Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von Armillaria mellea Fl. Dan.

Von

Hans Kniep.

Mit Tafel 3 und 4.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Bei der Untersuchung von Armillaria mellea, mit der ich seit längerer Zeit in der Absicht beschäftigt bin, über den Ursprung der Paarkerne Klarheit zu erlangen — ohne aber bislang in dieser Frage zu einem endgültigen Abschluß gekommen zu sein — fiel mir die merkwürdige Erscheinung auf, daß im einkernigen Mycel oft in großer Menge normal gestaltete Basidien auftreten. Ich hatte den Pilz durch Aussaat von Sporen auf sterile Pepton-Zucker-Fleischextraktgelatine[1] in Reinkultur gewonnen. Das gelingt äußerst leicht auf folgende Weise: ein reifer Hut wird seines Stieles beraubt und über einer Petrischale, die in dünner Schicht sterile Gelatine enthält, so befestigt, daß die Lamellenseite nach unten gekehrt ist. Das ganze befindet sich in einer sterilisierten Kristallisierschale, die mit einer gleichfalls sterilisierten Glasglocke bedeckt wird. Sobald die Gelatineschicht mit ausgeschleuderten Sporen genügend besät ist, wird die Petrischale zugedeckt. Die mikroskopische Kontrolle nach 24 Stunden ergibt, daß sehr viele Sporen gekeimt haben. Man kann nun von verschiedenen Stellen abimpfen und wird dann unter diesen sekundären Kulturen einen hohen Prozentsatz solcher, die ausschließlich Armillariamycel enthalten, finden. Sicherer gelangt man dazu, wenn man die primäre Kultur einige Tage sich selbst überläßt, bis etwa fremde

[1]) 0,5 % Pepton (Witte), 3 % Rohrzucker, 0,25 % Liebigs Fleischextrakt.

Keime sich entwickelt haben und dann von Stellen, die bei der mikroskopischen Kontrolle reines Armillariamycel erkennen lassen, abimpft. Zweckmäßigerweise kann man auch so verfahren, daß man die Sporen nicht direkt auf der Gelatineplatte sondern auf sterilem Papier auffängt und davon dann auf Platten Impfstriche macht. Das hat den Vorzug, daß die Sporen dann hier nicht so dicht liegen und es leicht gelingt, sekundäre Kulturen zu gewinnen, die von einer Spore ausgehn.

Armillariamycel ist äußerlich sehr leicht daran zu erkennen, daß es in Gelatinekulturen, oft noch besser auf Pflaumendekokt-Agar oder mit Pflaumendekokt durchtränktem Brot meist schon nach wenigen Tagen ausgiebig Rhizomorphen bildet, die sehr lang werden können und sich oft stark verzweigen.

Gerade Armillaria mellea als Untersuchungsmaterial zu wählen, veranlaßten mich verschiedene Umstände. Einmal die leichte Möglichkeit, Reinkulturen zu erhalten. Dies war jedoch nicht der Hauptgrund, da sich, wie bekannt ist[1], viele andere höhere Basidiomyceten kultivieren lassen (sehr gut z. B. mit der gleichen Methode Hypholoma fasciculare, während ich mit Lactariusarten u. a. trotz Variierung der Nährböden bisher keine positiven Erfolge gehabt habe). Zweitens kam in Betracht, daß Armillaria, wie das bereits Molisch gefunden und näher beschrieben hat, in Kultur leicht zur Fruchtkörperbildung zu bekommen ist[2]. Auf Brot, das mit Pflaumendekokt (bereitet aus ca. 12 Pflaumen auf 1 l Wasser) getränkt ist, sind diese in der Tat häufig zu erhalten, vorausgesetzt, daß

[1]) s. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. Heft III. 1877. VIII. 1889.

[2]) Molisch, Leuchtende Pflanzen. Jena. 1904. Hier ist S. 36ff. das Kulturverfahren näher angegeben. Wenn Molisch S. 39 seiner Arbeit sagt: »Damit ist der Beweis geliefert, daß einer unserer stattlichsten Hymenomyceten in Reinkultur bis zur Fruchtkörperbildung im Laboratorium gezogen werden kann«, so ist das nicht so zu verstehen, als ob nicht schon vorher andere höhere Basidiomyceten in Reinkultur zur Fruchtkörperbildung gebracht worden wären. Ich erinnere nur an die Arbeit von Matruchot (Recherches biologiques sur les Champignons. Rev. gén. bot. 1897. **9**, 81), der Fruchtkörper von Pleurotus ostreatus auf sterilisierten Medien gezogen hat, ferner an diejenige von Falck (Die Kultur der Oidien und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. 1902. **8**, 307), dem das bei sehr vielen Formen in ausgezeichneter Weise gelungen ist.

die Feuchtigkeitsverhältnisse richtig reguliert werden[1]. Auch auf Agarkulturen erhielt ich in Erlenmeyerkolben Fruchtkörper. Da nun in den Fruchtkörpern bekanntlich die mit Kernpaaren ausgestatteten Hyphen auftreten[2], die Zellen des jungen Mycels, das aus den Sporen hervorgeht, aber, wie ich mich überzeugt habe und wie aus anderen Untersuchungen bekannt ist, einkernig sind, so war es klar, daß in den Kulturen das »kritische« Stadium, welches zur Entstehung der Paarkerne führt und worauf meine Untersuchungen zunächst gerichtet waren, zu erwarten war. — Der dritte, wichtigste Umstand war der, daß die Kerne von Armillaria mellea im Vergleich zu denen anderer Basidiomyceten groß und gut färbbar sind.

Die ersten Sporenaussaaten machte ich im Herbst 1907 von Pilzen, die im Mooswald bei Freiburg i. B. gesammelt worden waren. Als Fixiermittel für das zur Untersuchung gelangende Mycel verwandte ich das schwächere Flemmingsche Gemisch, in welchem der Pilz 15—20 Minuten belassen wurde. Von anderen Fixiermitteln, die ausprobiert wurden (Chrom-Essigsäure, Chrom-Osmiumsäure, Kaisers Sublimat-Eisessig) gab keines so gute Resultate. Da es wesentlich ist, daß die Fixierflüssigkeit schnell eindringt, dem Mycel aber, welches über dem Nährboden wuchert, sehr viel Luft anhaftet, so erwies sich folgendes Verfahren als zweckmäßig: die Agarplatte, auf und in der das Mycel wuchs, wurde in kleine quadratische Stücke geschnitten und diese in einer, dem Pflaumendekokt, mit dem der Agar durchtränkt war, etwa isotonischen Zuckerlösung unter der Luftpumpe injiziert. War auf diese Weise die dem Mycel anhaftende Luft entfernt, so wurde die Zuckerlösung abgegossen und durch Flemmingsches Gemisch ersetzt. Durch häufiges Umschütteln wird schnelles Eindringen desselben in den Agar gewährleistet. Diese Methode ist jedenfalls besser als die Injektion nach Aufgießen des Fixiermittels. Unter Beobachtung

[1]) Es scheint auch die Temperatur eine Rolle zu spielen, indem Abkühlung die Fruchtkörperbildung befördert. Doch könnte das ebenfalls an einer Veränderung der Feuchtigkeitsverhältnisse liegen. Exakte Untersuchungen in dieser Richtung habe ich nicht angestellt.

[2]) s. Ruhland, Zur Kenntnis der intrazellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Zeitg. 1901. S. 189.

aller Vorsichtsmaßregeln wurden die Agarstücke nach dem Auswaschen durch die langsam aufsteigende Alkoholreihe geführt und unter Vermittlung von eingedicktem Zedernholzöl nach der von Ruhland[1] angegebenen Methode in Paraffin von 45° Schmp. eingebettet. Die Schnitte wurden parallel der Agaroberfläche geführt. Da sie gewöhnlich 20—25 μ dick sein mußten, war Paraffin von so niedrigem Schmp. nötig. Für dünnere Schnitte war natürlich entsprechend härteres Paraffin zu wählen.

Gefärbt wurden die Schnitte nach Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin-Methode (Dauer des Beizens 1 Stunde, des Färbens $^1/_4$ Stunde, des Differenzierens je nach der Schnittdicke 1 bis wenige Minuten), ferner mit einer Lösung von Eosin und Lichtgrün in Nelkenöl (5—10 Minuten); letztere muß einen rotvioletten Farbton haben, etwa denselben, den das bekannte Jodgrün-Fuchsingemisch hat. Man erhält auf diese Weise den Nucleolus der Mycelkerne tief schwarz, den übrigen, ziemlich substanzarmen Teil des Kernes fast homogen rot gefärbt und scharf abgehoben von dem ebenfalls rotgefärbten, körnigen Plasma; die Zellmembranen färben sich leuchtend grün, ein Umstand, der für die Abgrenzung der einzelnen Zellen sehr wesentlich sein kann, namentlich wenn es sich um dichtes Hyphengeflecht handelt.

Meine Untersuchungen zeigten bald, daß man nicht nötig hat, von Sporenaussaaten auszugehen, wenn man Mycel mit einkernigen Hyphen erhalten will. Gleichgültig, ob man von jungen oder alten Kulturen, auch wenn sie über ein Jahr alt sind, abimpft, das neue anwachsende Mycel hat stets einkernige Hyphen. Auch ist es belanglos, ob man von der Mitte oder vom Rande eines Pilzrasens abimpft. Es finden sich eben auch in solchen Pilzrasen, in denen sich bereits Paarkerne nachweisen lassen, immer und überall auch einkernige Hyphen, die sich dann vermehren und neuem Rasen den Ursprung geben.

Bald nachdem die jungen Rasen auf der Agarplatte sichtbar werden, nehmen sie in ihrer Mitte eine braune bis braungelbe Färbung an, die größtenteils daher rührt, daß einige Komplexe unregelmäßig angeschwollener oder langer, faden-

[1]) Ruhland, a. a. O. S. 188.

förmiger Zellen absterben und deren Membranen diesen bräunlichen Farbton annehmen. In derartigen Pilzkulturen, die zwei bis vier Wochen nach der Aussaat fixiert worden waren und keine Spur von Hutbildung erkennen ließen[1], fand ich nun die oben erwähnten Basidien. Sie entstehen im Luftmycel, entweder einzeln am Ende bezw. als seitliche Aussprossungen von Zellfäden oder in Beständen, die eine Art lockere Hymenien darstellen. Wir sehen da einige (gewöhnlich wenige) parallel verlaufende Hyphen, die nach rechts und links ausbiegen oder Verzweigungen aussenden, deren Endzellen gewöhnlich zu Basidien werden. Diese Äste können sich in gleicher Weise mehrfach weiter verzweigen. Bemerkenswert ist, daß oft die Endzelle und die direkt darunterliegende zu Basidien werden. Die letztere sproßt dann seitlich aus (s. Fig. 9). — Makroskopisch ist das Auftreten dieser Basidien an der eigenartigen flaumig-krausen Beschaffenheit des Rasens zu erkennen.

Im folgenden soll nun die Entwicklungsgeschichte dieser Basidien genauer geschildert werden. Zwei Eigentümlichkeiten sind es vor allem, die sie auszeichnen: erstens, daß das Mycel, aus dem sie hervorgehen, durchgehends aus typisch einkernigen Zellen besteht, zweitens, daß es zu Erzeugung der Basidien nicht der Ausbildung von Hüten bedarf.

Durch ihre mehr oder weniger keulenförmige Gestalt, durch den meist sehr reichen Plasmainhalt und den ungemein großen Kern lassen sich die Basidien schon in frühen Entwicklungsstadien leicht als solche erkennen. Die Frage, die mich vor allem interessierte, war nun die nach dem Ursprung jenes großen Kerns. Bekanntlich entsteht dieser, wie wir durch die Untersuchungen von Dangeard[2], Maire[3] und Ruhland[4] u. a. wissen, in den normalen jungen Basidien der Agaricaceenhüte durch Verschmelzung zweier Kerne, die einem Kernpaar angehören. Speziell für den Hallimasch sind diese Verhältnisse

[1]) Hüte treten in Kulturen gewöhnlich erst nach einigen Monaten auf.

[2]) Dangeard, Le Botaniste. 4. u. 5. Serie. 1894—1897.

[3]) Maire, R., Rech. cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse. Paris 1902 u. Bull. soc. mycol. France. 1902. **18.**

[4]) Ruhland, W., Zur Kenntn. d. intrazellularen Karyogamie b. d. Basidiom. Bot. Zeitg. 1901. S. 187.

von Ruhland genau beschrieben und durch Abbildungen belegt worden. Im Vergleich zu sehr vielen anderen Basidiomyceten sind die in Paaren auftretenden Kerne, ebenso die Kerne des einkernigen Mycels hier, und wie oben betont wurde, an sich schon ziemlich groß. Der aus ihnen durch Verschmelzung hervorgehende Kern der jungen Basidie hat nun ein Volumen, das noch bedeutend mehr als das Doppelte desjenigen eines der Paarkerne beträgt. Es muß also ein Wachstum unter Substanzaufnahme stattfinden, und zwar betrifft dieses sowohl die beiden Kerne vor der Verschmelzung als auch den Fusionskern[1].

In den von mir untersuchten Basidien, die ich der Kürze halber Mycelbasidien — zum Unterschiede von den Hutbasidien — nennen möchte, findet sich, wie erwähnt, ebenfalls in jungen Entwicklungsstadien ein äußerst großer Kern. Er teilt sich später mitotisch. Zur Ausbildung zweier ruhender Kerne kommt es nicht, da sofort zwei weitere Teilungen erfolgen. Es resultieren also vier Kerne, von denen nach der Sterigmenbildung je einer in eine Spore einwandert. Stimmen somit in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei Hut- und Mycelbasidien in großen Zügen überein, so muß doch eine Differenz in der Entstehung des großen Kerns bestehen, da die Vorbedingungen hierfür im einen Falle andere sind als im anderen. In den Mycelbasidien liegt ja zum Unterschied von den Hutbasidien ursprünglich nur ein Kern vor, da das Mycel das ihnen den Ursprung gibt, aus einkernigen Hyphen besteht. Die Frage ist nun, ob auch hier der Entwicklung der Basidie eine intrazellulare Karyogamie direkt vorausgeht oder nicht. Denkbar ist natürlich beides und für ersteres ergeben sich verschiedene Möglichkeiten. Man könnte vermuten, daß die Dinge hier ähnlich liegen wie bei den Uredineen, daß also der Kern der Nachbarzelle, in diesem Falle also der Basalzelle, der die Basidie aufsitzt, in letztere überwandert und dort eine Kernverschmelzung stattfindet; die Überwanderung könnte durch die beide Zellen trennende Querwand erfolgen oder aber die Membran könnte sich auflösen, womit eine offene Kommunikation beider Zellen

[1]) Dasselbe ist in noch höherem Maße auch bei anderen Basidiomyceten beobachtet. Siehe u. a. Harper, Binucleate cells in Hymenomycetes. Bot. Gaz. 1902. **33**, 12. (Hypochnus.)

geschaffen wäre. Von derartigen Erscheinungen habe ich, obwohl mir alle Entwicklungsstadien der jungen Basidien in reichster Menge und von vielen Kulturen zur Verfügung standen, niemals etwas beobachtet. Daß der erstere Fall ganz sicher ausgeschlossen ist, folgt aus dem Umstand, daß die Basalzelle auch von ausgebildeten Basidien ebensowenig wie die nach unten sich anschließenden Zellen kernlos gefunden wurde, sondern sich immer ein normaler Kern darin nachweisen ließ. Wenn man die Möglichkeit eines Kerndurchtritts durch die Scheidewand also überhaupt noch in Betracht ziehen will, so wäre das nur so denkbar, daß in der Basalzelle zuerst eine Kernteilung stattfindet und ein Kern dann überwandert. Aber auch davon habe ich niemals etwas sehen können. Das gleiche gilt von dem anderen Modus: Auflösung der Zwischenwand, Aneinanderrücken der beiden Kerne und Verschmelzung. Schließlich könnte Karyogamie noch in der Weise zustande kommen, daß der Basidienkern sich teilt und die beiden Tochterkerne später wieder verschmelzen[1]. Auch hierfür bot jedoch die Untersuchung keinerlei Anhaltspunkte. Es kann zwar vorkommen, daß man gelegentlich einmal in der Endzelle eines Hyphenfadens zwei Kerne findet, wie das ebenfalls in anderen beliebigen Zellen des Mycels der Fall ist. Dann hat einfach kurz zuvor eine Kernteilung stattgefunden, ohne daß es noch zur Ausbildung der Trennungswand gekommen ist. In schnell wachsendem

[1]) Man wird um so mehr geneigt sein, hieran zu denken, als ähnliche Dinge bekannt sind. So könnte man damit die im Pilzreich vorkommenden Fälle in Parallele bringen (obwohl sie nicht eigentlich als homolog angesehen werden könnten), die Winkler (Progr. rei botanicae. 1908. **2**, 320) Parthenomixis, Guillermond (La Sexualité chez les Champignons. Bull. scientif. 7. sér. 1910. **44**, 154 u. 173) autogame Parthenogamie nennt (Beispiele: Lachnea stercorea, Aspergillus herbariorum, Ascophanus carneus). Aus dem Tierreich wäre u. a. heranzuziehen Brauers bekannte Beobachtung an Artemia salina, wo in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern das 2. Richtungskörperchen nicht abgeschnürt wird, sondern der Kern wieder mit dem Eikern verschmilzt (Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1894. **43**, 162), ferner die Beobachtungen von Kostanecki (Ebenda. 1904. **64**, 29f. u. 77f.) an Eiern von Mactra, die in einem Gemisch von KCl und Meerwasser zur Parthenogenese gebracht worden waren. Nach Abschnürung beider Richtungskörper können hier diploide Kerne dadurch hergestellt werden, daß der Eikern sich zuerst einmal teilt, die beiden Kerne gleichzeitig in 2 Chromosomengruppen zerfallen, die sich dann im Äquator einer einzigen Spindel anordnen.

Gewebe müssen ja rasch aufeinanderfolgende Teilungen stattfinden und darum wäre es wunderbar, wenn man solche Stadien nicht zu Gesicht bekäme. Das für obige Frage Entscheidende aber: irgendwelche Stadien der Verschmelzung zweier Kerne in Basidien, habe ich nie gesehen. Auch sind mir niemals Kerne zu Gesicht gekommen, die mehr als einen Nucleolus besaßen. Die kurz nach der Verschmelzung auftretenden, sehr charakteristischen Bilder eines Kernes mit zwei Nucleolis[1] wurden in keinem Falle beobachtet, vielmehr führte die Untersuchung zu dem Resultat, daß in der jungen Basidie keine Verschmelzung zweier Kerne statthat, und daß der große primäre Kern, aus dem die vier Sporenkerne später hervorgehn, durch Volum- und Substanzvergrößerung eines einzigen ursprünglich in seiner Größe mit den gewöhnlichen Hyphenkernen übereinstimmenden Kerns zustande kommt. Die verschiedenen Entwicklungsstadien dieses Kerns standen mir in lückenloser Folge zur Verfügung.

An der Hand der auf Taf. 3 und 4 wiedergegebenen Abbildungen soll nun die Entwicklung der Basidien etwas genauer verfolgt werden. Die ganz jungen Basidien sind nicht immer ohne weiteres als solche zu erkennen. Ebenso wie in Fruchtkörpern junge Paraphysen und junge Basidien häufig nicht zu unterscheiden sind, so können wir auch im Mycel von Armillaria oder in den lockeren Hymenien von der Endzelle eines Mycelzweigs a priori nicht mit Bestimmtheit sagen, ob sie zu einer Basidie oder einer gewöhnlichen vegetativen Zelle wird. Oft sind allerdings diese Zellen schon in sehr jungen Stadien so substanzreich, daß an ihrer Basidiennatur nicht gezweifelt werden kann. Der Kern besteht zunächst wie der aller vegetativen Zellen aus einem ziemlich großen, sich tiefschwarz färbenden Nucleolus, der der Randpartie eines kugel- oder ellipsoidförmigen fast homogen rosa gefärbten Kernkörpers eingelagert ist. Alsbald tritt eine Volumvergrößerung ein, indem die Kernmembran sich ausdehnt. Kernkörper und Nucleolus füllen nun nicht mehr den ganzen Kernraum aus, der letztere gewinnt in der dem Nucleolus gegenüberliegenden Kernhälfte ein mehr oder weniger gefranstes Aussehn, indem einige Fäden

[1]) vgl. Ruhland, a. a. O. S. 194; Harper. Bot. Gaz. 1902. **33**, 13.

oder Stränge die Verbindung mit der Kernmembran erhalten; zwischen ihnen sind Vakuolen sichtbar (Fig. 1 u. 2). Die Bilder erinnern in ihrem Aussehn entfernt an eine schwach plasmolysierte rote Epidermiszelle von Tradescantia discolor, wo sich das Plasma von der Membran größtenteils abgehoben hat und nur durch einzelne Stränge mit ihr in Verbindung steht.

In etwas älteren Stadien, welche an der eingetretenen Volumenvergrößerung zu erkennen sind, bekommt der Kernkörper ein granuliertes Aussehn. Es sondern sich schwach gefärbte, unregelmäßig begrenzte Fäden aus, die oft parallele Anordnung deutlich erkennen lassen. Der Nucleolus ist in diesem Stadium noch deutlich, wenngleich meist kleiner als zu Anfang (s. Fig. 3 und 4). Schon hier ist meist eine einseitige Ansammlung des Kerninhaltes sichtbar, die alsbald noch ausgesprochener wird. Stark gefärbte granulierte Fäden ordnen sich dann parallel oder in spitzen Winkeln zueinander dicht gedrängt an der Wand des Kerns und nehmen etwa ein Drittel von dessen Volumen ein (Fig. 5). Der übrige Kernraum ist gewöhnlich sehr inhaltsarm, dort finden sich höchstens spärliche, schwach gefärbte körnige oder fädige Gebilde. Vom Nucleolus ist in diesem Stadium in Hämatoxylinpräparaten nichts mehr wahrzunehmen, was jedoch häufig wohl daher rührt, daß er verdeckt ist. Ob die dunkel gefärbten Fäden, die zweifellos aus Chromatin bestehen, immer völlig frei sind oder irgendwie miteinander zusammenhängen können, wage ich nicht bestimmt zu entscheiden. In vielen Fällen ließ sich jedenfalls mit Sicherheit erkennen, daß es sich um eine Vielheit von kurzen Fäden handelt.

Eine vorurteilsfreie Betrachtung der Figur 5 und der zahlreichen anderen Bilder gleicher Stadien, die ich gesehen habe, läßt keinen Zweifel darüber zu, daß dieses Stadium in allen wesentlichen Zügen mit einem Synapsisstadium übereinstimmt. Nicht nur die einseitige dichte Ansammlung des Chromatins spricht dafür, auch die paarige Anordnung der Fäden in den vorhergehenden Prophasen stimmt mit dieser Deutung überein.

Auf die Synapsis folgt eine Auflockerung des Chromatins, wodurch ein typisches Spirem zustande kommt. Fig. 6—9 zeigen solche. Das Volumen des Kerns hat sich weiter vergrößert, ebenso ist die ganze Basidienzelle gewachsen. Es ist

natürlich nicht leicht, festzustellen, ob es sich in diesem Spiremstadium um einen in sich geschlossenen Chromatinknäuel handelt oder ob mehrere unabhängige Fäden vorliegen. Vielfach läßt sich ein Faden auf längere Strecken verfolgen, oft ist jedoch deutlich eine Vielheit von Fäden zu sehen. Möglicherweise handelt es sich hierbei um verschiedene Entwicklungsstadien, denen aber nicht anzusehen ist, welches das jüngere und welches das ältere ist. — Spiremstadien trifft man äußerst häufig an, ein Beweis für ihre relativ lange Dauer. Die Verhältnisse in den Mycelbasidien von Armillaria mellea stimmen in dieser und vieler anderer Beziehung völlig überein mit denen in den Peridiolen von Nidularia pisiformis, welche neuerdings von R. E. Fries[1] beschrieben worden sind. Viele Angaben der Friesschen Arbeit gelten fast wörtlich für Armillaria, so u. a. auch die, daß die dem Spirem folgenden Stadien, welche die Metaphase einleiten, ziemlich selten sind und man oft Mühe hat, sie zu finden. Davon jedoch später.

Im Spiremkern ist der Nucleolus in Hämatoxylinpräparaten meist nicht sicher zu beobachten (Fig. 6 zeigt ihn dagegen deutlich); wendet man die Färbung mit Hermanns Safraninlösung und Gentianaviolett an, so hebt er sich jedoch meist als scharfer, leuchtend roter, allerdings oft äußerst kleiner Körper ab. Später verschwindet er völlig. — Spirembilder, in denen sich parallel verlaufende Fäden nachweisen lassen, sind nicht selten (Fig. 8). Auch diese ähneln sehr denen von Nidularia-basidien, wie ein Vergleich der Fig. 8 mit Fries' Fig. 10 (Taf. 1) zeigt. Ich wage nicht zu entscheiden, ob diese Parallelität der Fäden ein charakteristisches Merkmal älterer Spiremstadien ist, wie Fries das für Nidularia angibt. Wahrscheinlich ist es allerdings, denn wir finden die gleiche Erscheinung auch in Stadien, die allem Anschein nach der Metaphase direkt vorausgehen. Der im Spiremstadium befindliche Kern nähert sich schließlich dem apikalen Pole der Basidie, gewöhnlich unter Verringerung seines Volumens. Die Membran wird alsbald undeutlich und man sieht die fädige Masse frei im Plasma liegen (Fig. 10—12). Darauf findet eine weitere Kontraktion

[1]) Fries, R. E., Über die zytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von Nidularia. Zeitschr. f. Bot. 1911 **3**, 145ff.

statt, die Fäden oder besser Chromatinkörper erscheinen jetzt stärker gefärbt als zuvor (Fig. 13 und 14). Bilder dieser Stadien sind weit seltener als die normaler Spiremstadien.

Häufiger ist wieder das darauffolgende Stadium, welches der Mitose direkt vorausgeht: man sieht da vier dicht gefärbte Chromatinkörper am Pole der Basidie nahe beieinander liegen. (Fig. 15 und 16). Nach dem umgebenden Plasma gehen von dieser Körpergruppe oft Strahlen aus. Über die Entstehung dieser Strahlungen konnte ich nicht zu voller Klarheit gelangen. Ich möchte vermuten, daß im lebenden Plasma Strömungen auftreten, die zu der Kontraktion des Chromatins in irgendeiner Beziehung stehen und durch die Fixierung in dieser Weise als Strahlen erscheinen. Möglicherweise sind sie die direkte Ursache dieser »Kontraktion«, die somit vom Plasma bewirkt würde. Sichtbar werden die Strahlungen jedenfalls schon, ehe die vier Körper ganz aneinander gerückt sind. Das beweisen u. a. Fig. 13 und 14. Auch in den vorausgehenden Stadien sind diese Strahlungen z. T. nachweisbar, so in Fig. 11 und 12. Die andere Möglichkeit, daß es sich um wirklich fädige Strukturen handelt, ist natürlich auch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Es wäre z. B. nicht ausgeschlossen, daß sie auf Lininfäden zurückzuführen sind, was darauf beruhen könnte, daß das Chromatin sich allein zusammenballt und die Lininfäden zunächst keine wesentliche Gestaltsveränderung erleiden. Ich habe Bilder gesehen, die diesen Eindruck tatsächlich erwecken können. Doch dürfte es geboten sein, bei der Beurteilung dieser Dinge, solange die Beobachtungen sich ausschließlich auf fixiertes Material beziehen, größte Zurückhaltung zu üben. — Jedenfalls liegt es nahe, die Strahlung mit der Spindel in Beziehung zu bringen, die bipolar ist und somit, was ja häufig vorkommt, als multipolare angelegt würde.

Wie kommen nun die erwähnten vier Körper zustande und als was sind sie aufzufassen? Sie entstehen zweifellos durch weitere Zusammenballung des Chromatins. Die Abbildungen 11 und 12 zeigen dies. In Fig. 12 sehen wir deutlich vier Körperpaare. Das Stadium Fig. 10 erinnert in mancher Beziehung an eine Diakinese, ebenso die folgenden, nur daß hier die Kernwand anscheinend völlig geschwunden ist. Die Doppel-

heit der vier Körperpaare wird bei weiterer Kontraktion unsichtbar. Das Fig. 12 abgebildete Stadium ist offenbar eine direkte Vorstufe der Fig. 13 und 14 wiedergegebenen und diese gehen wieder dem in Fig. 15 und 16 direkt voraus. So deutlich wie in Fig. 12 habe ich allerdings diese vier Körperpaare nur einmal gesehen. Ohnehin ist ja dieses Stadium, wie erwähnt, recht selten und eine genaue Bestimmung der Zahl der einzelnen fädigen Gebilde nicht immer möglich.

Man wird daran denken können, daß die vier zu einer Gruppe vereinigten, stark gefärbten Chromatinkörper Chromosomen sind, denn bei der nachfolgenden Teilung wandern je zwei nach einem Spindelpol. Dann wären die vier Körperpaare ebenfalls auf Chromosomen zurückzuführen, und zwar entstanden aus ursprünglich vieren, die bereits je eine Teilung erlitten haben. Daß diese Erscheinung nicht selten ist, beweisen ja sehr viele Beobachtungen im Pflanzenreich. Man vergleiche darüber nur die ausführliche Darstellung von Gregoire[1]. Auch ist ja im Stadium der Diakinese und den folgenden (siehe namentlich Fig. 15 und 16) die Doppelheit infolge starker Kontraktion der Chromosomen häufig nicht mehr sichtbar.

Die hier konstatierte Vier- (bezw. Acht-)zahl entspricht übrigens dem, was auch andere, z. B. Maire[2] und Fries[3] bei der Teilung des großen Basidienkerns gefunden haben. Von »Protochromosomen« zu reden liegt um so weniger Grund vor, als Maire selbst diesen Ausdruck in seiner alten Bedeutung nicht mehr aufrecht erhält. Es lägen danach also in der Metaphase vier (eine andere Zahl habe ich nie finden können) stark gefärbte, rundliche »Chromosomen« vor.

Ich möchte jedoch ausdrücklich bemerken, daß die Bezeichnung Chromosomen hier nur eine provisorische sein kann und deshalb vielleicht besser durch den Ausdruck »Chromatinkörper« ersetzt wird. Obgleich mein Material sehr gut fixiert war und nicht die geringsten Schrumpfungen erkennen ließ, will ich doch

[1]) Grégoire, V., Les Cinèses de maturation etc. La Cellule. 1910. **26**, 223 ff.

[2]) Maire, R., a. a. O. und: La mitose hétérotypique et la signification des protochromosomes chez les Basidiomycètes. C. R. des séances et Mém. de la Soc. de Biologie. Paris. 1905. **58**, 726 ff.

[3]) Fries, R. E., a. a. O. S. 154.

nicht behaupten, daß das, was sich in den Präparaten als einfache Chromatinkörper zeigt, nicht Konglomerate von (vielleicht bestimmt gruppierten) Chromosomen sein könnten. In dieser Beziehung mahnen jedenfalls Blackmans[1] Befunde an Uredineen zur Vorsicht, und die Bilder, auf die Maire seine Annahme von der Zweizahl der Chromosomen in Basidiomycetenkernen stützt, sind oft zu schematisch gehalten, als daß man sicheres daraus entnehmen könnte.

Sobald die Spindel gebildet ist (Fig. 17, 18), wandern je zwei der Körper nach den Polen (Fig. 19—23). Centrosomen konnten nicht sicher nachgewiesen werden. Die Spindelachse steht annähernd senkrecht zur Längsachse der Basidie. Während der Wandlung verändern die Chromatinkörper ihre Gestalt und werden zu unregelmäßig begrenzten, langgestreckten Körpern. Bei der Betrachtung dieser Bilder gewinnt man den Eindruck, als handle es sich um leicht dehnbare, vielleicht mehr oder weniger flüssige Massen, die durch gewisse, bestimmt gerichtete Kräfte nach den Polen gezogen oder geschoben werden. Dort angelangt, ballen sie sich wieder zusammen und man sieht dann an jedem Pole zunächst zwei rundliche, meist nach der Mitte zu etwas abgeplattete Körper. Diese zwei Körper teilen sich nun bald in vier entsprechend kleinere (Fig. 24 und 25), so daß im ganzen also 8 Körper vorhanden sind, eine Zahl, die der in dem oben erwähnten diakineseartigen Stadium entspricht (s. Fig. 10—14). Es liegt nahe, anzunehmen, daß es sich in beiden Stadien um die gleichen Körper handelt, deren Trennung in vier Paare auch in den Zwischenstadien bestanden hat, aber infolge der starken Kontraktion des Chromatins verwischt war. Auch Fig. 13 und 14, die ein Stadium darstellen, welches auf das in Fig. 12 abgebildete folgt, läßt ja noch deutlich die paarige Doppelnatur der 4 Körper erkennen. Irgendwie wundernehmen kann dieses zeitweise (scheinbare?) Verschwinden der Doppelheit, wie gesagt, nicht; wie zahllose Beispiele zeigen, ist dieser Vorgang bei der Reduktionsteilung ja ein ganz typischer, nur die Zeit, zu welcher die Trennung wieder auftritt, unterliegt Schwankungen. Nach Maires Angaben dürfte sie bei vielen Basidiomyceten schon

[1]) Blackman, On the Fertilization, Alternation of Generations and general Cytology of the Uredineae. Ann. of bot. 1904. **18**, 323ff.

früher, während der Wanderung des Chromatins nach den Polen erfolgen, was vielfach zu der Annahme Veranlassung gegeben haben mag, als handle es sich hier um eine ziemlich hohe, vielfach inkonstante Chromosomenzahl[1].

Wenn die erwähnten vier kleinen Körper an jedem Pole sichtbar geworden sind, ist meist die Spindel der ersten Teilung noch vorhanden. Alsbald verschwindet sie und dann treten die Spindeln der schnell folgenden beiden weiteren Teilungen auf. (Fig. 26 und 27.) Wie bereits oben erwähnt wurde, folgen sich also die Teilungen auf dem Fuße, ohne daß es dazwischen zur Bildung zweier ruhender Kerne kommt. Die Achsen dieser Spindeln stehen ebenfalls senkrecht oder schwach geneigt zur Längsachse der Basidie. Miteinander können sie verschiedene Winkel bilden (Fig. 29), in dem in Fig. 30 abgebildeten Falle kreuzen sie sich z. B., was nicht übermäßig selten zu sehen ist. Die beiden Teilungen erfolgen gleichzeitig, so daß man beide Mitosen in der gleichen Phase antrifft. Nur sehr selten kann man Ausnahmen von dieser Regel beobachten. Eine solche wird z. B. durch Figur 31 dargestellt, wo in einer Mitose die Chromatinkörper sich noch in der Mittelplatte befinden, während sie in den anderen schon auf der Wanderung nach den Polen begriffen sind. Das »Auseinanderziehen« dieser chromatischen Körper, die ursprünglich als vier distinkte Körper in der Scheitelplatte liegen, läßt sich auch bei dieser zweiten Teilung beobachten (Fig. 28—30). Es endet auch hier damit, daß wir zwei Körper an jedem Pole finden, die allerdings nur halb so groß sind als bei der ersten Teilung des großen Kerns.

Nachdem sich das Chromatin so an den jeweiligen Polen angesammelt hat, entstehen sehr bald vier ruhende, ganz normale Kerne, deren jeder einen kleinen Nucleolus enthält (Fig. 32). Der Vorgang ihrer Ausbildung erfolgt offenbar sehr schnell, denn man sieht selten Zwischenstadien. Sie liegen gewöhnlich zuerst in zwei Paaren zusammen. Während und nach ihrer Ausbildung beginnt der Scheitel der Basidie sich abzuplatten; später sprossen dann vier Sterigmen hervor (Fig. 33); an deren Enden bilden sich Sporen, in welche je ein Kern einwandert.

[1]) s. z. B. Harper, a. a. O. 1902. S. 14, dessen Beobachtungen vielleicht ähnlich zu deuten sind.

Die Sporen haben ganz normales Aussehen und sind von den aus Hutbasidien hervorgegangenen nicht zu unterscheiden.

Abweichungen von diesem soeben beschriebenen typischen Entwicklungsgang habe ich nur selten beobachtet. Die Zahl der Sterigmen ist mit ganz wenigen Ausnahmen vier. Nur einmal habe ich eine Basidie mit 2 Sterigmen gesehen (s. Fig. 35), in der vier normale Kerne waren. Da ich auf diese Abnormitäten nicht mit besonderer Aufmerksamkeit geachtet habe, ist es möglich, daß sich bei sorgfältigem Durchsuchen der Präparate daraufhin noch mehr derartige Fälle finden lassen. Selten sind sie aber jedenfalls. Etwas häufiger scheint es vorzukommen, daß sich die Zahl der Kerne vermehrt, so habe ich öfter Basidien mit 8 Kernen angetroffen (vgl. Fig. 34); die Größe des einzelnen Kerns betrug dann gewöhnlich etwa die Hälfte eines Kerns der normalen, vierkernigen Basidien. Es scheint, als wenn von den 8 Kernen nur 4 in die Sporen wandern, die übrigen 4 in der Basidie verbleiben. Wenigstens habe ich eine Basidie mit wohlausgebildeten einkernigen Sporen gefunden, in deren Körper die 4 übrigen, kleinen Kerne zurückgeblieben waren. Möglicherweise tritt hier eine zweite Sporengeneration auf, welche mit den vier übrigen Kernen versorgt wird, in ähnlicher Weise, wie das z. B. für Clavaria rugosa angegeben wird[1], doch konnte ich dies nicht feststellen.

Überblicken wir nun die obigen zytologischen Ergebnisse, so fällt uns zunächst ein Umstand auf: wenn wir von den jüngsten Entwicklungstadien der Mycelbasidien absehen und die Entwicklung von dem Zeitpunkt an betrachten, in welchem in der Basidie ein großer Kern entstanden ist, so zeigt sich eine große Übereinstimmung des Entwicklungsganges mit dem typischen Entwicklungsgang normaler Hutbasidien, bei denen eine Karyogamie dem großen Kern den Ursprung gibt und dieser infolgedessen als sekundärer Basidienkern bezeichnet wird. Was in diesem Zusammenhang besonders wichtig ist, das ist die Tatsache, daß auch die erste Teilung des großen Kerns in allen wesentlichen Phasen mit der bei Hutbasidien beobachteten übereinstimmt.

[1]) s. Maire, R., a. a. O. (Thèse). 1902. S. 87.

Diese erste Teilung wird nun bei den Hutbasidien bekanntlich als heterotypische angesehen. Obgleich die Fortpflanzungsverhältnisse der höheren Basidiomyceten noch durchaus nicht geklärt sind, so dürfen wir doch wohl, ohne uns allzusehr in das Gebiet der Hypothesen zu begeben, annehmen, daß die Kernpaare, die sich im Gewebe des Hutes finden, denen des Uredineenmycels, welches aus den Äcidiosporen hervorgeht, homolog sind und im Grunde auch dasselbe sind, wie die in den ascogenen Hyphen von Pyronema[1]; dieses Stadium wäre dann bei den höheren Basidiomyceten eben viel weiter ausgedehnt als bei den Ascomyceten. Zwar wissen wir nicht, wie die Paarkerne bei den Hymenomyceten zustande kommen. Die einzigen Untersuchungen, auf die man sich berufen könnte, sind diejenigen von Miß Nichols[2]. Die Verf. ist der Ansicht, daß Kopulationsakte irgendwelcher Art nicht vorkommen, sondern daß das erste Kernpaar im einkernigen Mycel durch Teilung eines Kerns entstanden ist. Diesen Teilungsvorgang hat sie indessen nicht beobachtet. Mir scheint die Frage durch diese Untersuchungen noch nicht gelöst zu sein; nach den zahlreichen Präparaten, die mir durch die Hände gegangen sind, möchte ich das Vorhandensein von Zellverschmelzungen, verbunden mit Kernübertritten, die in analoger Weise wie bei den Uredineen erfolgen könnten, mindestens für ebenso wahrscheinlich halten.

Ich will hier nicht in eine ausführliche Diskussion der vielerörterten Frage eintreten, was bei den höheren Pilzen als Sexualakt anzusehen ist. Vielfach handelt es sich hier nur um einen Wortstreit, der die Sache selbst wenig berührt. Gewiß ist die

[1]) Wo, wie wir durch Claußens Untersuchungen wissen (Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 586ff.), im Ascogon keine Kernverschmelzung, sondern nur paarige Anordnung der ♀ und ♂ Kerne stattfindet. Die Kernpaare wandern dann in die ascogenen Hyphen, im jungen Ascus tritt die Verschmelzung ein. Inwieweit dieser Befund sich verallgemeinern läßt, können wir noch nicht absehen. Schikorra (Zeitschr. f. Bot. 1909. **1**, 379ff.) gibt für Monascus das gleiche an. Andere Autoren halten daran fest, daß wenigstens bei gewissen Ascomyceten zwei Kernfusionen vorkommen (s. z. B. Fraser and Welsford, Further Contrib. to the Cytology of the Ascomycetes. Ann. of bot. 1908. **22**, 465ff. Cutting, Sexuality and Development of the Ascocarp in Ascophanus carneus. Ann. of bot. 1909. **23**, 399ff.).

[2]) Nichols, S. P., The Nature and Origin of the binucleated Cells in some Basidiomycetes. Transact. of the Wisc. Akad. 1904. **15**, 30ff.

Anschauung Dangeards, der den eigentlichen Befruchtungsvorgang ausschließlich in der im jungen Ascus oder in der Basidie erfolgenden Kernfusion sieht, zu einseitig. Ob aber daraus folgt, daß darum die Ansicht von Harper[1] (wonach bei Ascomyceten der Sexualakt sich ausschließlich im Ascogon abspielt) oder von Blackman[2] (der bei den Uredineen in dem der Aecidienbildung vorausgehenden Kernübertritt den Sexualakt sieht) unbedingt anzunehmen ist, erscheint mir mehr als zweifelhaft. Daß der eine Standpunkt den andern nicht ausschließt, hat bereits Wager[3] erkannt, der geneigt ist, bei den Ascomyceten zwei, wenngleich seiner Ansicht nach nicht gleichwertige Sexualakte anzunehmen. P. Groom[4], dessen Arbeit übrigens ebenso wie die Wagers, lange vor der erwähnten Mitteilung von Claußen erschienen ist, vertritt eine ähnliche Anschauung. Für die Basidiomyceten dürfte sich diese Betrachtungsweise, da ja dort nur eine Kernverschmelzung nachgewiesen ist, nicht anwenden lassen, und wenn Claußens Angaben allgemeinere Gültigkeit zukommt, heute auch nicht mehr für verschiedene Ascomyceten.

Mir scheint, daß man sich in den meisten bisherigen Erörterungen der Frage nach der Sexualität der höheren Pilze zu sehr daran geklammert hat, den Sexualakt als einen zeitlich und räumlich scharf definierten Vorgang zu betrachten, anstatt zu berücksichtigen, daß das Phänomen in einzelne Teilvorgänge zerfällt. Wenn ich das hier betonen möchte, so kann ich mich dabei auf denjenigen Forscher berufen, der den genauen Verlauf des Befruchtungsprozesses zuerst in seinen Einzelheiten richtig erkannt hat[5]. Oscar Hertwig sagt: »Geschlechtliche Zeugung besteht in der Verschmelzung zweier Keimzellen.« . . . »Bei ihrer Vereinigung ist der wichtigste Vorgang die im Innern

[1]) Harper, Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1896. **29**, 675 ff.

[2]) Blackman, On the Fertilization, Alternation of Generations, and general Cytology of the Uredineae. Ann. of bot. 1904. **18**, 364.

[3]) Wager, The sexuality of the Fungi. Ebenda. 1899. **13**, 575.

[4]) Groom, On the Fusion of Nuclei among Plants: A Hypothesis. Transact. and Proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh. Dez. 1898. S. 132.

[5]) Hertwig, O., Beitr. z. Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung d. tier. Eies. Morph. Jahrb. 1875. **1**, 347 ff.

des Eidotters sich vollziehende Verbindung ihrer beiderseitigen Kerne, des Ei- und Samenkerns zu einem neuen Keimkern[1].« Hierin ist deutlich von mehreren (Teil-) Vorgängen die Rede. Wenn man nun geneigt ist, bei den Ascomyceten das Schwergewicht auf den Vorgang des Übertritts vom Inhalt bezw. den Kernen des Antheridimus ins Ascogon zu legen, so beruht das gewiß größtenteils darauf, daß dieser Prozeß in bestimmt differenzierten Organen (Geschlechtsorganen) lokalisiert ist. Man sollte aber daraus nicht die Berechtigung schöpfen, allein das, was unter Vermittlung dieser Organe vor sich geht, als Sexualakt anzusehn, sondern daran denken, daß die Funktion der Geschlechtsorgane sich nicht auf den ganzen Geschlechtsakt erstrecken muß, sondern sich nur auf einen Teilprozeß desselben, nämlich den Übertritt der ♂ Keimmasse zur ♀ zu beziehen braucht. Zudem fällt ja dieses Argument bei den Uredineen, wo man sicher nicht von ausgesprochenen Sexualorganen im obigen Sinne reden kann, weg, und vielleicht auch bei den höheren Basidiomyceten. Nach alledem dürfte es sich, glaube ich, rechtfertigen lassen, bei den erwähnten höheren Pilzen, wo wir es mit Kernpaaren zu tun haben, einen gewissermaßen in die Länge gezogenen Sexualakt anzunehmen, in dem Sinne, daß als erster Teilvorgang die Vereinigung zweier Isogameten anzusehen ist (Uredineen), als letzter die Kernfusion in der Teleutospore, der Basidie oder dem Ascus. Beide Prozesse sind bei den höheren Pilzen — das ist der Punkt, in dem sich diese von der Mehrzahl der übrigen sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismen unterscheiden — zeitlich und räumlich getrennt, unter Zwischenschaltung einer »Generation«, deren Zellen Kernpaare enthalten, welche sich konjugiert teilen[2].

[1]) Hertwig, O., Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena. 1909. S. 22f.

[2]) Man wird von diesem Standpunkte aus diese »Generation« weder die geschlechtliche noch die ungeschlechtliche nennen können und sie vielleicht am besten als »intermediäre« bezeichnen. Der Sporophyt wäre dann bei den Hyphomyceten sehr stark reduziert und auf die Basidie beschränkt. — Die vorgetragene Anschauung hat manche Berührungspunkte mit Ideen, welche Raciborski in seiner Arbeit über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum (Flora. 1896. **82**, 130ff.) geäußert hat.

Der Kernverschmelzung folgt wie bei vielen Kryptogamen die Reduktionsteilung auf dem Fuße. Sie ist im Ascus ziemlich sicher nachgewiesen[1], bei der Keimung der Teleutosporen der bisher daraufhin untersuchten Formen mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen und findet, soweit sich aus Maires und Fries' Angaben ersehen läßt, mit ziemlicher Gewißheit auch bei der Teilung des Fusionskerns der Basidien statt. Für letzteres lassen sich folgende Gründe ins Feld führen: das Auftreten eines Synapsisstadiums[2]; die paarige Anordnung von Fäden in der Prophase (postsynaptisches Spirem); das Auftreten diakineseartiger Figuren vor der Spindelbildung; der Umstand, daß die Chromatinmenge bei der Teilung des Fusionskerns etwa doppelt so groß ist als bei der darauffolgenden, schließlich die schnelle Aufeinanderfolge der drei Teilungen ohne Zwischenschaltung von ruhenden Kernen. Alle diese Erscheinungen finden sich nun auch bei den Mycelbasidien, wo der eine große Kern nicht durch direkt vorausgehende Fusion zweier, sondern durch Wachstum eines kleinen Kerns zustande kommt, der ursprünglich den Kernen der vegetativen Hyphen völlig gleicht. Ich will nicht die bestimmte Behauptung aufstellen, daß Reduktionsteilung vorliegt, das eine läßt sich aber mit voller Sicherheit sagen: wenn die Vorgänge in den Hutbasidien als Trennungsteilung zu deuten sind (und man wird nicht bestreiten können, daß diese Deutung sehr wahrscheinlich ist), dann sind es die in den Mycelbasidien auch.

Nehmen wir dies einmal an, so entspringt natürlich sofort die Frage: woher kommt die diploide Natur des großen Kerns der jungen Mycelbasidien? Da dieser Kern durch Volum- und Substanzvergrößerung aus einem Kern hervorgegangen ist, der seinem Aussehn nach mit den Hyphenkernen übereinstimmt[3], also auch mit dem Kern derjenigen Zelle, der die Basidie auf-

[1]) s. Harper, Sexual Reprod. and the Organisation of the Nucleus in cert. Mildews. Publ. by the Carnegie Inst. Wash. 1905 (Sept.). — Ferner Claußens Sammelref. in Ber. d. d. bot. Ges. 1906. S. 30.)

[2]) Allein würde dies allerdings m. E. zum Nachweis der Reduktionsteilung nicht genügen.

[3]) Da ein gewisser Parallelismus zwischen Substanz- (namentlich Chromatin-) Vermehrung und Verkleinerung des Nucleolus besteht, läßt sich vermuten, daß die Nucleolarsubstanz beim Kernwachstum verbraucht wird und somit als Nährstoff fungiert.

sitzt und der als Schwesterkern des Basidienkerns anzusehen ist, so ergeben sich zwei Möglichkeiten: entweder sind die gesamten Kerne des Mycels, aus dem die Mycelbasidien hervorgehen, diploid oder sie sind haploid und der große Basidienkern wird erst während seiner Entwicklung diploid. Im ersteren Falle dürfte es am wahrscheinlichsten sein, anzunehmen, daß der Entstehung eines Basidien bildenden Mycels irgendwo eine Kernverschmelzung vorausgegangen ist. Die Abweichung von dem normalen Typus der Basidienbildung bestände dann (abgesehen davon, daß keine Hüte zur Ausbildung kommen) darin, daß die Kernverschmelzung, die normalerweise in den Basidien stattfindet, in ein früheres Stadium verschoben wäre und eine Mycel-»Generation« mit 2 x — Kernen eingeschaltet wäre, wie sie sich sonst nicht findet. Wenn wir uns an unsere obigen Betrachtungen erinnern, so könnte man hier von einer Verkürzung des Sexualakts reden. Es würde dieser Fall schon deshalb von einigem Interesse sein, weil m. W. eine ähnliche Abnormität bei Pilzen bisher nicht konstatiert worden ist.

Ich habe mich bemüht, festzustellen, ob tatsächlich solche frühzeitige Kernverschmelzungen vorkommen. Obwohl ich eine sehr große Anzahl von Präparaten durchsucht habe, habe ich niemals etwas davon finden können. Natürlich beweist ein solcher negativer Befund nichts, und ich will auch keineswegs strikte in Abrede stellen, daß der erwähnte Fall realisiert ist. Vielleicht gelingt es späteren Untersuchungen, darüber Klarheit zu erlangen. Gewisse Gründe gibt es allerdings schon jetzt, die mir gegen die diploide Natur der Hyphenkerne zu sprechen scheinen und welche m. E. die Diskussion der zweiten der oben genannten Möglichkeiten erlauben.

Zunächst wird man natürlich versuchen, die Frage durch Untersuchung der Karyokinesen vegetativer Mycelkerne zu entscheiden. Leider haben mir die Kernteilungsbilder, die ich gesehen habe (ein solches ist in Fig. 36 abgebildet) ihrer Kleinheit wegen hierüber keinen Aufschluß geben können. Auch durch einen Vergleich der Kerne des basidienbildenden, einkernigen Mycels mit solchen, die sich in jungen, aus normalen Basidiosporen (von Hutbasidien) hervorgegangenen Mycelien finden, war keine sichere Lösung der Frage zu gewinnen. Das

rührt daher, daß Form und Größe der Kerne erheblichen Schwankungen unterliegen, ebenso wie Form und Größe der Hyphen. In langen, schmalen Hyphen sieht man z. B. sehr häufig äußerst langgestreckte Kerne von sehr geringem Querdurchmesser, an deren einem Ende der Nucleolus liegt. In breiteren Hyphen nehmen sie Kugelform an. Inwieweit das Volumen bei so verschiedener Gestalt variiert, ist natürlich schwer zu sagen. Immerhin erscheint es nicht überflüssig folgendes zu erwähnen: Vergleicht man in beiderlei Mycelien Hyphen von etwa gleicher Form und Größe, so findet man, daß auch die Kerne in dieser Beziehung annähernd übereinstimmen. Daß die Kerne in dem basidienbildenden Mycel doppelt so groß als in den anderen wären — was unter der Voraussetzung zu erwarten wäre, daß sie diploid sind — ließ sich nicht beobachten.

Um einen weiteren Anhaltspunkt in der erwähnten Richtung zu gewinnen, habe ich untersucht, ob die Basidien produzierenden Mycelien fähig sind, Hyphen mit Kernpaaren hervorzubringen. Ich impfte daher von den entsprechenden Kulturen einige kleine oberflächliche Mycelpartien mit einkernigen Hyphen auf Pflaumendekoktagar über. Dort entwickelten sich, wie üblich, üppige Rasen, welche an der Oberfläche Mycelbasidien erzeugten, ins Substrat viele verzweigte Rhizomorphen trieben. In diesen Rhizomorphen finden sich nun allgemein und so auch hier zahlreiche, unter Umständen sehr große parenchymatische Zellen, die Kernpaare (eins bis mehrere) besitzen[1]. Damit ist also gezeigt, daß die einkernigen Hyphen des Basidien bildenden Mycels Gewebe mit Paarkernen erzeugen können. Da nun die Paarkerne mit größter Wahrscheinlichkeit überall da, wo sie bisher beobachtet sind, haploid sind, so dürfte es nicht allzufern liegen, das auch hier anzunehmen.

Zu der Annahme, daß die hier beobachteten Kernpaare aus diploiden Kernen durch eine Reduktionsteilung hervorgegangen sind, scheint mir, da etwas derartiges im normalen Entwicklungsgang des vegetativen Gewebes der Pflanzen bisher nicht be-

[1]) Näher auf die Entwicklungsgeschichte und die zytologischen Verhältnisse der Rhizomorphen, die vieles interessante bieten, aber noch keineswegs geklärt sind, einzugehen, liegt hier keine Veranlassung vor.

kannt geworden ist, vorläufig kein Grund vorzuliegen. Da die Rhizomorphen nach Aussehen und Bau völlig normal sind, möchte ich eher vermuten, daß sie sich auch hier, wie sonst, auf einkerniges Mycel mit haploiden Kernen zurückführen. Möglich wäre es allerdings noch, daß wir eine »diploide Rasse«, ähnlich wie das in den interessanten Untersuchungen von El. und Em. Marchal[1] für einige Moose konstatiert worden ist, vor uns hätten, und daß somit ein Kernpaar insgesamt die vierfache Chromosomenzahl enthielte. Da nun meine sämtlichen Kulturen auf Sporen zurückgehen, die in normalen Hüten gebildet wurden, also wohl sicher haploide Kerne hatten, so müßte diese diploide »Rasse«, irgendwo, vermutlich durch Verschmelzung zweier Kerne und nachfolgendes Ausbleiben einer Reduktionsteilung entstanden sein. Wie ich bereits oben bemerkte, gelang es mir nicht, etwas derartiges zu beobachten.

Wie nun auch die Entscheidung dieser Fragen ausfallen mag, es bleibt die Tatsache bestehen, daß es möglich ist, einen Pilz, welcher normalerweise in wohlausgebildeten Hüten Basidien produziert, deren vier Kerne sich auf einen Fusionskern zurückführen, zu veranlassen, aus einkernigem Mycel unter Umgehung der Ausbildung von Hüten, sogar von Hymenien, Basidien zu erzeugen, die im entwickelten Zustande von Hutbasidien nicht unterschieden werden können. Weder die Kernfusion noch die Hutbildung ist also bei Armillaria für die Erzeugung von Basidien eine unbedingt nötige, direkte Vorbedingung. Wenn man sich allerdings ganz auf den Boden der Dangeardschen Auffassung stellt, nach der die Kernfusion ein wesentlicher Charakter der Basidie ist, so könnte man vielleicht daran denken, den von mir beschriebenen Gebilden den Basidiencharakter überhaupt abzuerkennen. Ich verkenne den Wert zytologischer Tatsachen durchaus nicht, glaube aber, daß eine derartige Betrachtungsweise in diesem Falle zu Konsequenzen führen würde, die wohl niemand bei vorurteilsfreier Beurteilung der Dinge wird billigen können. Ebensowenig würde ich einverstanden sein können, wenn man mit der beschriebenen Erscheinung ein Wiederaufleben der Brefeldschen Anschauung von der Natur

[1]) Marchal, El. et Em., Aposporie et Sexualité chex les Mousses. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique (Cl. d. Sciences). 1907, 765ff. und 1909, 1249ff.

der Basidie als Konidienträger begründen wollte. Es handelt sich bei den Mycelbasidien doch offenbar um etwas Sekundäres, dessen Auftreten an bestimmte Versuchsbedingungen geknüpft ist und das weniger in phylogenetischer als in physiologischer bezw. experimentell-morphologischer Hinsicht Interesse beansprucht.

Fragen wir uns noch, ob im Pilzreich schon ähnliche Erscheinungen bekannt sind. Normalerweise kommen ja bei einigen primitiven (gymnocarpen) Basidiomyceten, die sich nicht zur Stufe der (angiocarpen) Hutpilze erhoben haben, Mycelbasidien vor (Muciporus, Tulasnella, Hypochnus u. a.). Man könnte in diesem Zusammenhang vielleicht von einem »Hypochnusstadium« des Hallimasch reden. Doch ist der wesentliche Unterschied zu bedenken, daß bei diesen Pilzen in den Basidien Kernverschmelzungen stattfinden[1]. Das Vorkommen von Mycelbasidien mit den beschriebenen Charakteren bei Pilzen, die Hüte produzieren, ist m. W. bisher nicht beschrieben worden. Möglicherweise haben Brefeld[2] und Matruchot[3] ähnliche Dinge in den Händen gehabt, doch läßt sich das, da zytologische Angaben fehlen, nicht beurteilen. Bei Heterobasidion annosum hat Brefeld in Reinkulturen, die auf Basidiosporen zurückgingen, im Mycel Konidienträger mit vier Sporen gesehen, die in der Form mit Basidien vollkommen übereinstimmten. Wenn ich Brefeld recht verstehe, traten diese viersporigen Träger indessen recht selten auf, untermischt mit anderen, deren Sporenzahl sehr schwankte. Auch die Größe dieser Konidienträger, die denen von Aspergillus sehr ähnelten, war in Brefelds Kulturen äußerst verschieden. Beides trifft für die Mycelbasidien von Armillaria nicht zu. Die Zahl der Sporen war hier, von sehr wenigen Ausnahmefällen abgesehen, konstant und auch die Größe der Gebilde schwankte innerhalb viel engerer Grenzen. —

Matruchot gibt an, bei Pleurotus ostreatus in Rein-

[1]) Vgl. Harper, Binucleate cells in Hymenomycetes. Bot. Gaz. 1902. **33**, 1 ff. (über Hypochnus). Juel, Muciporus und die Familie der Tulasnellaceen. Bih. till Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handlingar. 1897. **23**, Afd. III. No. 12.

[2]) Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. 1889. Heft VIII, 154 ff., namentlich 169.

[3]) Matruchot, Rech. biol. sur les Champignons. Rev. gén. bot. 1897. **9**, 81 ff.

kulturen alle Übergänge zwischen normal gestalteten Basidien (die aber nur im Fruchtkörper vorkommen), Cystiden mit 1—3 Sterigmen und Conidiophoren beobachtet zu haben und sieht alle drei Gebilde als homolog an. Die beiden letzteren Gebilde sollen auch im Mycel vorkommen. Es läßt sich indessen auch aus dieser Arbeit nicht ersehn, inwieweit diese Homologisierung berechtigt ist. Zytologische Daten werden gleichfalls nicht mitgeteilt.

Hutbasidien, deren Entstehung auf einkernige Zellen zurückgeht, hat Maire[1] beschrieben. Sie finden sich bei Godfrinia (Hygrocybe) conica (Scop.) Maire und G. ceracea (Wulf) Maire. Um eine Abnormität handelt es sich hier offenbar nicht, d. h. es scheinen hier Hutbasidien mit Kernfusion nicht vorzukommen. Dafür spricht wenigstens, daß Maire die Erscheinung bei zwei Arten derselben Gattung beobachtet hat, die in ganz verschiedenen Gegenden gesammelt worden waren. Die Zytologie dieser Basidien weist einige gemeinsame Züge mit denen der Mycelbasidien von Armillaria mellea auf. U. a. findet sich auch hier das starke Wachstum des Kerns, ehe er in die Prophasen der Teilung eintritt. Darüber, ob die Teilung des Kerns (er teilt sich hier nur einmal, es entstehen zwei Sterigmen und zwei Sporen, in deren jede ein Kern wandert) als Reduktionsteilung anzusprechen ist, äußert sich Maire nicht. Es wäre immerhin wichtig für die Beurteilung der ganzen Erscheinung. Maire hat auch durch die Untersuchung der übrigen zytologischen Verhältnisse des Pilzes über die Entstehungsgeschichte der Basidienkerne keine Klarheit gewinnen können, hat ferner nicht mit voller Sicherheit feststellen können, ob im Gewebe des Pilzes Kernpaare vorkommen oder nicht. So muß er sich ebenfalls auf die Erwägung einiger Erklärungsmöglichkeiten beschränken, und es bleibt offen, ob die einkernigen Hutbasidien in ähnlicher Weise entstanden sind wie die Mycelbasidien von Armillia mellea.

Straßburg i. E., Botanisches Institut. Mai 1911.

[1]) Maire, Rech. cytol. et taxonom. sur les Basidiomycètes. Paris, 1902. S. 116 ff.

H. Kniep gez. E. Laue Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

21.

22.

23.

24.

25.

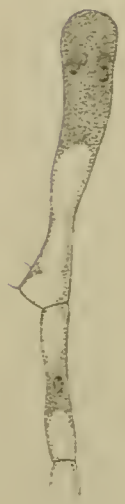
26.

28.

27.

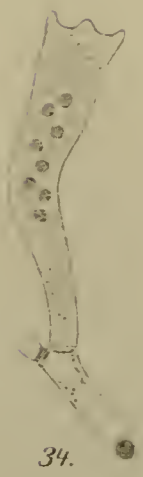
29.

30.


32.

31.

33.


34.

35.

36.

H. Bruegger

E. Laue, Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Figurenerklärung.

Alle Figuren wurden mit dem Zeißschen Zeichenapparat unter Verwendung des Apochromats 2 mm für homogene Immersion gezeichnet. Als Okular diente Comp.-Ok. 6 für sämtliche Figuren, ausgenommen Nr. 16 und 36, für diese Comp.-Ok. 8. Vergr. also 750 bezw. 1000.

Tafel 3 und 4.

Fig. 1 u. 2 junge Basidien. Das Kernwachstum hat begonnen und ist an dem Auftreten von Vakuolen im Kern zu erkennen.

Fig. 3 u. 4 vorsynaptische, spiremartige Stadien.

Fig. 5 Synapsis.

Fig. 6—8 nachsynaptische Spireme.

Fig. 9 Mycelfaden mit mehreren Auszweigungen, deren Enden Basidien in verschiedenen Entwicklungsstadien zeigen (zwei ganz junge, eine, deren Kern schon deutlich gewachsen ist, zwei mit Kernen in der Prophase der heterotypischen Teilung).

Fig. 10 Diakineseartiges Stadium. Die Kernmembran ist nicht mehr scharf.

Fig. 11 u. 12 Die Kernmembran hat sich aufgelöst. Auftreten zarter »fädiger« Strukturen.

Fig. 13—16 Zusammenballung des Chromatins zu 4 Körpern (Fig. 16 von oben gesehen).

Fig. 17 Metaphase.

Fig. 18—23 Wanderung des Chromatins nach den Polen.

Fig. 24 u. 25 Auftreten zweier Vierergruppen an jedem Pol.

Fig. 26—31 Zweite Teilung. In Fig. 31 befinden sich die beiden Mitosen ausnahmsweise nicht in der gleichen Phase.

Fig. 32 Basidie mit 4 ausgebildeten Kernen.

Fig. 33 Sterigmenbildung.

Fig. 34 abnorme Basidie mit 8 Kernen.

Fig. 35 abnorme Basidie mit nur 2 Sterigmen.

Fig. 36 Kernteilung in einer vegetativen Hyphe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Kniep Hans

Artikel/Article: Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von Armillaria mellea Fl. Dan. 529-553