im Licht mehr oder weniger weit vom Fruchtkörper weggeschleudert werden, während bei den Dunkelkulturen die Sporen lange in den Ascis verbleiben. Schließlich erscheint die Oberfläche des Fruchtkörpers gleichmäßig mit diesen bedeckt. Ein Schleudern hat also nicht stattgefunden. Versuche mit farbigem Licht ergaben, daß rotes und grünes Licht wie Dunkelheit wirken, während in blauem Licht die Sporen wie bei Tageslicht abgeschleudert wurden. Auch hier wird man an eine Anpassung denken. Die Sporen sollen auf Pflanzenteile gelangen, mit denen sie in den Tierkörper kommen, um sich wieder auf Mist zu entwickeln.

Auch auf die Entwicklung der Fruchtkörper hat das Licht einen wesentlichen Einfluß. Sie müssen ja auf der Oberfläche des Substrats angelegt werden, und an solchen Stellen, wo sie »freies Schußfeld« vorfinden. Versuche zeigten mir, daß gedämpftes Licht für die Entwicklung der Fruchtkörper am vorteilhaftesten ist. In völliger Dunkelheit entstehen an den Myzelien niemals Fruchtkörper. Ließ ich die Myzelien eine Zeitlang im Licht, bis die Fruchtkörper eine gewisse Größe erreicht hatten, und verdunkelte ich nun, so entwickelten sich die Fruchtkörper nicht weiter.

C. Chemische Einflüsse.

Eine weitere Beobachtung über die Größe der Fruchtkörper sei hier mitgeteilt. Ein Zusatz von Eiweißlösung zu einer Kultur hat, wie mir Versuche zeigten, auf die Größenausbildung der Fruchtkörper großen Einfluß. Ich ging beim Versuch z. B. folgendermaßen vor. Eine 4 Tage alte Kultur auf sterilem Kaninchenmist, die mit kräftigem Myzel bewachsen war, wurde an einer Stelle in der Petrischale, die bezeichnet wurde, mit zirka 3—5 Tropfen 2proz. Eiweißlösung versetzt. Spätere Ver-

suche haben bewiesen, daß auch eine noch schwächere Eiweißlösung in Anwendung gebracht werden kann. Die Fruchtkörperbildung setzte auf der ganzen Oberfläche der Kultur wie immer gleichmäßig ein. An der erwähnten Stelle aber, die mit Eiweißlösung beträufelt wurde, bildeten sich erstaunlich große Fruchtkörper. Während die normalen auf Mist wachsenden Fruchtkörper einen Durchmesser von im Höchstfalle 3 mm aufweisen, erhielt ich hier Apothecien, die acht und mehr Millimeter breit waren. Der Rasen wurde durch die Größe der Apothecien oft so dicht, daß diese einander gegenseitig deformierten. Ob in diesem Falle nur eine Reizwirkung vorliegt, wofür die gleiche Wirkung schon äußerst geringer Eiweißmengen sprechen könnte, oder ob hier das Eiweiß eine bessere Ernährung ermöglicht, vermag ich nicht zu sagen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Tübingen auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Prof. Dr. Ruhland ausgeführt. Für seine vielfachen Anregungen und stete Hilfsbereitschaft spreche ich ihm meinen besten Dank aus. Ferner bin ich Herrn Prof. Dr. Sierp, sowie Herrn Privatdozent Dr. Noack zu Dank verpflichtet für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegengebracht haben.

Literaturverzeichnis.

1. Bary, A. de, Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig. 1863. S. 10—15.
2. —, Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig. 1884.
3. Clark, J. F., On the toxic effect delet. agents on the germin. and developm. of certain filament. fungi. Bot. Gazette. 1899. **28**, 289.
4. Clausfen, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten (Boudiera). Bot. Zeitg. 1905. **63**.
5. —, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten Pyronema confluens I. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**.
6. Dangeard, P. A., Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste. 1903. 9. sér. S. 1—303.
7. —, Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Ebenda. 1907. 10. sér. S. 1—385.
8. Dodge, B. O., Methods of culture and the morphology of the archicarp in certain species of the Ascobolaceae. Bull. Torrey Club. 1912. **39**, 139—197.
9. —, Artificial cultures of Ascobolus and Aleuria. Mycologia. Jl. 1912. **4**, 218—222.

– See Mycologia 1922 – [illegible]

10. Dodge, B. O., The Morphological Relationships of the Florideae and the Ascomycetes. Bull. Torrey Club. 1914. **41**, 157—202.
11. Duggar, Phys. studies with refer. to the germin. of certain fungus spores. Bot. Gazette. 1901. **31**, 38.
12. —, The principles of mushroom growing and mushr. spawn making. Ebenda. Bull. Nr. 85. Washington. 1905.
13. Falk, R., Über die Sporenverbreitung bei Morcheln und verwandten Pilzen. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1915. **47**.
14. Fergusson, A prelim. study of the germination of the spores of A. campestris and other basidiom. fungi. Bull. No. 16. Bur of Pl. Industry U. S. Dep. Agricult. Washington. 1902.
15. Harper, R. A., Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Pringsh. Jahrb. **29**, 656—686.
16. —, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Ebenda. 1897. **30**, 249—284.
17. —, Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. Ann. of Bot. 1900. **14**, 321—400.
18. Janczewski, Morphologische Untersuchungen über Ascobol. furfuraceus. Bot. Zeitg. 1871.
19. Molisch, Die mineral. Nahrung der niederen Pilze. (I. Abh.) Sitzgsber. Ak. Wiss. math.-naturw. Kl. 1894. Abt. 1. **103**, 554.
20. Ramlow, G., Zur Entwicklungsgeschichte von Thelebolus stercorareus Tode. Bot. Zeitg. 1906. **64**, 85—99.
21. —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ascoboleen. Myk. Zentralbl. 1915. **4**, 177—197.
22. Rehm, H., Rabenhorsts Kryptogamenflora Pilze. 1896. **3**, 1—1275.
23. Townsend, Some notes upon the germination of spores. Bot. Gazette. 1901. **27**, 124.

Die morphologischen Abbildungen wurden mit Hilfe des Leitzschen Zeichenokulars, die zytologischen mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparats, Kompensationsokulars 8 und einer homogenen Immersion 1,8 mm Apert. 1,30 entworfen. a = Ascus, az = Askogon, ascgh = askogene Hyphen, d = degenerierende Kerne, p = Paraphysen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Schweizer Georg

Artikel/Article: Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Biologie von Ascobolus citrinus nov. spec. 529-556