

Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens.

Von

P. Clausen¹.

Mit Tafel I bis VI und 13 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

I. Einleitung.

Eine Neuuntersuchung von *Pyronema confluens* möchte nach den vielen Arbeiten, die darüber geschrieben sind, besonders nach der sehr gründlichen Harpers (1900), unnötig erscheinen. Es ist daher angebracht, die Gründe kurz darzulegen, die mich veranlaßten, gerade diesen Pilz zur Untersuchung auszuwählen.

Die Lösung der wichtigsten Frage in der Entwicklungsgeschichte der Pilze, der Generationswechselfrage, die noch für kein Objekt einwandfrei beantwortet ist, kann nur an einem sexuellen Pilz versucht werden. Schon wegen der Kleinheit der Kerne scheiden die Zygomyceten von vornherein aus, von anderen Schwierigkeiten ganz zu schweigen. Bei den Oomyceten sind gewisse Entwicklungszustände (keimende Oosporen) nicht leicht in einer für zytologische Untersuchungen ausreichenden Zahl zu erhalten oder schwer zu untersuchen. Über die mangelnde Eignung der Uredineen, Ustilagineen und Basidiomyceten kann kein Zweifel sein. Es bleibt also von den größeren Pilzgruppen nur die der Ascomyceten übrig. Die Auswahl unter den sexuellen Ascomyceten ist sehr gering. Scheidet man aus diesen die kleinkernigen Formen (*Gymnoascus*, *Monascus*, *Penicillium* und ähnliche) aus, so bleiben nur die Erysipheen und Pyronemaceen übrig. Es ist also sicher kein Zufall, daß die Mykologen immer wieder auf diese Pilze verfallen sind.

¹) Der Inhalt dieser Arbeit wurde ausführlich in der Sitzung der deutschen botan. Gesellschaft vom 28. Januar 1910 vorgetragen.

Von den Erysipheen und Pyronemaceen untersuchte ich je einen Vertreter, *Phyllactinia corylea* und *Pyronema confluens*. Die Untersuchungen über *Phyllactinia* gab ich aus hier nicht zu erörternden Gründen vorläufig auf und beschränkte mich auf *Pyronema*. *Pyronema* ist leicht kultivierbar, hat viele, wenn auch komplizierte Sexualorgane und besitzt keinerlei Fortpflanzung durch Konidien oder ähnliche Gebilde. Der Entwicklungsgang ist also denkbar einfach und durchaus eindeutig.

Bekanntlich wird seit Harpers Untersuchung über *Sphaerotheca Castagnei* (1895), durch die zum ersten Male in einer unseren heutigen Ansprüchen genügenden Weise die Sexualität der Ascomyceten festgestellt wurde, angenommen, daß außer der Kernverschmelzung im Ascogon noch eine zweite im jungen Ascus stattfindet. Vom Standpunkt der Lehre von der Individualität der Chromosomen heißt das also: Im Ascogon entstehen Kerne mit doppelter Chromosomenzahl dadurch, daß je zwei Kerne mit einfacher Chromosomenzahl verschmelzen. Bei der zweiten Verschmelzung im jungen Ascus kommen je zwei Kerne mit doppelter Chromosomenzahl zusammen. Das Resultat müßte ein Kern mit vierfacher Chromosomenzahl sein. Eine heterotypische Teilung reichte also nicht aus, die Normalzahl der Chromosomen wieder herzustellen.

Die Schwierigkeit, die darin für eine einheitliche Auffassung der Generationswechsellehre liegt, ist von Harper schon 1896 erkannt worden. Er meint, daß bei den Teilungen des Zygotenkerns der Erysipheen die männlichen und weiblichen Chromosomen in getrennten Gruppen an der Spindel vorkommen. »Das Getrenntbleiben von männlichen und weiblichen Chromatinmassen während des ganzen Lebens einer Generation, um endlich miteinander zu verschmelzen und so eine Zahlenreduktion bei Beginn der nächstfolgenden Generation zu veranlassen«, sagt er, »stimmt ganz gut mit der Theorie Strasburgers, daß die Reduktion der Chromosomenzahl durch phylogenetische Momente bestimmt wird und regelmäßig sich am Ende der ungeschlechtlichen Generation vollzieht«. Derselbe Gedanke wird in etwas schärferer Fassung von Strasburger (1906) wiederholt. Wie Harper hält auch Strasburger an der Kernverschmelzung im Ascogon fest: »Für eine Anzahl von Ascomyceten ist seit

Rob. A. Harper ein in seinen Äußerungen normal erscheinender Befruchtungsvorgang sichergestellt, der zur Vereinigung von zwei Kernen in dem Oogonium führt. Weiter sagt Strasburger: »Ob aber die Chromosomen der beiden so vereinten Kerne auf der Bahn, die zur Ascusbildung führt, nicht etwa als gesonderte Gruppen erhalten bleiben, um im Ascus als zwei selbständige Kerne einander gegenüberzutreten und hierauf zu verschmelzen, wäre noch zu erwägen und direkt zu prüfen«. Wenn es also in Strasburgers Arbeit über Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. (1909) heißt: »Diese Voraussetzung stellte sich als zutreffend heraus. Eine vorläufige Mitteilung von P. Claußen (1907) über *Pyronema confluens* lehrt, daß sich die Dinge tatsächlich bei diesem Ascomyceten so, wie ich es annahm, verhalten«, so scheint er mich falsch verstanden zu haben. Eine Kernverschmelzung im Ascogon nehme ich nicht an.

Auf die Theorie Lotsys (1907) in seinen Vorträgen über botanische Stammesgeschichte Bd. I, die schon in sich nicht widerspruchsfrei ist, kann ich hier nicht eingehen. Es würde mich zu weit führen, im einzelnen darzulegen, daß seine theoretischen Spekulationen weit über das damals zulässige Maß hinausgingen und infolgedessen oft nicht das Rechte getroffen haben. Nicht unerwähnt lassen möchte ich die Arbeit Raciborskis (1896. S. 126—132), in der sich manche zutreffende Bemerkungen finden.

Harper (1905) war der erste, der es unternahm, die Generationswechselfrage der Ascomyceten durch genaue Untersuchung zu lösen. Bei der Annahme einer zweimaligen Kernverschmelzung in einem Zeugungskreis, die wohlbegründet erschien und zu der auch ich in meiner Arbeit über *Boudiera* (1905) gekommen war, blieb er wie die meisten anderen Anhänger der Sexualitätstheorie der Ascomyceten stehen. Infolgedessen meinte er, wie später auch andere Autoren, besonders Miß Fraser und ihre Schule (1907, 1908 Welsford, 1908, 1909, 1911 Carruthers), daß von den drei Teilungen im Ascus zwei die Reduktion der Chromosomen auf die Normalzahl besorgen müßten.

Da Harper (1905) bei allen drei Teilungen im Ascus die gleiche Chromosomenzahl fand, so nahm er an, daß im primären

Ascuskern die Chromosomen quadrivalent seien. Er sagt selbst (1905. S. 82): »The most natural assumption would seem to be that the chromosomes are quadrivalent in the nucleus of the ascus rather than bivalent, as in ordinary spore mother cells, and that in two of the divisions in the ascus chromosomes are separated instead of in one division, as in the ordinary case. Direct evidence as to whether the reductions occur in the first and second or in the second and third divisions is very difficult to obtain«.

In dieser Beziehung glauben Miß Fraser (1907, 1908, 1909) und ihre Schule eine bestimmte Ansicht gewonnen zu haben. Nach ihnen liegen die Verhältnisse so, daß, wenn die Sexualkerne x -Chromosomen haben, durch ihre Verschmelzung Kerne mit $2x$ -Chromosomen entstehen. Durch die Verschmelzung im jungen Ascus müßten sich Kerne mit $4x$ -Chromosomen bilden. Statt dessen sieht man $2x$ -Doppelchromosomen, von denen bei der ersten Teilung jeder Tochterkern $2x$ einfache bekommt (heterotypische Teilung, Meiosis). Bei der zweiten Teilung sollen die Chromosomenzahlen konstant bleiben, die 4 Tochterkerne 2. Generation also je $2x$ -Chromosomen durch Halbierung der $2x$ vorhandenen erhalten (homoeotypische Teilung). Die dritte Teilung soll eine Brachymeiosis, eine abgekürzte Reduktionsteilung sein, von der Art, daß während ihres Verlaufes die Chromosomen ungeteilt zur Hälfte dem einen, zur Hälfte dem anderen Pol jedes Tochterkerns dritter Generation zuwandern. Jeder Kern erhielt also x -Chromosomen, d. h. die Normalzahl. Wie man leicht sieht, sind die Beobachtungen von Harper (1905) mit denen von Miß Fraser und ihrer Schule (1907, 1908, 1909, 1911 Carruthers) unvereinbar. Nach Harper finden alle drei Teilungen im Ascus mit der gleichen Chromosomenzahl statt, während nach Miß Fraser bei der dritten nur halb so viele Chromosomen auftreten als bei der ersten und zweiten.

In einer kurzen Mitteilung (Clausfen. 1907) habe ich schon früher den Versuch gemacht, die Schwierigkeiten, welche die Eigentümlichkeiten der Ascomyceten bis dahin boten, zu beseitigen, habe aber bei den meisten Autoren Ablehnung gefunden. Die folgenden Zeilen enthalten die ausführliche Begründung meiner damals geäußerten Ansicht.

II. Technische Vorbemerkungen.

1. Materialbeschaffung und Kultur.

Es wird angegeben, daß *Pyronema* auf Brandstellen häufig vorkomme. Häufig kann aber wohl der Pilz nicht sein, da ich ihn bisher nur ein einziges Mal — bei Eberswalde — im Freien fand. So oft ich sonst sowohl bei Freiburg wie bei Berlin solche Stellen absuchte, hatte ich keinen Erfolg. Mein Material verdanke ich größtenteils Herrn Dr. Ruhland, der mir wiederholt Proben zusandte. Einmal brachte mir Herr Professor Reinhardt ein Quantum aus Hedersleben bei Magdeburg mit.

Um sich *Pyronema*-Kulturen anzulegen, füllt man einen Blumentopf mit Gartenerde bis etwa einen Finger breit unter dem Rande, stampft die Erde glatt, bedeckt den Topf mit einem Glasdeckel und sterilisiert ihn im Autoklaven, indem man den Dampfdruck bis zu wenigstens 7 Atmosphären steigen läßt. Nach dem Erkalten wird die Erde mit wenig *Pyronema*-Material geimpft, worauf der Kulturtopf, mit Glasdeckel bedeckt, am besten in einem hellen (Licht ist für die Entwicklung der Fruchtkörper unbedingt notwendig), warmen Gewächshause aufgestellt wird. Nach 2—4 Tagen ist ein ziemlich großes, feines Mycel, nach weiteren 2—3 Tagen sind die winzigen jungen Fruchtkörper sichtbar, die rasch heranwachsen und nach wenigen Tagen ihre Sporen an die den Topf bedeckende Glasplatte oder, wenn man im richtigen Moment die Platte abhebt, in Wolken in die Luft schießen.

Nähere Angaben über das Wachstum des Pilzes auf Erde verdanken wir P. Kosaroff (1906).

Zur Untersuchung sind auf Erde gezogene Fruchtkörper wegen der anhaftenden Sandpartikelchen nur in beschränktem Umfange brauchbar.

Ich habe daher gleich von vornherein versucht, Reinkulturen auf Gelatine oder Agar-Agar anzulegen. *Pyronema* rein zu ziehen gelang leicht. Ich brachte auf die Mitte einer in gewöhnlicher Petrischale erstarrten Agarschicht (2% Agar, 0,05% KH_2PO_4 , 0,5% NH_4NO_3 , 0,02% MgSO_4 , 0,001% $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$, ca. 95% H_2O [Nährboden I]) einige *Pyronemasporen* und schnitt nach 2 Tagen aus dem Rande des aus ihnen entstandenen

Mycels ein kleines Stück (Steckling) aus und übertrug es auf neuen Agar-Nährboden. Wenn stark bewegliche Bakterien als Verunreinigung vorhanden waren, so stellte ich die Kulturen vertikal und entnahm den Steckling aus dem oberen Mycelrande. Durch mehrmalige Wiederholung dieses Verfahrens gelang es, selbst aus sehr stark infiziertem Material reine Mycelkulturen zu erhalten.

Fruchtkörper produzierten indessen die Mycelien nur in geringer Zahl. Um mehr zu bekommen, setzte ich dem Nährboden einige Prozent Zucker (Rohrzucker, Traubenzucker) zu, aber ohne den gewünschten Erfolg. Die Mycelien wurden mit zunehmendem Alter dichter und dichter und nahmen schließlich ein filzähnliches Aussehen an, aber Fruchtkörper entstanden überhaupt nicht.

Nach längerem Probieren machte ich schließlich ein Kulturverfahren ausfindig, nach dem man jederzeit reichliches Material erhalten kann. Ich stellte in eine größere Petrischale eine kleinere flache Glasschale (Textfig. 1). Die letztere wurde bis zum Rande mit einem Nährsubstrat gefüllt, das bestand aus:

2% Agar-Agar,	
2% Inulin puriss.,	(Nährboden 2)
0,05% KH_2PO_4 , 0,05% NH_4NO_3 ,	
0,02% MgSO_4 , 0,001% $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$, H_2O ca. 95%.	

In den zylinderringförmigen Raum, der sich zwischen der Einsatzschale und der größeren Petrischale befindet, wird bis zur Höhe des Randes der Einsatzschale ein Nährboden aus

2% Agar-Agar,
0,05% KH_2PO_4 , 0,05 $\text{NH}_4\cdot\text{NO}_3$,
0,02% MgSO_4 , 0,001% $\text{Fe}_2(\text{PO}_4)_3$,
H_2O ca. 97%

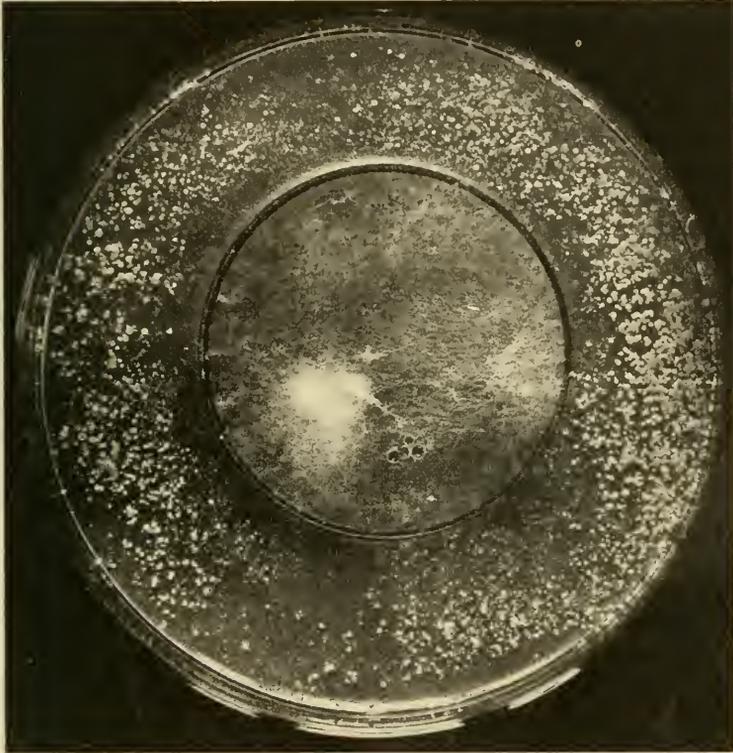
gefüllt.

Schalen und Nährboden werden vorher sterilisiert.

Man bringt in die Mitte des Nährbodens in der Einsatzschale Sporen oder einen Mycelsteckling. Die Hyphen durchwachsen den inulinhaltigen Nährboden sehr bald, überschreiten den Rand der Einsatzschale, dringen in den äußeren Nährboden ein und fruktifizieren hier reichlich. Die größeren Züge der Fruchtkörperentwicklung lassen sich leicht an lebendem Material

verfolgen, indem man die Kulturschalen unter das Mikroskop stellt.

Über die Entwicklungsdauer mögen hier ein paar kurze Bemerkungen Platz finden. Bei Kultur auf Agar-Agar in den



Textfig. 1. Kulturschale mit *Pyronema confluens*, von oben gesehen. In der Mitte die Einsatzschale, deren Substrat geimpft wurde. Das Mycel blieb auf dem Inulin-Nährboden in der Einsatzschale steril, fing aber an zu fruktifizieren, sobald es ein Stück weit auf den inulinfreien übergetreten war. Kultur 10 Tage alt (22. 9.—2. 10. 1910). Größe der Schalen (Innenmaße): Außenschale, Durchm. 136 mm, Höhe 22 mm. Einsatzschale, Durchm. 72 mm, Höhe 5 mm. Autotypie nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. Zettnow.

beschriebenen Kulturgefäßen am Licht entsteht bei Zimmertemperatur (ca. 20⁰ C) am 1. und 2. Tage das Mycel. Am 2.—3. beginnt es zu fruktifizieren, am 3.—4. ist die Befruchtung vollzogen und die ersten ascogenen Hyphen wachsen aus und ver-

zweigen sich. Am 5. sieht man die hakenförmigen Ascusanlagen und zum Teil schon ein- bis mehrkernige Asci, am 6. hauptsächlich einkernige Asci, daneben 2-, 4-, und 8kernige. Am 7. Tage reifen die ersten Sporen, am 8. und an den folgenden Tagen die später entstandenen. Niedrige Temperatur kann die Entwicklung stark verzögern.

Die anfangs rötlichen Fruchtkörper entfärben sich im Alter und zeigen dann in den Kulturen auf Agar Neigung, vegetativ auszuwachsen.

2. Fixierung, Einbettung und Färbung.

Die Sexualorgane von *Pyronema* sind relativ groß, so daß der Beginn ihrer Entstehung mit einer 16fach vergrößernden Lupe bei guter Beleuchtung mit Sicherheit zu sehen ist. Unter den angewandten Bedingungen drängt sich die Entstehung der Mehrzahl der Anlagen in einen ziemlich kurzen Zeitraum zusammen. Eine bestimmte Ordnung in der Verteilung der verschiedenen Entwicklungszustände über das Kultursubstrat etwa derart, daß in der Mitte die älteren und außen die jüngeren anzutreffen wären, existiert nicht. Wenn man reichliches Material zu haben wünscht, so hat man also einen bestimmten Zeitraum abzapfen. An eine bestimmte Tageszeit, wie bei manchen Algen, ist die Sexualorganentwicklung nicht gebunden. Man hat es durch passende Wahl des Zeitpunktes der Impfung in der Hand, an einem gewünschten Tage bestimmte Stadien zu erhalten. Auch die Kernteilungsvorgänge sind, wie ich gleich hier erwähnen will, nicht auf bestimmte Tageszeiten beschränkt. Man mag fixieren, wann man will, stets findet man Kernteilungsfiguren.

Aus dem Nähragar werden 5—8 mm lange und 1—2 mm breite Stücke, die möglichst dicht mit Fruchtkörperanlagen und reifen Fruchtkörpern besetzt sind, mit scharfem Messer herausgeschnitten und sofort in die Fixierungsflüssigkeit geworfen.

Von Fixierungsflüssigkeiten habe ich vielerlei probiert. Für die jungen Fruchtanlagen hat sich nur die Merckelsche Flüssigkeit bewährt. Asci jeden Alters lassen sich mit schwacher Flemmingscher Lösung gut fixieren. In allen Fällen hat man

bei Anwendung wässriger Fixierungsmittel Schwierigkeiten, die im Mycel sitzende Luft zu entfernen.

Das Material wurde mit Alkohol entwässert und durch Vermittelung von Xylol oder Chloroform in Paraffin von passendem Schmelzpunkt (52—60° C) eingebettet. Bei der Zartheit des Objekts ist einige Vorsicht nötig.

Die Schnittdicke betrug meist 5 μ , seltener 4 μ , 6 μ , 10 μ und 15 μ . An dickeren Schnitten ließ sich das Verhalten der ascogenen Hyphen weit besser studieren als an dünnen. Ich schnitt fast stets senkrecht zur Substratoberfläche.

Zur Färbung benutzte ich das Flemmingsche Dreifarbenverfahren (nach Fixierung mit Merkelscher Flüssigkeit) und die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinmethode (nach Fixierung mit schwacher Flemmingscher Flüssigkeit).

III. Die Entwicklung von *Pyronema*.

1. Mycelentwicklung und ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die Sporen von *Pyronema* keimen — direkt nach ihrer Entleerung aus dem Ascus — ohne jede Schwierigkeit im Kondenswasser an den Petrischalendeckeln, auf feuchten Blumentopfuntersätzen, auf feuchter Erde, in verschiedenen künstlichen Nährsubstraten, anorganischen sowohl wie organischen, mit gleicher Leichtigkeit. Genauere Untersuchungen über die Keimungsbedingungen habe ich nicht angestellt.

Aus der Spore kommen ein bis drei Keimschläuche hervor, die außerordentlich schnell wachsen. Die Entwicklung des Mycels im einzelnen zu beschreiben, ist wohl unnötig. Es ist nach sehr kurzer Zeit nahezu kreisrund mit lappigem Rand und bleibt auf Agar sowohl wie Erde dauernd fein und spinnwebartig. Ob das Mycel von einer oder von mehreren Sporen oder von einem Stück übertragenen Mycels oder einem Fruchtkörper abstammt, bleibt sich völlig gleich. Das Aussehen und Verhalten ist immer dasselbe. Die Hyphen verlaufen teils auf dem Substrat, teils dringen sie hinein. Die Formen sind wie bei *Boudiera* (Clausen 1895). Eine je nach den Bedingungen größere oder kleinere Zahl wächst in die Luft hinaus. Die Lufthyphen sind von zweierlei Art. Die einen zeigen gewisse Ähnlichkeit mit den wohlcharakterisierten Stolonen mancher

Mucorineen, worauf schon Harper (1900, 340) aufmerksam macht. Die anderen gabeln sich, so daß regelmäßige Bäumchen entstehen. Einzelne ihrer Äste können zu stolonartigen Hyphen auswachsen, wie sie von den Mycelhyphen direkt kommen, andere Sexualorgane in unten näher zu schildernder Weise bilden.

Die Luftmycelentwicklung kann, wenn viel Kondenswasser am Petrischalendeckel hängt, einen großen Umfang annehmen. Oft überzieht sich der Deckel völlig mit Mycel, das bisweilen reichlich fruchtet.

Fortpflanzung durch Konidien oder Gemmen konnte ich niemals beobachten, weder an Reinkulturen auf Agar, noch an solchen auf Erde.

Ich glaube trotz der Angaben E. W. Schmidts (1909) mit Sicherheit sagen zu können, daß *Oedocephalum glomerulosum* Harz nicht zu *Pyronema* gehört. Aus einer *Pyronemaspore* entsteht immer nur wieder *Pyronema*. Wenn daher E. W. Schmidt neben *Pyronema* *Oedocephalum* erhielt, so wird das darin seinen Grund haben, daß er von vornherein zweierlei Sporen aussäte. Wer seine Arbeit liest, wird diese Mutmaßung berechtigt finden.

Jede Zelle eines nicht zu alten *Pyronemamycels* kann unter günstigen Bedingungen zu einer ganzen Pflanze auswachsen.

Selbst die Fruchtkörperzellen bilden davon keine Ausnahmen. Für Regenerationsexperimente wäre *Pyronema* ein sehr günstiges Objekt.

2. Entwicklung der Sexualorgane.

a) Äußere Morphologie.

Die Frage, wie die jungen Fruchtanlagen entstehen, ist, wie Harper richtig sagt, für die Sexualitätstheorie von untergeordneter Bedeutung, aber da sie in systematischer Beziehung nicht ohne Interesse ist, habe ich mir die große Mühe nicht verdrießen lassen, sie zu beantworten. Von Anfang an fiel mir die große Ähnlichkeit der Anlagen von *Pyronema* mit denen von *Boudiera* auf. Nur insofern zeigt sich ein geringer Unterschied, als die Anlagen von *Boudiera*, soweit ich wenigstens beobachtete, immer direkt auf den in oder auf dem Substrat verlaufenden Hyphen entstehen, während sie bei *Pyronema*

gar nicht selten aus den schon erwähnten, dichotom verzweigten, aus dem Substrat hervorragenden Hyphen hervorgehen. Die Boudieranlagen sind also mit anderen Worten kurz-, die Pyronemaanlagen gar nicht selten etwas länger gestielt. Die Entstehung der Anlagen von *Pyronema* ist im Prinzip bei jeder Stiellänge dieselbe.

Die Entstehung der Sexualorgane wurde schon von de Bary (1863) ziemlich richtig angegeben. Seitdem Kiehlman (1883) einige Ergänzungen lieferte, ist kaum wieder etwas über die ersten Entwicklungsstadien von *Pyronema* geschrieben.

Die Einzelheiten sind schwer festzustellen. Mit schwachen Vergrößerungen und an Objekten in Luft sind sie nicht deutlich zu sehen. Durch Zusatz von Wasser und das Auflegen eines Deckglases wird aber, besonders bei den jüngsten Anlagen, die ursprüngliche Anordnung meist völlig gestört. Man kann nicht mehr sicher sagen, ob zwei ihrer Form nach wohl als Ursprungshyphen für die Antheridien und Ascogone anzusprechende Hyphen, wenn sie getrennt sind, wirklich aneinander gelegen haben oder nicht, wenn sie zusammenliegen, zusammengehören oder nicht.

Außerdem muß betont werden, daß nicht jede senkrecht zum Substrat stehende dickere Hyphe Sexualorgane bildet. Wenn eine Hyphe als ascogonbildende Anlage deutlich kenntlich ist, stellt sie einen keuligen, etwas hin- und hergebogenen, plasmareichen Schlauch mit abgerundetem oder bereits in Gabelung begriffenem Ende dar, der im wesentlichen senkrecht zum Substrat steht. Die Gabelung wiederholt sich öfter, 2-, 3-, 4-, im Höchsthalle, soweit ich beobachten konnte, 5-mal, so daß also bei regelmäßigem Verlauf 32 Äste entstehen müßten, von denen immer je zwei ihrer Entstehung nach zusammengehören. Ganz regelmäßig verläuft nun aber die Dichotomie niemals. Öfter treten schon nach der ersten Gabelung Unregelmäßigkeiten auf: Ein Ast wächst direkt zum Ascogon aus oder stellt sein Wachstum ein, während der andere sich weiter, regelmäßig oder unregelmäßig, gabelt. Alle Möglichkeiten, die man ausdenken kann, sind in der Natur verwirklicht.

Eine junge Anlage ist in Fig. 1 gezeichnet. Einige ihrer Äste, die mittleren, sind in Dichotomie begriffen und zwar ist

es die dritte der Gesamtanlage. Die seitlichen Äste sind etwas zurückgeblieben.

Die Unregelmäßigkeiten bringen es mit sich, daß in einer Rosette, um einen Ausdruck von de Bary anzuwenden, die zur Entwicklung kommenden Ascogone zum Teil ungleichalterig sein können und nicht immer paarweise angeordnet zu sein brauchen. Das ganze durch wiederholte Dichotomie entstandene System (Fig. 2) ist anfangs einzellig und mit dichtem, rötlichen Protoplasma erfüllt und enthält viele schwer nachweisbare Kerne, später werden die Enden durch Querwände abgeschnitten (Fig. 3, 4). Die Zelle oberhalb der Querwand macht die durch die Figuren 3—7 dargestellten Formänderungen durch. Sie wird zuerst dick keulig (Fig. 2, 3) und bildet dann an der Spitze eine allmählich sich verlängernde Papille, während an der Basis eine scheibenförmige Zelle (manchmal auch zwei) abgeschnitten wird. Die Papille gliedert sich durch eine Querwand nahe ihrem unteren Ende von dem Ballon ab, auf dem sie sitzt (Fig. 6, 7, 8). Damit sind die weiblichen Sexualorgane in ihrer äußeren Form im wesentlichen fertig. Sie bestehen also aus 1—2 basalen scheibenförmigen Zellen, dem ballonförmigen Ascogon und der sie krönenden Trichogyne.

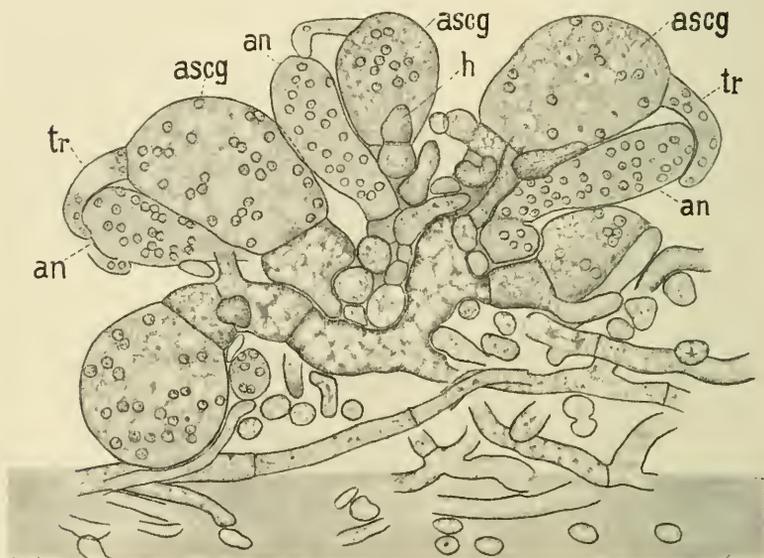
Über die Entstehung der männlichen Sexualorgane ist es mir sehr schwer geworden, ins reine zu kommen. Beobachtet man junge Fruchtkörperanlagen in Luft, so sieht man nichts Rechtes. Durch Zusatz von Zuckerlösung und Auflegen eines Deckglases werden aber die ersten antheridienbildenden Hyphen in ihrer Lage fast immer gestört (so auch in Fig. 1, wo ohne Zweifel wenigstens eine der nach unten zeigenden Hyphen zur Antheridienbildung bestimmt war). Soviel ist sicher, daß die ascogon- und die antheridientragenden Hyphen stets nahe beieinander aus demselben Mycel entspringen. Daß sie aus demselben Mycel kommen, läßt sich auch experimentell sehr leicht dadurch zeigen, daß man eine Spore aussät oder einen Steckling auspflanzt, der aus einer einzigen Hyphe besteht. *Pyronema* ist also — nach der Terminologie von Blakeslee (1906) — homothallisch. Bei dem in Fig. 5 abgebildeten Fruchtkörper stehen männlicher und weiblicher Ast unmittelbar beieinander, in Fig. 6 sind sie ein, wenn auch kleines Stück von-

einander getrennt. Das Zustandekommen der Gesamtanlage hat man sich nicht so vorzustellen, daß der antheridienbildende Ast in die halbfertige Ascogonrosette einwächst, sondern die Sache liegt so, daß der Kontakt zweier Lufthyphen diese erst zur Bildung der Sexualzellen anregt. Die erste Anlage der Fruchtkörper hat also in dieser Beziehung große Ähnlichkeit mit der ersten Anlage der Zygoten der Mucorineen, über die wir Blakeslee (1904) und Lendner (1910) nähere Angaben verdanken und von deren Richtigkeit ich mich bei *Sporodinia grandis*, *Phycomyces nitens* und *Absidia glauca* im Laufe der letzten Jahre wiederholt habe überzeugen können. Erst infolge des Kontaktes zweier Hyphen gliedern sich die sog. Progameten aus. Bei *Pyronema* setzt infolge des Kontaktes die Umbildung zu Sexualhyphen ein. Die der weiblichen ist schon geschildert. Die der männlichen vollzieht sich ganz ähnlich. Die weiblichen Sexualorgane sind den männlichen in der Entwicklung stets etwas voraus. Die Dichotomie der männlichen Sexualhyphen ist schwer zu verfolgen. In Fig. 5 ist der Verlauf durch punktierte Linien angedeutet. Der männliche Ast entspringt vorn an der vegetativen Hyphe und verschwindet sofort hinter dem weiblichen Ast. Bei tieferer Einstellung des Mikroskops erst kann man einen Teil seines Verlaufs verfolgen und sich überzeugen, daß alle auf der Vorderseite des Fruchtkörpers sitzenden Antheridien von ihm gebildet sind. An der Anlage, nach der Fig. 6 gezeichnet ist, war die Verbindung des mit anth bezeichneten Antheridiums mit der mit ♂ bezeichneten Hyphe überaus deutlich. Der weibliche Ast (♀ der Fig.) hing zusammen mit den drei Ascogonen ascg. Die ganze Anlage war bestimmt nur durch diese beiden Hyphen an dem Mycel befestigt. Volle Sicherheit, daß in der Regel alle Ascogone aus einer und alle Antheridien aus einer anderen Hyphe kommen, kann man nur an Schnitten gewinnen. Einiges über den Zusammenhang der Sexualzellen zeigen die Textfig. 2, 3 und 4. Alle Einzelheiten durch Figuren zu belegen, ist nicht möglich und auch nicht nötig.

Hier und da sind 3 Hyphen am Zustandekommen eines Fruchtkörpers beteiligt. In diesem Falle bilden zwei von ihnen Antheridien, die dritte Ascogone. Ähnliches ist bereits von *Boudiera* bekannt geworden.

Die Dichotomien der antheridienbildenden Hyphen verlaufen nicht immer regelmäßig. Einzelne Äste gabeln sich nicht selten öfter als die andern.

Schließlich erhalten die Endzweige in der Regel je eine Querwand (Fig. 5 rechts oben). Von der keuligen dadurch entstandenen Zelle werden an der Basis eine bis zwei scheibenförmige Zellen abgeschnitten. Der Rest ist das Antheridium, das bald seine endgültige Gestalt (Keulenform) annimmt. In



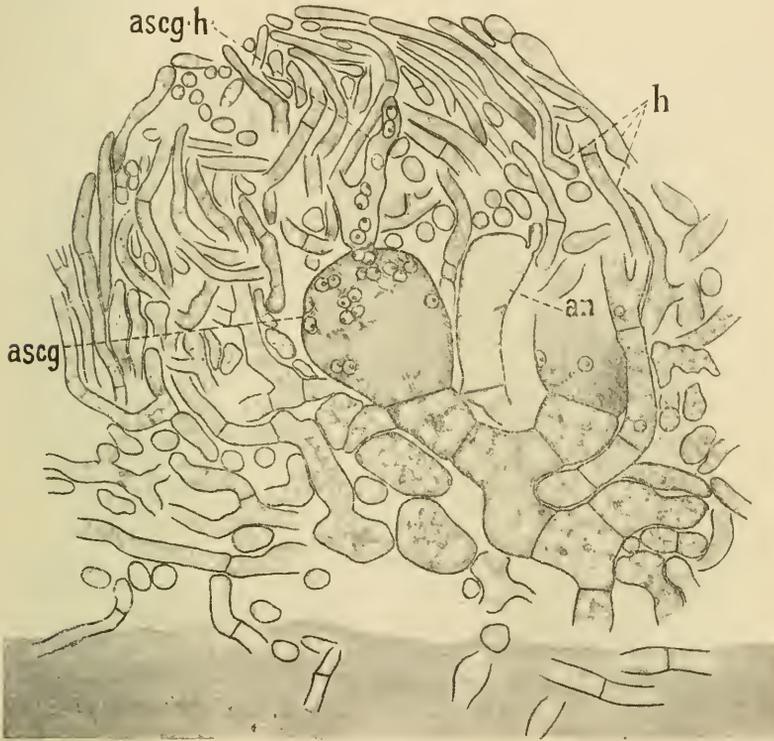
Textfig. 2. Vertikalschnitt durch eine Fruchtkörperanlage von *Pyronema confluens*. Der Ascogonträger ist ein Stück weit zu verfolgen. Zwei vollständige Sexualorganpaare (Antheridium, Ascogon mit Trichogyne) sind sichtbar. Vergr. 675:1.

seltenen Fällen bleibt die Bildung der eben erwähnten ersten Querwand oder die Bildung der basalen scheibenförmigen Zellen oder beides aus. In diesem Falle fließen gleichsam zwei benachbarte Antheridien zu einem U-Bogen zusammen, kurz, die Formenmannigfaltigkeit ist eine große.

Das Antheridiensystem wächst in eigenartiger Weise in die Ascogonrosette ein. Es liegt nahe, zu fragen, wie sich die Sexualorgane finden, wie es kommt, daß die Dichotomien des männlichen und des weiblichen Systems eine gewisse Beziehung

zueinander zeigen. Zwar sind nicht die beiderlei Sexualorgane stets in gleicher Zahl vorhanden, aber allzusehr weichen sie an Zahl nicht voneinander ab. Gewöhnlich ist die Zahl der Ascogone etwas größer als die der Antheridien.

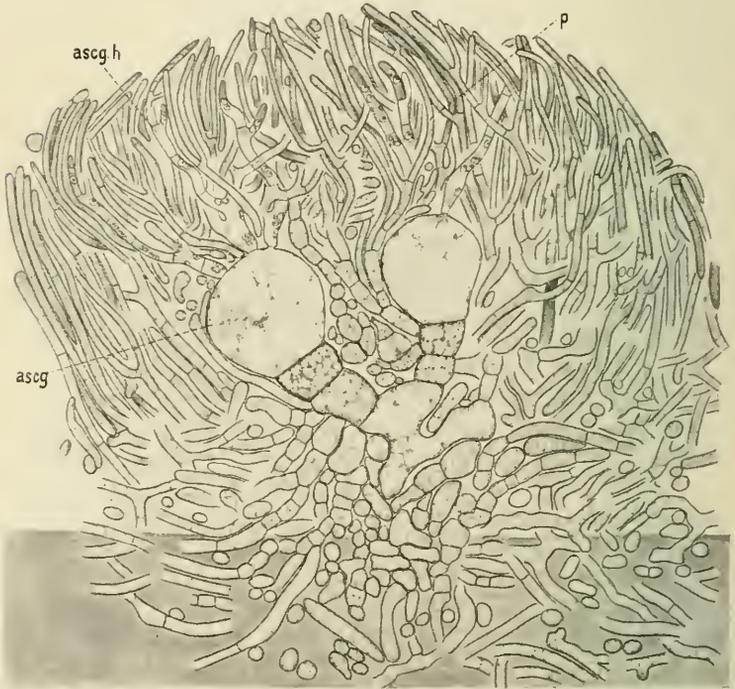
Einen Einfluß aufeinander haben die beiderlei Systeme also jedenfalls. Vielleicht kann man annehmen, daß dieser Einfluß



Textfig. 3. Vertikalschnitt durch eine kleine Fruchtkörperanlage von *Pyronema confluens*. Die Sexualorgane sind bereits mit Hülle umgeben. Im Ascogon und der aussprossenden ascogenen Hyphe Kernpaare. Trichogynspitze in offener Verbindung mit dem Antheridium. Vergr. 675 : 1.

chemischer Natur ist. Dafür scheint mir die Tatsache zu sprechen, daß schon in sehr jungen Antheridienanlagen zwischen den Hyphen des männlichen und weiblichen Systems eine Masse von schleimartiger Konsistenz sich befindet, die sich mit Orange schwach färbt. Vielleicht dient sie als Transportmittel für gewisse Stoffe, die etwa von den weiblichen Hyphen ausgeschieden

werden, um die männlichen in ihrer Wachstumsweise (Chemomorphose) und in ihrer Richtung (Chemotropismus) zu beeinflussen. Ich wollte diese Mutmaßungen, denn nur darum handelt es sich, hier nicht unterdrücken, weil sie vielleicht Anknüpfungspunkte für physiologische Untersuchungen liefern könnten. Wenn also auch eine Beeinflussung des einen Sexualhyphen-



Textfig. 4. Vertikalschnitt durch eine Fruchtkörperanlage von *Pyrenema confluens* kurz vor der Bildung der Asci. Ascogone fast leer, ascogene Hyphen quer geteilt, ihre Zellen mit Kernpaaren. Hülle ziemlich weit entwickelt. Einzelne Paraphysen sind bis zum Ort ihrer Entstehung zu verfolgen. Vergr. 675:1.

systems durch das andere, am wahrscheinlichsten des männlichen durch das weibliche, als sicher gelten kann, so geht die Beeinflussung doch nicht soweit, daß schließlich je ein Antheridium und ein Ascogon miteinander in Berührung sind. Zwar kommt dieser Fall häufig vor. Es wächst dann gewöhnlich eine antheridienbildende Hyphe in eine ascogonbildende Gabel vom

Zentrum des Fruchtkörpers her ein (Fig. 3) und gabelt sich (Fig. 4 und 5 rechts oben), worauf nach Fertigstellung von Antheridien und Ascogonen diese durch Vermittlung der Trichogynen in verschiedenster Weise in Verbindung treten (Fig. 7, 11, 16, 17, Textfig. 2). Die antheridienbildende Hyphe kann aber auch jede andere Lage haben. Nicht selten gehört zu zwei (Fig. 6), ziemlich selten zu drei (Fig. 8) Ascogonen ein Antheridium.

Weit seltener sind die Fälle, in denen mit einem Ascogon durch Vermittlung einer gegabelten Trichogyne mehrere Antheridien in Verbindung treten. Harper (1900, Taf. 20, Fig. 21) bildet einen solchen Fall ab.

Vergleicht man die Entwicklungsgeschichte der Antheridien mit der der Ascogone, soweit sie äußerlich erkennbar ist, so ergibt sich weitgehende Übereinstimmung. Lediglich durch seine bedeutendere Größe und durch den Besitz einer Trichogyne ist das Ascogon von Antheridium unterschieden. Beide Eigentümlichkeiten haben wir als phylogenetisch junge Erwerbungen aufzufassen. An der Homologie der weiblichen und männlichen Sexualorgane ist nicht zu zweifeln.

b) Kernverhältnisse.

Das Mycel besteht aus mehrkernigen, im jungen Zustande dicht mit Plasma gefüllten, im Alter vakuolenreichen Zellen. Solange die Vakuolen klein sind, befindet sich das Plasma in lebhaft flutender Bewegung. Aus der Tatsache, daß kleine Körnchen die Querwände der Hyphen ohne weiteres passieren, schließt man, daß die Querwände durchbrochen sind. Durch direkte Beobachtung an günstigen lebenden Hyphen und an gefärbten Schnittpräparaten läßt sich der Schluß leicht bestätigen. Weitere Einzelheiten sind von Harper (1900) ausführlich beschrieben, können hier also übergangen werden. Einen Hinweis verdienen höchstens noch die matachromatischen Körper, die man an den Querwänden der Hyphen bisweilen in größerer Zahl findet, während sie sonst einzeln liegen.

Wie die vegetativen Zellen sind auch die Träger der Sexualzellen, die Sexualzellen selbst und die Trichogynen von Anfang an mehrkernig. Ob im Ascogon und Antheridium noch Kern-

teilung stattfindet oder nicht, kann ich nicht sagen. Ich habe viele Präparate nach Kernteilungsfiguren durchsucht, aber nur dann und wann in Trichogynspitzen die eine oder andere gefunden. Es ist wohl möglich, daß sich Kernteilungsfiguren in dem dichten Plasma der Sexualorgane der Beobachtung entziehen. Die Beantwortung der Frage, ob Kernteilungen in den Sexualorganen vorkommen, ist für den Vergleich mit den Saprolegniaceen und Peronosporaceen nicht ohne Bedeutung.

Die Sexualkerne sind anfangs den vegetativen durchaus gleich (Fig. 10), auch die der Trichogyne. Erst zur Zeit, wo die Sexualorgane fertig sind, tritt eine bedeutende Vergrößerung der Ascogon- und eine schwächere der Antheridienkerne ein. Die Trichogynkerne vergrößern sich auch, aber erreichen nicht die Größe der Antheridienkerne (Fig. 11). Alle drei Kernsorten besitzen eine deutliche Membran, einen oft schwer nachweisbaren Nucleolus und wenig Chromatin, ganz wie die vegetativen.

Die Sexualkerne bleiben nicht alle bis zum Sexualakt erhalten, sondern sowohl im Antheridium wie im Ascogonium gehen einige ein. Der Prozeß der Degeneration ist durch alle Phasen leicht zu verfolgen. Da die Kerne nicht gleichzeitig verschwinden, kann man bei Durchmusterung eines Sexualorgans mehrere Stadien auffinden. Zuerst zeigen degenerierende Kerne eine geringere Größe (Fig. 12). Der Nucleolus ist noch deutlich zu sehen, das Chromatin färbt sich diffus. Allmählich geht unter Abnahme der Kerngröße die Struktur immer mehr und mehr verloren. Anfangs ist der Nucleolus noch nachzuweisen (Fig. 13 oben), etwas später sinkt der Kern zu einem sich stark färbenden kugeligen Klumpen (Fig. 13, 14) zusammen. Die Kerne sind in allen Stadien der Degeneration mit einem hellen Hof umgeben; sie ziehen sich beim Kleinerwerden vom umgebenden Plasma zurück, der Hof vergrößert sich also mit fortschreitender Degeneration der Kerne. Die Fig. 12—14 illustrieren die Verhältnisse im Ascogon. Ähnliche Bilder ließen sich auch fürs Antheridium geben. Abgebildet ist nur die letzte Phase (Fig. 16 anth.).

Über Größe und Verteilung der Kerne der Sexualorgane im Zustande nahe der Reife orientieren die Fig. 15—17. Männliche und weibliche Kerne sind größer geworden und

zeigen ein schwaches Chromatinnetz. Die Nucleolen der männlichen Kerne sind oft schwer sichtbar zu machen, aber immer vorhanden. Ihre Größe sowie die der ganzen männlichen Kerne nimmt mit der Zeit zu, so daß die Größendifferenz zwischen männlichen und weiblichen Kernen sich etwas verringert. Die Zahl der Kerne in den reifen Sexualorganen beläuft sich auf einige hundert. Genauere Zählungen habe ich nicht angestellt, da sie aus verschiedenen Gründen von geringem Wert sind.

Die ersten Anzeichen der bevorstehenden Befruchtung sieht man am Antheridium. Eine größere Zahl seiner Kerne häuft sich in der Nähe der ihm anliegenden Trichogynspitze an und ist von dichtem Plasma umgeben, so daß man von der Kernstruktur wenig sieht. Die Trichogynkerne haben sich verkleinert und färben sich blaß. Ihre Umrisse erscheinen deutlich, aber ihr Inhalt ist sehr gering. Einen Nucleolus konnte ich auf dieser Entwicklungsstufe nicht mehr nachweisen.

Die Entstehung der Verbindung zwischen Antheridium und Trichogyne ist von Harper (1900. S. 347 ff.) ausführlich geschildert worden. Sie im Leben zu beobachten, ist mir nie gelungen. Wenn man aber die Art und Weise kennt, in der die Hyphen des Mycels miteinander in Verbindung treten, so kann man nicht zweifeln, daß die Öffnung anfangs klein ist und sich später durch Auflösung der an sie anstoßenden Membranhänder erweitert. Die Existenz einer Verbindung zwischen Antheridium und Trichogyne etwa von dem in Fig. 19 abgebildeten Stadium an kann schlechterdings nicht bezweifelt werden. Alle Autoren sind darüber einig. Die Figuren 18, 19, 31 und Textfig. 3 zeigen diese Öffnung. Da sie bis zu der Zeit, wo das Antheridium und die Trichogyne zerstört werden, erhalten bleibt, so ist sie auch nach dem Übertritt der Antheridienkerne zum Ascogon noch nachzuweisen. In Schnitten durch Fruchtkörper nicht zu hohen Alters begegnet sie einem immerfort.

Viel schwieriger ist der Nachweis, daß die Membran zwischen Trichogyne und Ascogon gelöst wird, der zuerst von Harper erbracht wurde (1900. S. 350). Ich kann seine Angaben bestätigen. Fig. 20 läßt keinen anderen als diesen Schluß zu, denn die Kerne befinden sich auf der Wanderung gerade da, wo die Wand sein müßte. Daß die Wand übersehen sein

könnte, ist nicht gut möglich, weil in dem betr. Präparat die Wände mit Orange G derart goldgelb gefärbt waren, daß sie in anderen Trichogynen, in denen sie vorhanden waren, sofort auffielen.

Am sichersten ginge man, wenn man die Entstehung der Öffnung zwischen Ascogon und Trichogyne an der lebenden Pflanze beobachten könnte. Es gelingt zwar, den Pilz unter dem Mikroskop lange genug wachstumsfähig zu erhalten, aber die Hüllbildung um die Sexualorgane schreitet so rasch fort, daß die Trichogyne wenigstens in ihrem unteren Teil verdeckt ist, ehe ihre Querwand sich auflöst. Etwa 20mal habe ich den Versuch gemacht, aber stets mit dem gleichen Mißerfolg. Wie lange das Trichogynlumen mit dem des Ascogons verbunden bleibt, läßt sich also nicht sagen. Jedenfalls besteht die Verbindung nur kurze Zeit, denn sonst müßte man sie in Schnittpräparaten öfter finden.

Die Ascogonkerne häufen sich zur Zeit des Übertritts der Antheridienkerne zum Ascogon in auffälliger Weise in der Nähe des Trichogynansatzes an und nehmen meist einen auf dem Schnitt sichelförmigen, räumlich kuppelförmigen Raum ein, doch beobachtet man auch andere Arten der Anordnung, z. B. die von Harper (1900) angegebene Erscheinung der Anhäufung der Kerne in der Mitte des Ascogons. Die letztere sah ich meist in Ascogonen, die mir den Eindruck von Nachzüglern machten. Sie waren in der Entwicklung denen gegenüber, die in ihrer Nähe lagen, oft zurück. Ob es sich also um Ascogone handelt, die sich nicht weiter entwickelt hätten, ist daher schwer zu sagen. Überhaupt machen in der Entwicklung zurückbleibende Fruchtkörper von *Pyronema* bei der Untersuchung große Schwierigkeiten. Besonders in den ersten Stadien ihres Rückganges ist es oft schwer, normale von abnormen Entwicklungsvorgängen zu unterscheiden. Daß ein beträchtlicher Teil von Fruchtkörperanlagen fehlschlägt, ist leicht zu erweisen. (Textfig. 1 zeigt viele kleine Fruchtkörper, die sich in der Mehrzahl nicht weiter entwickeln.)

Nach der Wiederentstehung der Querwand in der Trichogyne liegen die Kerne paarweise meist in der Nähe der Querwand des Ascogons. Einzelne Paare bleiben auch hier und da

in der Mitte liegen. Daß es sich in den Paaren um je einen männlichen und weiblichen Kern handelt, geht aus der Tatsache hervor, daß sie eine geringe Größendifferenz zeigen, die auch in der verschiedenen Größe der Nukleolen zum Ausdruck kommt. Es ist nicht immer leicht, da es sich um kleine Unterschiede handelt, selbst bei Anwendung des Zeichenapparates das natürliche Verhältnis richtig wiederzugeben. In fast allen Figuren der Tafel ist aber der Größenunterschied der Kerne eines Paares und ihrer Nukleolen zu erkennen (Fig. 26, 27 und andere). Er ist bald nach dem Kernübertritt am größten. Später nimmt er sowohl bei den Kernen, die in die ascogenen Hyphen bereits eingewandert sind, als auch bei denen, die noch im Ascogon liegen, allmählich ab, bei den letzteren langsamer.

Fassen wir kurz zusammen, so ergibt sich, daß Harper (1900) recht hat, wenn er angibt, daß eine Kernüberwanderung aus dem Antheridium durch die Trichogyne ins Ascogon stattfindet. Direkt läßt sich zwar die Überwanderung nicht beobachten, aber:

1. werden die Wände zwischen Trichogyne und Antheridium und Trichogyne und Ascogon aufgelöst, erstere dauernd, letztere für kurze Zeit,
2. beobachtet man nach Entstehung der Öffnung zwischen Antheridium und Trichogyne die an ihrer Größe kenntlichen Antheridienkerne in der Trichogyne,
3. sieht man Kernpaare im Ascogon, die je aus einem größeren und einem kleineren Kern bestehen,
4. ist zu dieser Zeit das Antheridium ganz oder fast ganz kernfrei und mit der nahezu leeren Trichogyne in offener Verbindung.

Wenn man sich das Geschilderte näher überlegt, so wird man die Frage stellen: »Wie steht es mit dem Zahlenverhältnis der Antheridien- und Ascogonkerne«?

An die absolute Gleichheit der Kernzahl in den Antheridien und in den zugehörigen Ascogonen glaube ich nicht. Dagegen spricht der Umstand, daß mit einem Antheridium 1—3 Ascogone kopulieren können. Wenn daher im Ascogon lauter Kernpaare entstehen, also weder männliche noch weibliche Kerne isoliert bleiben sollen, so könnten entweder Antheridienkerne am Eintritt ins Ascogon verhindert oder im Ascogon aufgelöst

werden (beides bei Kernüberzahl im Antheridium) oder es müßten Ascogonkerne eingehen (bei Kernüberzahl im Ascogon). Andere Möglichkeiten kommen kaum in Frage. Daß zuweilen Antheridienkerne im Antheridium selbst zurückbleiben, ist sicher; daß unter Umständen einige in der Trichogyne zurückgehalten werden können, ziemlich wahrscheinlich. Ob isolierte männliche oder weibliche Kerne im Ascogon vorkommen, läßt sich deswegen nicht sicher sagen, weil durch das Mikrotommesser bei der Herstellung der Schnitte unvermeidlich Kernpaare auseinandergeschnitten werden. In jedem Schnitt durch ein Ascogon kurz nach seiner Kopulation mit einem Antheridium findet man also den einen oder anderen isolierten Kern, ohne indes sagen zu können, was aus ihm wird. Die einzige Beobachtung, die dafür spricht, daß im Ascogon in diesem Entwicklungsstadium Kerne degenerieren, ist die, daß nach dem Auswachsen der ascogenen Hyphen hier und da Kerne zurückbleiben. Ob das aber isolierte männliche oder weibliche oder Kernpaare sind, wage ich nicht zu entscheiden. Für die Beantwortung solcher Fragen ist *Pyronema* wegen der großen Kernzahl ein zu ungünstiges Objekt.

3. Entwicklung der ascogenen Hyphen.

Wenige Stunden nach dem Übertreten der männlichen Kerne ins Ascogon und der Paarung der männlichen und weiblichen Kerne sprossen zahlreiche (10—20) ascogene Hyphen aus dem Ascogon aus. Zuerst entstehen kleine Papillen (Fig. 22), die sich bald zu unregelmäßigen, mit verschmälerter Basis dem Ascogon ansitzenden Schläuchen verlängern (Fig. 23, 24). Die Kernpaare des Ascogons wandern zu mehreren in sie ein (Fig. 26 u. 27) und liegen anfangs oft so dicht, daß es nicht immer leicht ist, sie als gepaart zu erkennen, zumal der starke Plasmagehalt der ascogenen Hyphen der Beobachtung hinderlich ist.

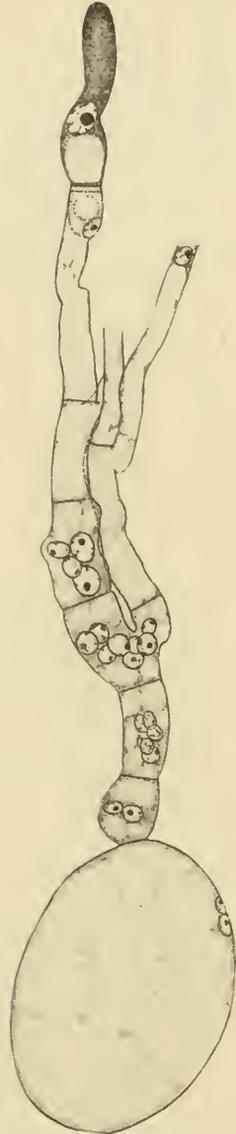
Es ist nicht schwer, ein Stadium aufzufinden, in dem ein Kernpaar sich gerade in dem Kanal befindet, der vom Ascogon in die ascogene Hyphe führt (Fig. 28). Daß die Kernpaare im Ascogon denen in den ascogenen Hyphen im wesentlichen gleich sind, ergeben die Figuren. Zwar findet mit fortschreitender Entwicklung eine Vergrößerung der Kernpaare statt, aber

daß sie nicht auf Verschmelzung zweier Kerne zurückzuführen ist, beweist die Tatsache, daß man niemals einen Kern mit zwei Nucleolen findet.

Bei der großen Zahl von ascogenen Hyphen, die ich im Laufe der Zeit untersucht habe, müßten mir unbedingt Kerne mit 2 Nucleolen zu Gesicht gekommen sein, wenn sie vorhanden wären. In der Ascusmutterzelle findet man Kerne mit 2 Nucleolen sehr leicht, es wäre also kein Grund einzusehen, weshalb sie in denjenigen Teilen der ascogenen Hyphen, in denen die Kernvergrößerung erfolgt, vollständig fehlen sollten.

Außerdem sind Kernpaare verschiedener Größe, wenn sie auftreten, durch Übergangsstadien miteinander verbunden (Fig. 31, 35). Endlich muß ich die Möglichkeit, als handle es sich bei *Pyronema confluens* um eine nur zuweilen verzögerte Kernverschmelzung, durchaus abweisen. Die Kernverschmelzung findet ausnahmslos erst im Ascus statt.

Die ascogenen Hyphen bleiben entweder einfach (Fig. 27) oder verzweigen sich lebhaft (Fig. 27, 31, 32). Besser als durch lange Beschreibung kann man die Art der Verzweigung an den Fig. 31—34 und den Textfig. 3, 4, 5 sehen, die auch zeigen, daß die Kernpaare sich auf die Seitenzweige der ascogenen Hyphen verteilen. Beim Einwandern läßt ein Kern seinen Partner oft ein Stück zurück. Die Zahl der Kernpaare kann sich während dieser Prozesse durch konjugierte Teilung vermehren (Fig. 41—43). Während der Prophasen der Teilung liegen oft zwei



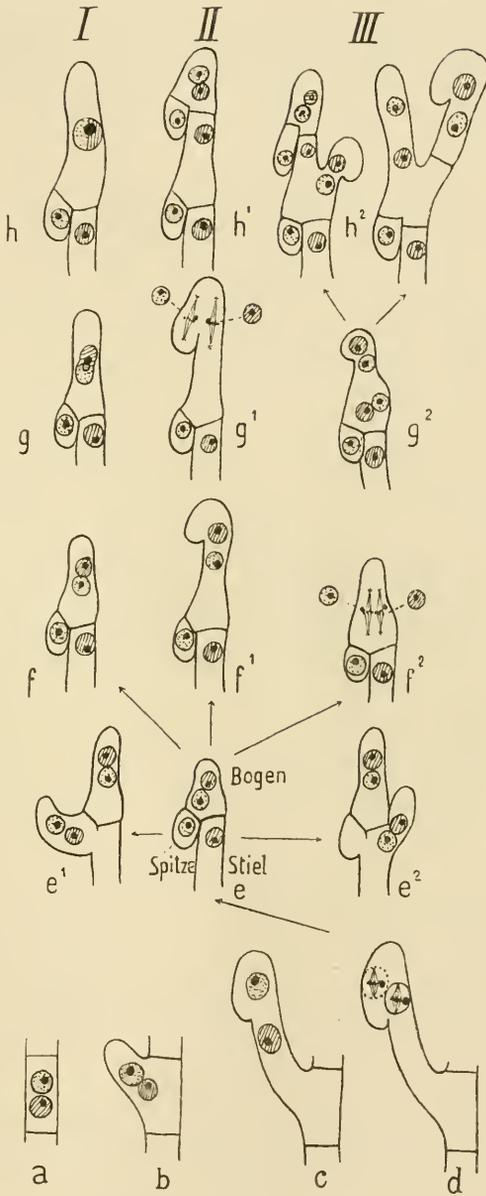
Textfig. 5. Ascogon mit ascogener Hyphe, die bis zum Ascus zu verfolgen ist. Hyphe quergeteilt, Zellen teilweise mit Kernpaaren, teilweise leer, weil die Kernpaare bereits ausgewandert sind. Vergr. 1170:1.

zusammengehörende Kerne ein Stück weit voneinander entfernt (Fig. 40). In den Metaphasen fand ich sie meist genähert (Fig. 42). Zur Zeit der Telophase sind die Kernteilungsfiguren hantelförmig und liegen einander nahezu parallel. Je zwei von einem Kern abstammende Tochterchromosomenhaufen erscheinen durch feine Fasern (Zentralspindelfasern) miteinander verbunden (Fig. 43). Die Nucleolen bleiben bei den Teilungsprozessen lange erhalten. Man zählt 12 Chromosomen (Fig. 49). Erwähnenswert ist, daß ich in einer ascogenen Hyphe stets eine größere Zahl von Kernpaaren in annähernd, aber nicht völlig gleicher Teilungsphase fand. Im ganzen habe ich konjugierte Teilung in den ascogenen Hyphen selten beobachtet, etwa in 4—5 Präparatenserien. Soviel scheint mir sicher zu sein, daß sich durch die konjugierte Teilung am Paarungsverhältnis nichts ändert. Stets bleiben ein Kern männlicher und einer weiblicher Deszendenz aneinandergekettet.

Endlich werden die ascogenen Hyphen, Haupt- und Seitenhyphen, durch Querwände derart zerlegt, daß in der Nähe des Ascogons Zellen mit je etwa 8 bis 2 Kernpaaren (Fig. 35), weiter von ihm entfernt solche mit je einem Kernpaar entstehen (Fig. 35—40).

Das Auswachsen der entstandenen 2-kernigen Zellen zu den bei den Ascomyceten längst bekannten Haken soll an der Hand eines Schemas geschildert werden, das durch die Fig. 44 bis 77 im einzelnen belegt wird. Hier mag im voraus erwähnt werden, daß ich die dem Ascogon benachbarten Zellen der ascogenen Hyphen nicht auswachsen sah (Fig. 35). Ihre Kerne sind in etwas älteren Fruchtkörpern klein (Fig. 35, Textfig. 10), so daß ich vermute, sie gehen ein. Mag es sich sonst um das Auswachsen einer Zelle mit einem oder mit mehreren Kernpaaren handeln, die Prozesse sind stets im wesentlichen gleich. Ich schildere deshalb lediglich den einfachen Fall, daß eine Zelle mit einem Kernpaar auswächst (Textfig. 6a, Fig. 44). Die Zelle treibt einen mehr oder minder langen seitlichen (so ist im Schema angenommen — eine endständige Zelle kann auch am Ende auswachsen [Fig. 56 rechts]) Fortsatz, dessen Durchmesser den des Kernes nur unbedeutend übertrifft (Textfig. 6b). Bei der Einwanderung in diesen Schlauch können die Kerne sich ziem-

lich weit voneinander entfernen (Fig. 76), so weit, wie es die Länge des Auswuchses zuläßt. Zwar ist es nicht mehr möglich, zu entscheiden, welcher der Kerne männlich und welcher weiblich ist, aber auf Grund der früheren Angaben kann man sicher sagen, daß einer männlich und der andere weiblich ist. Die Kerne sind in der Textfig. 6 durch Punktierung und Schraffierung voneinander unterschieden. Nach hakenförmiger Einkrümmung des Fortsatzes (Textfig. 6c, Fig. 45) rücken die beiden Kerne, während sie sich in konjugierter Teilung befinden (Fig. 46—52, Textfig. 6d [der vorher punktiert gezeichnete Kern hat die mit punktierter Kernmembran unzugene Spindel geliefert]), allmählich in eine solche Lage ein, daß sie spätestens zur Zeit der Telophese so liegen, wie der obere Teil der Textfig. 6g¹ zeigt (vgl. Fig. 52): Die



Textfig. 6. Schematische Darstellung der bisher beobachteten Möglichkeiten der Ascusbildung. Erklärung im Text.

Spindeln liegen parallel zueinander, genau wie bei den konjugierten Teilungen in den ascogenen Hyphen, die eine in der Längsachse des Stiels, die andere in der Spitze. Die Zahl der Chromosomen bei den Teilungen beträgt auch hier ziemlich sicher 12.

Nach der konjugierten Teilung nehmen die Tochterkerne die durch Textfig. 6c und Fig. 53—56 illustrierte Lage ein. Im Haken sind jetzt also 4 Kerne vorhanden, zwei im Hakenbogen, einer im Hakenstiel und einer in der Hakenspitze. Der Hakenstielkern und ein Kern des Hakenbogens sind Schwesterkerne, also von demselben Geschlecht, und das gleiche gilt von dem andern und dem Hakenspitzenkern.

Nach Bildung je einer Wand in Hakenstiel und Hakenspitze liegt also im Hakenbogen ein Paar von Kernen verschiedenen Geschlechts und Stiel und Spitze enthalten zusammen ebenfalls ein Paar (Fig. 54—58, 73, 75, 77). Verfolgen wir zunächst das Schicksal des Kernpaares im Hakenbogen. Im einfachsten Falle (Textfig. 6f, g, h) verschmilzt es zum primären Ascuskern. Dieser stellt also das Verschmelzungsprodukt eines Deszendenten eines Antheridien- und eines Deszendenten eines Ascogon-Kerns dar. In einem anderen Fall wächst der Hakenbogen zu einem neuen Haken aus (Textfig. 6f¹), der aber nicht in derselben Ebene gekrümmt zu sein braucht wie der, welcher ihn trägt. Seine Spitze kann nach allen nur möglichen Richtungen zeigen. Dieser Umstand erschwert die Klarlegung der Verhältnisse, weil oft von Haken, die nicht in die Schnittebene fallen, besonders solchen, die senkrecht zur Schnittebene stehen, die Spitzen abgeschnitten werden. Nach konjugierter Teilung der Kerne des neuen Hakens und Wandbildung erhalten wir das Bild Textfig. 6h¹. Auf einem Haken sitzt, wenn man so sagen will, ein zweiter. Der Prozeß kann sich mehrere Male wiederholen (Fig. 6g).

Im dritten Falle endlich (Textfig. 6f²) teilt sich das Kernpaar des Hakenbogens, ohne daß vorläufig ein Haken vorhanden ist. Der Hakenbogen wächst aus und liefert einen Seitenast (Textfig. 6g², h² links und rechts). Manchmal werden die neu entstandenen Haken durch Wände abgegrenzt (Textfig. 6h² rechts), manchmal nicht. Ob aus einem Hakenbogen noch

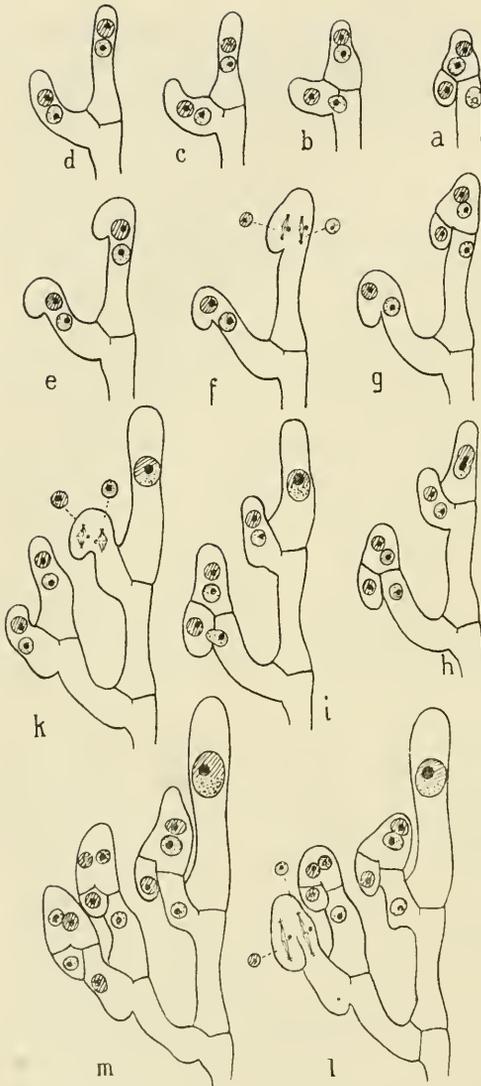
mehr als zwei Haken auswachsen können, kann ich nicht sagen. Soviel ist sicher, daß schon der eben geschilderte Fall des Auswachsens zweier Haken aus einem bei *Pyronema* selten ist.

Verfolgen wir nun endlich noch das Schicksal von Stiel- und Spitzenkern.

Sobald ich erkannt hatte, daß sie verschiedenen Geschlechts sind, erinnerte ich mich an Beobachtungen aus dem Jahre 1901, die ich an *Ascobolus furfuraceus* gemacht hatte. Ich sah bei dieser Art wiederholt Stiel und Spitze miteinander in Verbindung stehen, ohne allerdings über die Konstatierung dieser Tatsache hinauszukommen. Bei näherer Untersuchung ergab sich sehr bald, daß auch bei *Pyronema* Stiel und Spitze miteinander kopulieren. Für das Verhalten ihrer Kerne ergibt die Beobachtung zwei Möglichkeiten. Entweder — das ist der häufigste Fall — wandert der Stielkern in die auswachsende Spitze (Textfig. 6e¹ und Fig. 57—59) oder — seltener — der Spitzenkern in den auswachsenden Stiel (Textfig. 6e² und Fig. 60, 64, 65). Stiel und Spitze sind vorher in engen Kontakt miteinander getreten und durch Auflösung etwa kreisrunder Stücke der beiden sich berührenden Membranen ist eine Verbindung geschaffen, die zuweilen so klein ist, daß der Kern nur unter schwacher Deformation hindurchtreten kann, nicht selten aber auch den Kern an Durchmesser übertrifft. Die auswachsenden Hyphen können alle möglichen Richtungen einschlagen; an die Krümmungsebene des Hakens, aus dem sie entstehen, sind sie keineswegs gebunden.

Sie werden nach längerer oder kürzerer Streckung wieder zu Haken, die sich in einer der drei oben geschilderten Weisen (Textfig. 6f—h, f¹—h¹, f²—h²) verhalten können. Im allgemeinen sind die Haken so orientiert, daß ihr Bogen nach der Oberseite des Fruchtkörpers gerichtet ist. Dann und wann beobachtete ich aber auch invers gestellte. Die aus ihnen in ganz normaler Weise gebildeten Asci dringen mit ihrem oberen Ende in das Fruchtkörpergewebe ein und sind daher nicht imstande, ihre ebenfalls normal sich ausbildenden Ascosporen nach außen zu entleeren.

An drei Beispielen will ich die Entstehung komplizierterer ascogener Hyphensysteme schildern. Das Schema, Textfig. 7,

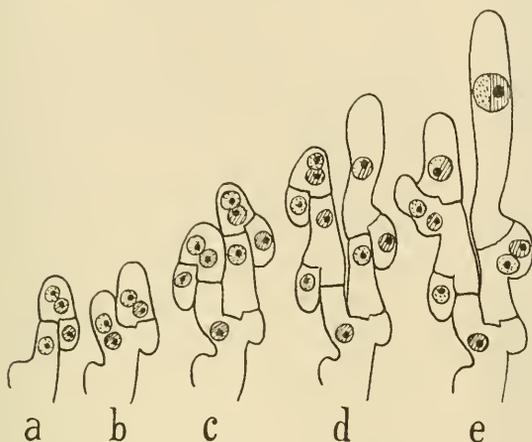


Textfig. 7. Schematische Darstellung der Entwicklung des in Fig. 75 abgebildeten ascogenen Hyphen-systems, dessen Umrisse in Fig. m wiederholt sind. Erklärung im Text.

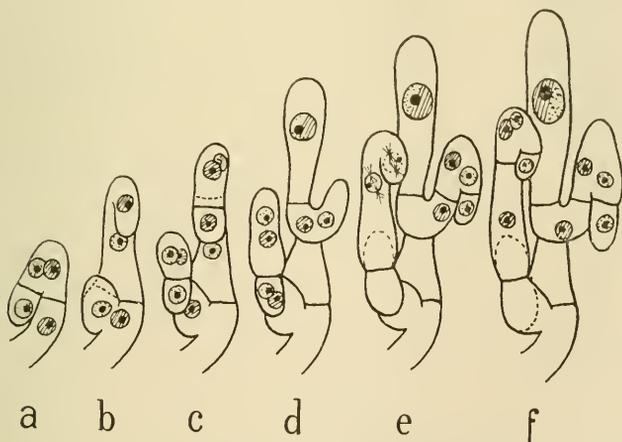
zeigt den Gang der Entwicklung des in Fig. 75 dargestellten Systems, von dem Textfig. 7 m eine Umrißkopie ist. Die Fig. 7 a—7 l sind auf Grund der in den Fig. 44 bis 68 niedergelegten Beobachtungen konstruiert. Ursprünglich war ein Haken vorhanden mit nach links gerichteter Spitze (Fig. 7 a). Die Hakenspitze und der Hakenbogen wuchsen aus (Fig. 7 b—d), krümmten sich (Fig. 7 e), durch konjugierte Kernteilung entstanden zuerst im oberen (f, g), dann im seitlichen Haken (g, h) je 4 Kerne. In der oberen Hakenkrümmung verschmolzen zwei zum primären Ascuskern (h), sämtliche anderen Kernpaare teilten sich konjugiert (i, k, l), es entstanden drei neue Haken. Damit ist der durch Fig. 7 m dargestellte Zustand erreicht, der mit dem der Fig. 75 identisch ist. Charakteristisch für ihn ist,

daß sämtliche Haken in der Krümmungsebene des ersten (sichtbaren) nach derselben Seite ausgewachsen sind. (Kombination der Möglichkeiten I, II und e^1 des Schemas Textfig. 6).

Das Schema Textfig. 8e ist nach der Fig. 70 gezeichnet. Ursprünglich war ein Haken von der Form der Textfig. 8a vorhanden. Sein Stiel wuchs aus (b), die auswachsende Hyphe

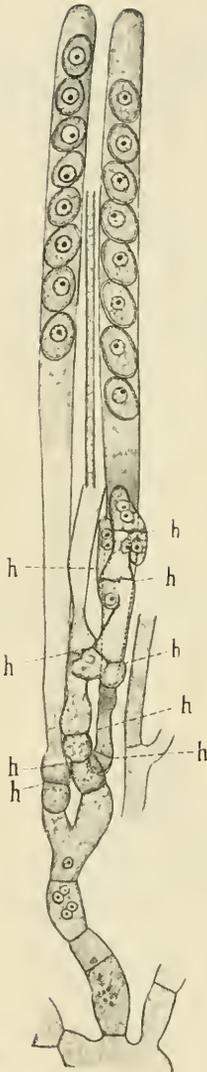


Textfig. 8. Schematische Darstellung der Entwicklung des in Fig. 70 abgebildeten ascogenen Hyphensystems, dessen Umriss in Fig. e wiederholt sind.



Textfig. 9. Schematische Darstellung der Entwicklung des in Fig. 73 abgebildeten ascogenen Hyphensystems, dessen Umriss in Fig. f wiederholt sind.

krümmte sich zu einem neuen Haken (c); sein Bogen wurde ebenfalls zu einem Haken (c). Beide waren in der Bildebene, aber nach entgegengesetzten Richtungen gekrümmt. Die weitere



Textfig. 10. Ascogene Hyphen, die bis zu den reifen Ascis hinauf zu verfolgen sind. Jeder Haken ist mit *h* bezeichnet. Man mache sich die Entwicklung des Systems an der Hand des Schemas Textfig. 6 klar. Vergr. 700 : 1.

Entwicklung (d, e) zu verfolgen, bietet keine Schwierigkeiten. (Kombination der Möglichkeiten Textfig. 6e², II und I.)

In einem dritten Falle, dargestellt durch das nach Fig. 73 gezeichnete Schema Textfig. 9f war zunächst ein Haken (a), in der Ebene der Zeichnung gekrümmt, vorhanden. Sein Bogen sowohl wie seine Spitze wuchsen zu Haken aus, deren Krümmungsebenen senkrecht zur Zeichenebene standen und deren Spitzen auf den Beschauer gerichtet waren (b, c). Die Krümmungsebene der zuletzt auswachsenden Haken (d, e) war wieder parallel zur Zeichenebene. Alles übrige ergibt sich aus der Zeichnung.

Diese Fälle mögen genügen. Einige andere sind in den Fig. 67, 68, 69, 71, 72, 74, 76, 77 und den Textfig. 10 und 11 abgebildet. Durch Kombination der im Schema Textfig. 6 dargestellten Möglichkeiten entsteht eine große Fülle von Formen.

Mag die Entwicklung sein wie sie will, das wesentliche ist das: Die verschieden-geschlechtlichen Sexualkerne kommen im Ascogon paarweise zusammen, wandern als Paare, die sich konjugiert teilen und Tochterpaare liefern können, durch die ascogenen Hyphen und verschmelzen schließlich im jungen Ascus zum primären Ascuskern¹.

Da die Hakenbögen in sehr verschiedener

¹) Dieselbe Art des Verhaltens der ascogenen Hyphen stellte ich bei einer größeren Anzahl von Discomyceten fest. Allerdings habe ich die Untersuchungen nicht soweit ausdehnen können, daß ich die ascogenen Hyphen bis auf das Ascogon zurückverfolgte. Das war schon vielfach, ganz abgesehen von der Zeit, die dazu nötig wäre, deshalb nicht möglich, weil das Material, das teils von Herrn Prof. Osterwald, teils von Herrn Dr. Jahn und mir auf Exkursionen in der Nähe von Berlin gesammelt wurde, nicht jung genug war.

Höhe sitzen und aus ihnen die Asci sich entwickeln, so sind auch diese in verschiedener Höhe angeheftet. (Textfig. 10). Ein Subhymenium in dem Sinne einer annähernden Ebene, in der die Asci entstehen, existiert also nicht. Das Hymenium — wenn man den Ausdruck beibehalten will — steigt im Laufe der Entwicklung immer höher.

Man sieht nach dem oben Dargelegten die Bedeutung der hakenförmigen Krümmung leicht ein. Kämen die Kernpaare in den Zellen der ascogenen Hyphen oder in deren geraden Auswüchsen direkt zur Verschmelzung, so könnte aus jeder Zelle nur ein Ascus hervorgehen, wie Lotsy (1907) annimmt. Infolge der Hakenentstehung und der sie begleitenden Kern- und Zellteilung bleiben stets zwei Kerne ungleichen Geschlechts für die Bildung weiterer Asci in Stiel und Spitze in Reserve. Die Ascusentstehung in Verbindung mit Hakenkrümmung stellt also im Vergleich zu der ohne solche Krümmung einen Fortschritt dar.

An den Fig. 69—77 erkennt man leicht, daß die Haken teils simultan, teils succedan entstehen, daß die älteren in ge-

Einige der Arten führe ich hier mit Namen an:

- Microglossum viride (Pers.) Gillet. Eberswalde.
- Leotia gelatinosa Hill. Eberswalde.
- Helvella lacunosa Afzelius. Eberswalde.
- Rhizina inflata Fries. Finkenkrug.
- Plicariella modesta (Karst.) Lindau, Bucher Ausstich.
- Plicariella constellatio (Berk. et Br.) Lindau, Bucher Ausstich.
- Lachnea scutellata (L.) Sacc. Eberswalde.
- Lachnea stercorea (Pers.) Gillet. Mist von Birkenwerder.
- Sarcosphaera sepulta Fries (Schroet.). Grünheide.
- Plicaria badia Pers. Bredower Forst.
- Peziza rutilans Fr. Birkenwerder.
- Otidea Onotica (Pers.) Fuck. Spandauer Forst.
- Peziza macropus Pers. Spandauer Forst.
- Peziza aurantia Müller. Finkenkrug.
- Sclerotinia Sclerotiorum cult. von Herrn Professor Reinhardt.
- Helotium citrinum (Hedw.) Fries. Finkenkrug.
- Coryne sarcoides (Jacq.) Tul. Nauen.

Aus dieser Liste, die ich noch um eine Anzahl Namen verlängern könnte, geht hervor, daß das Verhalten der ascogenen Hyphen bei der großen Mehrzahl der Discomyceten das gleiche ist. Die Sexualorgane oder — wenn diese nicht mehr vorhanden sein sollten — ihre Vertreter, bedürfen näherer Untersuchung.

ringerer Höhe über dem Ascogon, von dem sie abstammen, sitzen als die zu ihnen gehörenden jüngeren (Fig. 77 und andere) und schließlich, daß jedes System von Haken in der Richtung vom Ascogon weg an Mächtigkeit zunimmt (Fig. 77). Aus einer ascogenen Hyphe geht im allgemeinen ein kegelförmig sich erweiterndes Büschel hervor. In dieser Tatsache liegt der Grund für die kegelförmige Erweiterung, die ältere Fruchtkörper von *Pyronema* und anderen *Discomyceten* an ihrem oberen Ende zeigen. Die Formänderungen einer Anzahl von *Discomyceten* im Laufe ihrer Entwicklung sind in Rabenhorsts Kryptogamenflora durch instruktive Abbildungen erläutert.

4. Ascusentwicklung.

Wie schon erwähnt wurde, geht nicht jeder Hakenbogen direkt in einen Ascus über, sondern er kann zunächst wieder zu einem Haken werden. Jeder Ascus entsteht aber aus einem solchen Bogen. Während er sich streckt, verschmelzen seine beiden Kerne.

Der Prozeß der Kernverschmelzung kann auf etwas verschiedener Entwicklungsstufe des Ascus erfolgen, wie aus den Fig. 57—64 hervorgeht. Die äußeren Vorgänge bei der Verschmelzung sind leicht zu verfolgen. Die Kerne kommen an einer Stelle miteinander in Kontakt (Fig. 58), die Kernmembran wird an der Berührungsstelle aufgelöst (Fig. 61, 62) und die Kernhöhlräume (Fig. 62, 63) verschmelzen. Während man ohne Schwierigkeit feststellt, daß die beiden Nucleolen zuerst getrennt liegen (Fig. 61, 62) und dann zu einem größeren Nucleolus zusammenfließen (Fig. 63, 74 Mitte, 64—68), ist es schwer, über das Verhalten des Chromatins ins klare zu kommen. In dieser Beziehung ist *Pyronema* ein weit weniger günstiges Objekt als *Phyllactinia* (Harper. 1905) und *Microsphaera* (Sands. 1907). Ich kann weder mit Sicherheit sagen, ob die Kerne im jungen Ascus Zentralkörper besitzen oder nicht, noch ob das Chromatin so orientiert ist, wie Harper (1905) bei *Phyllactinia* und Sands (1907) bei *Microsphaera* angeben. Einige Bilder (Fig. 66, 68a, 69—73) sprechen für die Richtigkeit der Angaben Harpers, aber zu voller Sicherheit über die Vorgänge im einzelnen bin ich nicht gekommen. An eine Zählung der Chromosomen ist

auf dieser Entwicklungsstufe nicht zu denken. Der durch die eben geschilderte Verschmelzung gebildete Ascuskern zeichnet sich durch seine Größe und seinen Chromatinreichtum vor den Kernen der ascogenen Hyphen aus.

Die erste Teilung, die der primäre Ascuskern ausführt, ist ohne Zweifel eine heterotypische. Zwar sind die Kerne bei *Pyronema* nicht derart, daß man sie zur Entscheidung von Reduktionsteilungsfragen benutzen könnte, aber die charakteristischen Phasen der heterotypischen Teilung lassen sich mit Sicherheit wiedererkennen.

Wenn der Ascus schon ziemlich weit herangewachsen ist, findet man das Chromatin noch über den ganzen Kernraum verteilt (Fig. 78, 79). Erst etwas später zieht es sich an einer Seite des Kerns zusammen (Fig. 80, 81, 82). Während der Kontraktion, die der Synapsis in den Sporenmutterzellen der höheren Pflanzen entspricht, sind Einzelheiten im Verhalten der Chromosomen nicht zu erkennen, ebensowenig wie in den prä-synaptischen Phasen. Ich habe eine größere Zahl von Bildern entworfen, sie aber liegen lassen, weil mir die Vorgänge bei *Pyronema* ebensowenig klar geworden sind wie bei den Phanerogamen, von denen ich mir zum Vergleich verschiedene Objekte angesehen habe. Auf die Synapsis folgt ein Stadium, in dem das Chromatin wieder über den Kernhohlraum verteilt ist (Fig. 83, 84). Allmählich zieht es sich immer mehr auf einige Punkte zusammen, deren Zahl festzustellen mir nicht gelungen ist (Fig. 85, 86, 87). Die Chromatinteilchen sind anfangs durch feine Fäden miteinander verbunden, die später verschwinden. Die Kerne haben dann das durch Fig. 88—91 illustrierte Aussehen, sie befinden sich in der Diakinese. Man zählt im Maximum 12 Chromatinkörperchen, die offenbar Doppelchromosomen darstellen. Die Fig. 88 läßt darüber keinen Zweifel. Die Zählung der Chromosomen ist nicht so einfach, wie es nach den Figuren scheint, da sie über die ganze Kernmembran verteilt sind und bisweilen vom Nucleolus verdeckt werden. Einige liegen daher ungünstig, andere sind überhaupt nicht zu sehen. Wenn ich auch nicht absolut sicher bin, daß die Doppelchromosomenzahl 12 beträgt, so kann ich doch soviel sagen, daß sie nicht weit von 12 abweicht. Die junge Spindel liegt anfangs seitlich

im Kern und ist gebogen (Fig. 92). Wie sie entsteht, vor allem, woher die an ihren Polen liegenden zentralkörperartigen Gebilde kommen, habe ich nicht festgestellt. Die Polstrahlungen sind mäßig entwickelt. Während die Spindelpole allmählich weiter auseinanderrücken, bis sie einander opponiert liegen, streckt sich die Spindel gerade. In ihrer Mitte liegt eine deutliche Äquatorialplatte, in der man, wenn die Spindelachse gegen die optische Achse des Mikroskops etwas geneigt ist, mit einiger Mühe bis zu 12 Chromosomen zählt (Fig. 93 u. 94). Sicherer wird die Zählung, wenn man die Platte von oben sieht. Fig. 95 stellt eine solche Platte dar. Der über ihr liegende Spindelpol, auf den man sehr scharf einstellen kann, ist samt seinen Fasern fortgelassen, um das Bild klarer zu machen. Von den 12 Chromosomen lagen die drei blasser gezeichneten etwas tiefer als die anderen. Wie die Spaltung der Doppelchromosomen vor sich geht, ob sie eine Längs- oder eine Querspaltung ist, dürfte ebensowenig festzustellen sein, wie die Art der Bildung der Doppelchromosomen. Das Objekt ist zu klein. Daß aber eine Spaltung stattfindet, zeigt die Chromosomenzählung (Fig. 96). Nach jedem Pol rücken 12 Chromosomen ab (Fig. 97). Zur Zeit etwa, wo sie am Pol ankommen, verschwindet die Kernmembran. Die Chromosomen sind anfangs einigermaßen deutlich, so daß man ihre Zahl annähernd feststellen kann, später verschmelzen sie an jedem Pol zu einem Klumpen (Fig. 98, 99), dessen einzelne Elemente nicht mehr erkennbar sind. Von den Spindelfasern sind die zentralen anfangs erhalten geblieben und haben sich mehr und mehr gestreckt, so daß die Tochterkerne ein Stück weit voneinander entfernt liegen. Allmählich verschwindet der Spindelapparat ganz und es tritt um jeden Chromosomenklumpen eine kleine Blase, die Tochterkernanlage, hervor, in der das Chromatin auf der Polseite liegt.

Bisher ist das Schicksal der Nukleolen ganz unerwähnt geblieben. Die Nukleolen bleiben während der ganzen Kernteilungsvorgänge erhalten. Erst von der Telophase der Kernteilung ab wird ihre Größe geringer und ihre Form geht von der des kugelähnlichen Ellipsoids in die eines gestreckten Ellipsoids über. Die älteren Nukleolen waren meist nicht mehr glatt, sondern mit mehr oder weniger zackigem Rande ver-

sehen. Nach meinen Beobachtungen finde ich keinen Anhaltspunkt dafür, daß etwa der Nucleolus Substanz für die Spindel- oder gar die Chromosomenbildung liefere.

Die Tochterkerne wachsen allmählich heran, wobei das anfangs immer noch einseitig gelagerte Chromatin sich über die Kernhöhle verteilt. Zuerst sind Kernkörperchen nicht nachzuweisen (Fig. 100, 101); erst später treten sie wieder auf (Fig. 102). Zu dieser Zeit besitzt der Nucleolus des Mutterkerns noch immer eine bedeutende — in verschiedenen Asci aber verschiedene — Größe und liegt gewöhnlich zwischen den Tochterkernen (Fig. 102 u. 103). Das Chromatin hat allmählich, während die Kerne ihren maximalen Durchmesser erreicht haben, Netzform angenommen. Der Nucleolus ist stark vergrößert. Die Frage, ob die Kerne von *Pyronema* wie die von *Erysiphe* (Harper. 1897), *Phyllactinia* (Harper. 1905) und *Microsphaera* (Sands. 1907) in diesem Zustande polarisiert sind oder nicht, kann ich nicht beantworten. Ein Zentralkörper war bei keinem der in den Fig. 100—104 abgebildeten Objekte nachzuweisen.

Die zweite Kernteilung im Ascus verläuft, abgesehen von den Prophasen, wie die erste. Synapsis- und diakineseähnliche Stadien fehlen. Die Chromosomen differenzieren sich direkt aus dem Chromatinnetz des ruhenden Kerns heraus (Fig. 104), indem sich das Chromatin auf gewisse Punkte zusammenzieht, und rücken in den Äquator einer auffallend schlanken Spindel ein (Fig. 105, 106). In der Äquatorialplatte sind die Chromosomen nur dann zu zählen, wenn man die Platte von oben sieht, was auch an Längsschnitten durch den Ascus oft genug der Fall ist. Man zählt bis zu 12 Chromosomen. Gewöhnlich findet man einige weniger, etwa 11 oder 10, da sehr häufig das eine oder andere Chromosom verdeckt wird oder mit dem benachbarten zusammenhängt. Wenn auch die Chromosomenzahlen bei der ersten und zweiten Teilung nicht mit unbedingter Sicherheit festgestellt werden können, so ist doch soviel gewiß, daß die des primären Ascuskerns nicht doppelt so groß ist als die seiner Tochterkerne. Und darauf kommt es für unsere Zwecke allein an. In der Anaphase wandern 12 Chromosomen nach jedem Pol (Fig. 107). Wenn sie am Pol angekommen

sind, ist die Kernmembran im Verschwinden begriffen (Fig. 109). Von der Zentralspindel sind noch Reste zu sehen. Wie nach der ersten Teilung erscheinen die Tochterkerne anfangs als Bläschen mit polseitig gelagertem Chromatin und rücken mit dem Verschwinden der Spindelfasern auseinander (Fig. 110). Die Nukleolen der Mutterkerne bleiben erhalten, bis die Tochterkerne mindestens halb erwachsen sind (Fig. 111). Erst wenn diese ihre volle Größe erreicht haben, ist von den Mutterkernnukleolen keine Spur mehr nachzuweisen. Inzwischen sind in den Tochterkernen Nukleolen neu entstanden (Fig. 111), also auch im vierkernigen Ascus sind zeitweilig zwei Nukleolengenerationen vorhanden.

Jeder der vier erwachsenen Kerne besitzt ein deutliches Chromatinnetz (Fig. 112), aus dem sich zur Zeit des Beginns der dritten Teilung direkt die Chromosomen herausdifferenzieren. Die Spindeln liegen zuerst exzentrisch (Fig. 113) und werden dann mehr nach der Mitte des Kerns verschoben (Fig. 114). Außer in ihrer Größe stimmen sie mit den Spindeln des zweiten Teilungsschrittes durchaus überein. Aufgefallen ist mir, daß die Teilungsphasen der 4 Kerne nicht immer die gleichen sind. Bald sind die oberen, bald die unteren Kerne ein wenig voran (Fig. 117). In der Aufsicht auf die Äquatorialplatte (Fig. 115, 116) zählt man bis zu 12 Chromosomen. Die Tochterkerne der dritten Generation gleichen zuerst denen der zweiten, sehr bald fällt aber ein sehr stark entwickeltes Polstrahlensystem (Fig. 118, 119) auf, an dessen Ursprungsstelle der Kern in einen Schnabel auswächst (Fig. 120, 121). Die vier Nukleolen der Mutterkerne sind anfangs noch vorhanden, verschwinden aber später, wenn bereits Tochnukleolen neugebildet sind. Vom Polstrahlensystem geht in der schon von Harper (1897) geschilderten Weise die Bildung der Ascosporenmembran aus. Die Membran entsteht zuerst in der Nähe des Kernschnabels. Es sieht so aus, als ob die Polstrahlen seitlich miteinander verschmolzen. Der Membranbildungsprozeß schreitet vom Kernpol (Kernschnabel) allmählich nach der vom Pol abgewandten Seite vor, bis die Spore vom umgebenden Epiplasma ganz abgegrenzt ist. Das Epiplasma verliert allmählich an Masse und wird weniger färbbar und vakuolig (Fig. 123 und 126), während vorher seine

Färbungsintensität der der Sporen durchaus entsprach (Fig. 122). Offenbar wird ein beträchtlicher Teil der Substanz des Epiplasmas für die Wachstumsvorgänge der Spore verbraucht. Die Verbindung des Kernschnabels mit der Membran (Fig. 122, 124) wird bald gelöst (Fig. 125, 128) und der Sporenkern rundet sich ab. Die Sporen liegen anfangs meist zweireihig (Fig. 127), schieben sich aber beim Heranwachsen zwischeneinander ein, so daß eine Zickzackkette entsteht (Fig. 126). Im fertigen Ascus (Fig. 129) sind die Sporen einreihig angeordnet.

Fassen wir das wesentliche über die Kerne noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich, daß alle ruhenden Kerne eine deutliche Membran, einen Nucleolus (sehr selten zwei, Fig. 104 unten) und ein feines Chromatinnetz besitzen. Zentralkörper sind an ruhenden Kernen nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Bei der Kernteilung bleiben Kernmembran und Kernkörperchen auffallend lange erhalten und zwar gilt das für alle Kerne, die des Mycel sowohl wie der ascogenen Hyphen und Ascii. Die Kernteilung im Mycel bietet keine Besonderheiten, die in den ascogenen Hyphen ist eine konjugierte, d. h. zwei zusammengehörende Kerne (verschiedenen Geschlechts) durchlaufen die gleichen Teilungsphasen gleichzeitig und die Teilungsfiguren stehen in den Telophasen parallel nebeneinander.

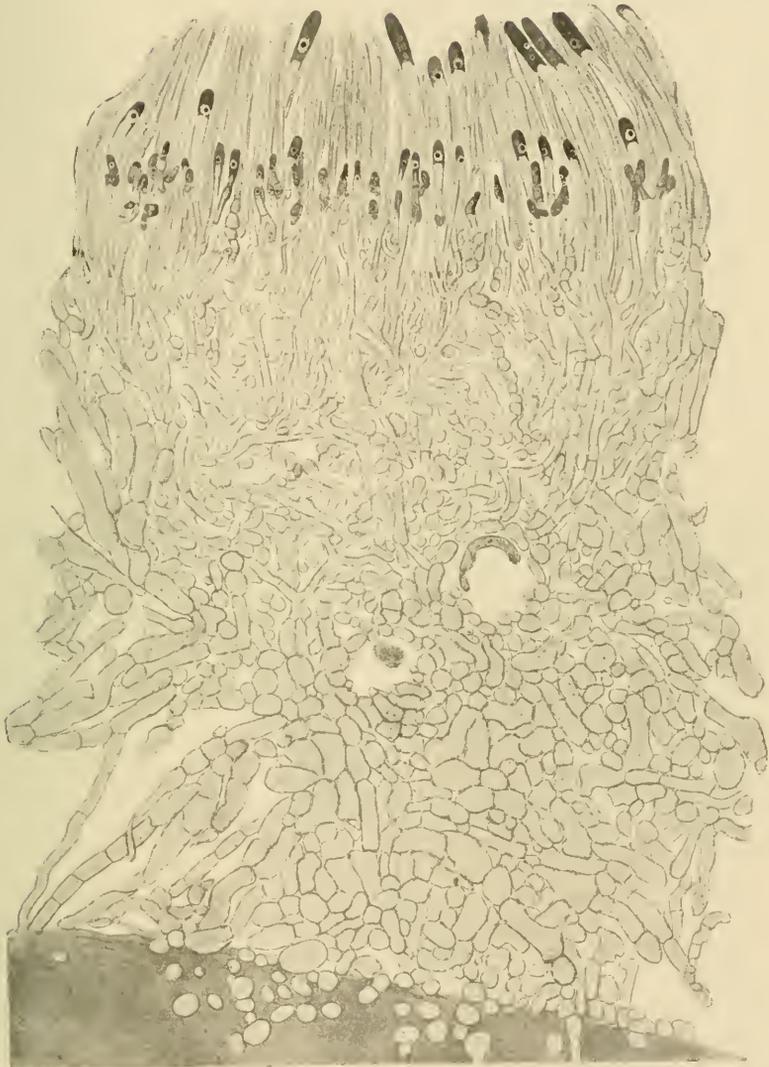
Im Ascus sind die Kerne jeder folgenden Generation kleiner als die jeder vorhergehenden. Die Spindeln der Kerne aller Generationen können alle möglichen Lagen zur Längsachse des Ascus einnehmen. Die erste Teilung im Ascus unterscheidet sich von den beiden übrigen wesentlich durch das Vorhandensein von Synapsis und Diakinese. Die Zahl der Chromosomen ließ sich bei den Teilungen der Mycelkerne nicht feststellen, in den ascogenen Hyphen beträgt sie 12, im Ascus bei allen drei Teilungen ebenfalls 12. In beiden Fällen ist die Zählung etwas unsicher. Zwischen je zwei Teilungen im Ascus machen die Kerne einen Ruhezustand durch.

5. Die Entwicklung des Hüllapparates und das Schicksal der Sexualorgane.

Der bisher beschriebene, von de Bary (1884. S. 201) als Ascusapparat bezeichnete Teil des Apotheciums wird von dem

Hüllapparat umschlossen, zu dem alle übrigen Teile des Fruchtkörpers gehören. Sie nehmen ihren Ursprung niemals aus dem Antheridium und Ascogon, sondern immer nur aus Tragzellen der Sexualorgane, wie schon von de Bary 1863 festgestellt wurde, und zwar aus den verschiedenen Stellen derselben. Die ersten Anfänge des Hüllapparates zeigen Fig. 5 und 6 und Textfig. 2 als kurze, nicht selten T-förmige Aussprossungen der Sexualorgantraghyphen. Zur Zeit der Kopulation der Sexualorgane haben die Hüllhyphen bereits den Fruchtkörper in dünner Schicht umspinnen, wie man an lebenden Fruchtkörpern leicht sieht. Erst dann wachsen an der — dem Substrat abgekehrten — Oberseite des Fruchtkörpers die Paraphysen hervor, die zuerst ein Bündel von Hyphen bilden, die sich nach der zentralen Längsachse des Fruchtkörpers zusammenneigen. Die Gesamtheit der Paraphysen nimmt zuerst einen halbkugeligen (Textfig. 3), später einen konischen Raum ein, um endlich zu einem Zylinder zu werden (Textfig. 4 und 11). Es gelingt nur selten (Textfig. 4p) eine Paraphyse von oben nach unten kontinuierlich zu verfolgen. Die paraphysentragenden Hyphen verzweigen sich derart, daß stets unter einer Querwand ein Seitenast entspringt, der sich sehr bald aufrichtet. Die Paraphysen, die aus einer Zelle hervorgehen (man suche die Ursprungszelle von p Textfig. 4), bilden in ihrer Gesamtheit ein nach oben hin sich konisch erweiterndes Büschel. Teile von solchen Büscheln sind auch in Textfig. 1 an verschiedenen Stellen leicht aufzufinden. Die Büschelbildung der Paraphysen zusammen mit der der ascogenen Hyphen hat die schon früher geschilderte Formänderung der Fruchtkörper im Laufe ihrer Entwicklung zur Folge. Die Zellen des Hüllgewebes sind anfangs zylindrisch (Textfig. 3), später (Textfig. 4 Mitte) zeigen sie die Tendenz, sich abzurunden und ellipsoidische oder selbst kugelige Formen anzunehmen. Die Abrundung der Zellen schreitet von den Ursprungsstellen der Hüllhyphen nach ihren Spitzen allmählich fort.

Eine größere Zahl von Hyphen der Hülle an den unteren Teilen des Fruchtkörpers senken sich schon frühzeitig ins Substrat ab (Textfig. 4 links). Die Fruchtkörper werden dadurch sicherer befestigt und verbessern ihr Absorptionssystem.



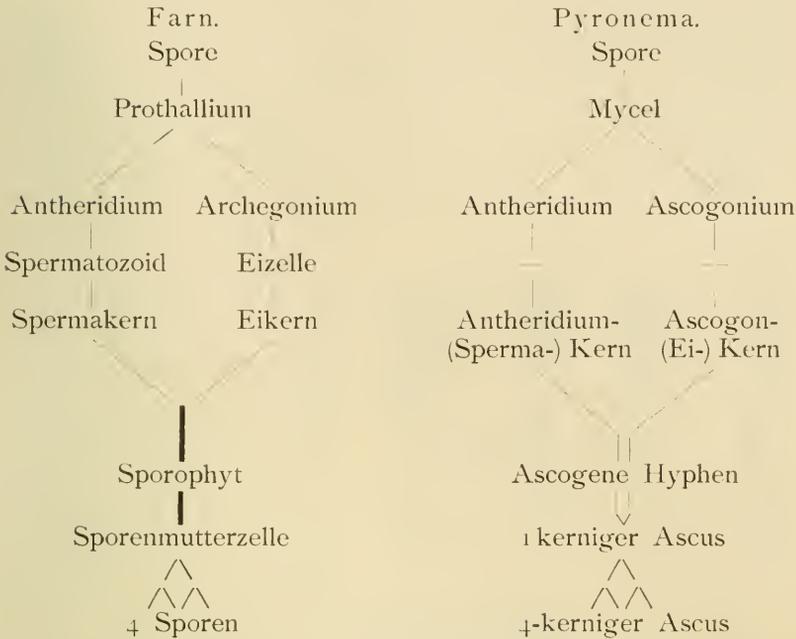
Textfig. 11. Vertikalschnitt durch einen fast reifen Fruchtkörper von *Pyronema confluens*. Ascogon collabiert. Ascogene Hyphen von den Paraphysen bildenden nur oben im Fruchtkörper zu unterscheiden. Asci 1—4 kernig. Vergr. 290 : 1.

Am Rande des Fruchtkörpers in gleicher Höhe mit den Paraphysen und parallel zu ihnen beobachtet man nicht selten eigentümliche zugespitzte Haare, die zwar nicht so charakteristisch ausgebildet sind und vor allen Dingen sich in der Farbe von den Paraphysen nicht unterscheiden, wie die bekannten von *Lasiobolus*, *Lachnea* und anderen *Discomyceten*, ihnen aber durchaus entsprechen. Weitere Einzelheiten der Hüllbildung möchte ich nicht beschreiben. Ich verweise auf die Textfig. 2, 3, 4 und 11, die alles Wünschenswerte zeigen.

Zu erwähnen bliebe schließlich noch das Schicksal der Sexualorgane nach der Befruchtung, das nicht ganz leicht festzustellen ist. Auch nach nahezu vollständiger Entleerung sind *Antheridium* und *Ascogon* mit *Trichogyne* ihrer Form nach noch gut erhalten. Zuerst wird das *Antheridium* zerdrückt. Durch die sich abrundenden Hüllzellen wird es immer mehr und mehr eingebeult, bis schließlich gegenüberstehende Wandpartien einander berühren und das Lumen ganz verschwindet. Kurze Zeit später wird auch die *Trichogyne* zusammen gequetscht und endlich folgt das *Ascogon*, aber erst in Fruchtkörpern, die älter sind als der in Textfig. 11 abgebildete. Die unteren Enden der ascogenen Hyphen habe ich nur eine Zeitlang noch verfolgen können. Jedenfalls kann von ihnen aus in älteren Fruchtkörpern den wachsenden *Asci* Nährmaterial nicht mehr zugeführt werden, da sie völlig leer sind. Die Ernährung des ganzen ascogenen Systems mit Einschluß der *Asci* muß also vom Hüllapparat aus erfolgen. Die Einzelheiten können nur durch besondere Untersuchungen festgestellt werden, die außerhalb des Plans meiner Arbeit lagen.

IV. Allgemeiner Teil.

Nach der oben gegebenen Darstellung zeigen die Kernverhältnisse von *Pyronema confluens* eine bedeutende Übereinstimmung mit denen der *Moose*, *Farne*, *Gymnospermen* und *Angiospermen*. Vergleichen wir z. B. die Entwicklung von *Pyronema* mit der eines homothallischen Farns, so haben wir in schematischer Darstellung:



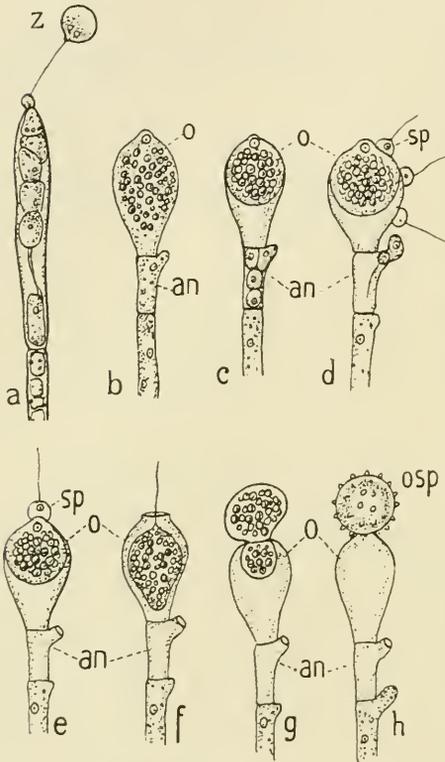
Aus der Spore geht also in beiden Fällen ein Gebilde hervor, das die Sexualorgane trägt. Wir können es zweckmäßig auch bei *Pyronema* Gametophyt nennen.

Die Antheridien der Farne sind von denen bei *Pyronema*, abgesehen von der äußeren Form, insofern wesentlich verschieden, als bei den Farnen Spermatozoiden ausgebildet werden, bei *Pyronema* jedoch nicht. Der Unterschied ist aber kein wesentlicher. Wir dürfen annehmen, daß die Vorfahren von *Pyronema* auch bewegliche ♂ Fortpflanzungszellen besaßen. Der Antheridieninhalt wird ursprünglich in so viele ♂ Gameten zerfallen sein, wie Kerne vorhanden waren. Diese Auffassung läßt sich durch Beobachtungen, die bei den Oomyceten seit langem allgemein bekannt sind, begründen, soweit von Begründung in phylogenetischen Fragen überhaupt die Rede sein kann.

Diejenige Familie der Oomyceten, die die ursprünglichsten Verhältnisse bewahrt hat, ist die der Monoblepharideen. *Monoblepharis* (vgl. Textfig. 12) besitzt bewegliche, eingeißelige männliche Gameten, die von den Monoblephariszoosporen mor-

phologisch kaum unterschieden sind, wovon ich mich an lebendem Material, das Zoosporangien und hypogyne Antheridien enthielt, wiederholt selbst überzeugt habe. Zoosporen und männliche

Gameten sind so ähnlich, daß die Frage, ob in einem gegebenen Falle, wenn diese Zellen ihre Mutterzelle verlassen haben, das eine oder das andere vorliegt, sich nur auf experimentellem Wege beantworten ließe. Die weiblichen Sexualorgane von *Monoblepharis* haben sich offenbar bereits weit von ihrem ursprünglichen Zustande entfernt. Sie enthalten nur noch eine Eizelle und sollen nach Lagerheim (1900) von Anfang an einkernig sein. Da die Homologie von Antheridium und Oogonium nicht bezweifelt werden kann, so darf man annehmen, daß die Oogonien ursprünglich, wie die Antheridien es heute noch sind, mehrkernig waren. Vielleicht könnte eine genauere Untersuchung Anhaltspunkte für diese Vermutung liefern. Mein Material war zu spärlich, um diese Frage zu entscheiden.

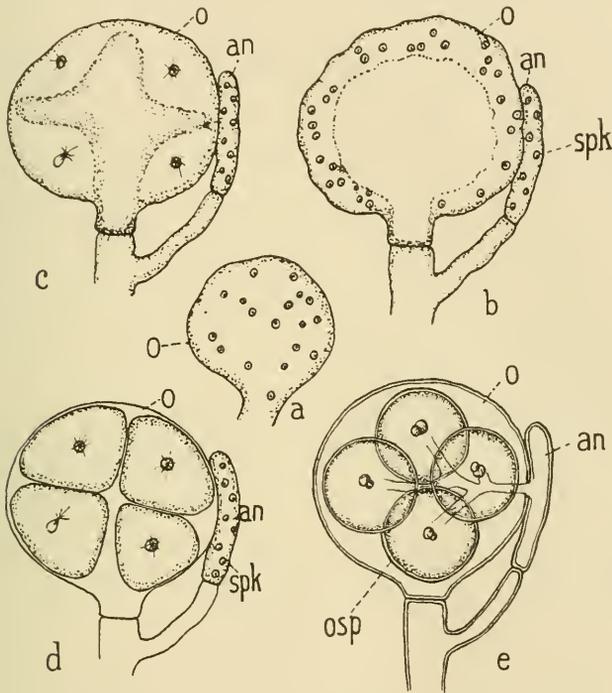


Textfig. 12. *Monoblepharis* nach Woronin (1904) Taf. III u. I. a ungeschlechtliche Fortpflanzung, Zoosporangium mit Zoosporen (z), b—h geschlechtliche Fortpflanzung. an Antheridium, o Oogonium, sp Spermatozoid, osp Oospore. b Oogonium und Antheridium abgegrenzt. c Eizelle und die Spermatozoiden fertig. d Spermatozoiden schlüpfen aus. e ein Spermatozoid auf dem Gipfel des Oogons. f Eindringen des Spermatozoids ins Ei. g Ausschlüpfen der Oospore. h Oospore reif. Vergr. 400 : 1.

Für die Beurteilung der Ascomyceten spielen übrigens die Oogonien der *Monoblepharideen* eine geringe Rolle.

Die *Saprolegniaceen* (Textfig. 13) zeigen in ihren Antheridien

schon den Zustand, den wir bei *Pyronema* kennen lernten. Eine Zerlegung des Inhaltes in Gametenzellen findet, soweit bekannt ist, nirgends mehr statt. Wir werden nach dem, was wir bei *Monoblepharis* sahen, nicht fehlgehen, wenn wir annehmen, daß ursprünglich Antheridien mit Gameten vorhanden waren, die etwa den Zoosporen der Gattungen *Pythiopsis* oder *Saprolegnia*



Textfig. 13. Geschlechtliche Fortpflanzung von *Saprolegnia*, halbschematisch. a junges Oogon, b Oogon mit wandständigem vielkernigen Plasma, Antheridium abgegrenzt, c Eiballung im Oogon, d Oogon und Antheridium fast reif, e Befruchtung vollzogen. In jeder Oospore osp. ein Kernpaar. Vergr. 280:1.

glichen, daß aber später die Teilung, welche zur Bildung dieser Gametenzellen führte, ausblieb. Zu der Annahme, daß die *Saprolegniaceen* ursprünglich ♂ Gametenzellen besaßen, nötigt nicht bloß der Vergleich mit *Monoblepharis*, sondern auch der Vergleich mit den weiblichen Sexualorganen der *Saprolegniaceen* selbst. Der als ursprünglich anzunehmende Zustand mit Cilien beweglicher weiblicher Isogametenzellen ist zwar bei den

Saprolegniaceen nirgends mehr bekannt, wohl aber wird noch der Inhalt des weiblichen Sexualorgans in Gametenzellen zerlegt. Diese sind überall Oogameten und besitzen keine Bewegungsfähigkeit mit Hilfe von Cilien mehr. Trotzdem kann an der Notwendigkeit, sie phylogenetisch von beweglichen Iso-gameten abzuleiten, nicht gezweifelt werden. Wegen der Homologie der Oogonien mit den Antheridien ist der gleiche Schluß auch für diese nötig.

Offenbar ist bei allen Oomyceten der Ausgangspunkt der Sexualorganentwicklung derselbe: überall war ursprünglich Isogamie vorhanden. Mit der Erwerbung der Oogamie ging im männlichen Geschlecht das Ausbleiben der Zerlegung des Antheridiuminhaltes in Gametenzellen parallel. In den verschiedenen Oomycetengruppen schlug die Entwicklung der Oogonien verschiedene Wege ein, die hier nicht im einzelnen verfolgt werden können. In allen Gruppen besteht die Tendenz, die Oogameten unter Verkleinerung ihrer Zahl zu vergrößern. Aufgegeben wird die Eibildung nirgends.

Die Veränderungen im Bau der Sexualorgane der Oomyceten stehen im engsten Zusammenhange mit einer Änderung ihrer Lebensweise. Ihre Vorfahren waren ursprünglich reine Wasserorganismen — der Bau der Sexualorgane von *Monoblepharis*, *Saprolegnia*, *Peronospora* usw. läßt darüber keinen Zweifel. Allmählich paßten sie sich mehr (*Peronosporaceae*) oder weniger weit (*Monoblepharidaceae*, *Saprolegniaceae*) an das Leben auf wasserärmeren Substraten an. Nicht nur das Verhalten der Sexualorgane (Wegfall der Ausbildung beweglicher ♂ Gameten, Erwerbung von Befruchtungsschläuchen [Konvergenzerscheinung mit dem Pollenschlauch mancher Angiospermen, wo auch an die Stelle der Gameten Gametenkerne treten, deren ursprüngliches Beförderungsmittel, die Cilien, durch den wachsenden Pollenschlauch ersetzt werden] stellen typische Anpassungen ans Luftleben dar), sondern noch vielmehr das der ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen spricht dafür. Von *Pythiopsis* und *Saprolegnia* mit beweglichen Zoosporen kennen wir alle Übergänge zu *Aplanes* mit *Aplanosporen*. Bei den *Peronosporeen* existiert eine ähnliche Reihe.

Von den Oomyceten aus werden nun die Sexualvorgänge

der Ascomyceten leicht verständlich. Wir haben bei ihnen als Sexualorgane ursprünglich Isogametangien mit Isogametenzellen anzunehmen. Die Gametenzellbildung blieb dann schließlich in beiden Geschlechtern aus, während bei den Oomyceten nur das männliche Sexualorgan diese Art der Entwicklung einschlug. Formen wie *Boudiera* (*Ascodesmis*) machen es wahrscheinlich, daß in der Stammesentwicklung die Gametenbildung schon ausblieb, als noch Isogametangien vorhanden waren, daß also ein Übergang zur Oogamie nicht stattfand. Erst später, als bereits Fortpflanzung durch Gametenkernkopulation erworben war, trat dann eine Größendifferenz der Sexualorgane hervor, wie wir sie bei *Pyronema* sehen, offenbar im Zusammenhang mit den besonderen Aufgaben, die das weibliche Sexualorgan übernahm.

Die Auffassung, daß die Vorfahren der Ascomyceten zuerst isogam waren und erst auf dem Umwege über die Oogamie zu dem Verhalten übergingen, das wir jetzt bei ihnen finden, wie Hartmann (1909) will, kommt mir weniger wahrscheinlich vor. Man müßte denn bei *Boudiera* (*Ascodesmis*) die Meinung vertreten, daß die Sexualorgane, die zur Zeit des oogamen Zustandes dieser Gattung doch wohl verschieden groß gewesen sein müßten, nachträglich wieder zur ursprünglichen Größe zurückgekehrt wären.

Die anzunehmende Stufenleiter wäre nach meiner Meinung also folgende: Zuerst zeigten die Ascomyceten — ihre Vorfahren schließe ich in diese Bezeichnung ein, ohne damit sagen zu wollen, daß sie schon Asci besaßen — Isogamie (Isogametenzellenkopulation), diese wurde abgelöst durch Isogametenkernkopulation (*Penicillium?*), dann wurde die dem Befruchtungsschlauch der Saprolegnien und Peronosporéen analoge Trichogyne erworben, die bei den Ascomyceten aus dem Ascogon entstand und in der ich ein Anpassungsmerkmal sehe (*Boudiera* [*Ascodesmis*]) und schließlich wurde das Ascogon vergrößert (*Pyronema*).

Mit Sicherheit können wir also sagen, daß Antheridien und Ascogone der Ascomyceten wie Antheridien und Archegonien der Farne sich phylogenetisch von Gametangien herleiten. Den Sperma- und Eikernen der Farne entsprechen die Antheridien-

und Ascogonkerne der Ascomyceten. Das Homologon von Spermatozoid und Ei der Farne fällt bei den Ascomyceten aus.

Ich bin auf diese Fragen, die im Prinzip wohl schon von de Bary (1884) in seiner Morphologie und Biologie der Pilze und von A. Fischer in seiner Bearbeitung der Oomyceten in Rabenhorsts Kryptogamflora richtig beantwortet waren, deswegen etwas näher eingegangen, weil Harper (1910) in einem kürzlich erschienenen Referat eine Meinung äußert, die von der von mir oben vertretenen völlig abweicht. Er sagt von den Sexualorganen der Ascomyceten, also den Antheridien und Ascogonen:

»These multinucleated gametes prove convincingly that our conception of the egg and male cell must be extended to include multinucleated as well as uninucleated types. The cell at the moment of sexual union may be multinucleated as well as in its ordinary vegetative stages in the hyphae, etc.«

In den Sexualorganen sieht er also Gameten und trägt kein Bedenken, vielkernige gelten zu lassen. Dazu liegt nun nicht bloß keine Notwendigkeit vor, sondern ich meine, all die vielen Fälle von primitiver Sexualität, bei denen stets einkernige Gameten auftreten, fordern gebieterisch, nur einkernige Sexualzellen anzunehmen. Weder im Pflanzen- noch im Tierreich gibt es eine Beobachtung, die dieser Annahme widerspräche. Es würde zu weit führen, das im einzelnen näher zu begründen. Für den hier zur Diskussion stehenden Fall wird die oben gegebene Darlegung ausreichen, daß die Sexualorgane der Ascomyceten als abgeleitete zu gelten haben.

Beim Sexualakt der Farne vereinigen sich zuerst die Gametenzellen, Spermatozoid und Eizelle, und bald darauf die Gametenkerne, Sperma- und Eikern. Daß es bei *Pyronema* zu einer Vereinigung von Gametenzellen nicht kommen kann, ist nach dem vorhergehenden selbstverständlich, überraschen aber muß es, daß die Verschmelzung der paarweise zusammentretenden Kerne ausbleibt. Die Kernpaare wandern, wie oben im einzelnen geschildert wurde, in die ascogenen Hyphen ein, können sich teils in den ascogenen Hyphen, teils in den ascusbildenden Haken konjugiert teilen und kommen erst im jungen Ascus zur Verschmelzung. Es liegt nahe, zu fragen: Wie reimt sich

das mit den Vorgängen bei den Farnen — um bei diesem Beispiel zunächst zu bleiben — zusammen? Bei den Farnen entsteht durch Verschmelzung von Sperma- und Eikern ein Zygotenkern, der doppelt so viele Chromosomen besitzt, als jeder Sexualkern. Alle seine Deszendenten bis zur Sporenmutterzelle besitzen dieselbe Zahl wie er. Der ganze Unterschied zwischen einem Farn und *Pyronema* besteht also darin, daß bei den Farnen in der Generation, die aus dem Sexualakt hervorgeht, dem Sporophyten, die doppelte Chromosomenzahl in einer Kernhaut steckt, während bei *Pyronema* in den ascogenen Hyphen Paare von Kernen vorhanden sind, von denen jeder die einfache Chromosomenzahl enthält. Die doppelte Chromosomenzahl steckt also in diesem Falle in zwei Hüllen, bis durch die Vereinigung der Sexualkerne im jungen Ascus dasselbe Verhältnis hergestellt wird, das wir bei den höheren Pflanzen in den Sporenmutterzellen kennen. Ohne Frage bewahren die männlichen und weiblichen Chromosomen ihre Unabhängigkeit voneinander durch die ganzen ascogenen Hyphen bis zur Verschmelzung der Sexualkerne im Ascus. Die Verschmelzung wird, so darf man annehmen, erst da eingeleitet, wo sie unbedingt nötig ist und das ist sie nach unseren jetzigen theoretischen Anschauungen kurz vor der Reduktion.

Durch die Verschmelzung entsteht ein Kern, der so viele Doppelchromosomen besitzt, wie jeder Sexualkern Einzelchromosomen hatte. Wir dürfen daher ein Kernpaar in einer ascogenen Hyphe mit seiner Deszendenz einem Sporophyt kern eines Farnkrautes mit seiner Deszendenz homolog setzen. Wie verhält es sich nun mit der Sporophytgeneration der Farne und den ascogenen Hyphen? Rein äußerlich betrachtet, weicht eine ascogene Hyphe von einem Farnsporophyten insofern ab, als der Farnsporophyt vom Gametophyten sich trennen läßt, also das darstellt, was dem ursprünglichen Hofmeisterschen Begriff der Generation entspricht, während die ascogenen Hyphen Auswüchse des Ascogons sind. Dieser Unterschied ist eine notwendige Folge des Verhaltens der Gametangien. Sind ♀ Gametenzellen vorhanden, so sind damit die entstehenden Sporophyten von Gametophyten scharf getrennt. Ein Beispiel für diesen Fall haben wir bei *Saprolegnia*.

Kommt es nicht zur Bildung weiblicher Gametenzellen, so können auch zwei scharf getrennte Generationen, wie bei den Farnen, nicht vorhanden sein. Das Verhalten der Moose und Farne stellt also nur einen der möglichen Spezialfälle von Generationswechsel dar und die Abweichung bei *Pyronema* wäre an sich kein Grund, die ascogenen Hyphen nicht für die Homologa der Farnsporophyten zu halten. Die Schwierigkeiten, die einer Homologisierung entgegenstehen, sind aber damit nicht beseitigt.

Bei den Archegoniaten gehen aus einem Archegon nur in sehr seltenen Fällen mehrere Sporophyten hervor, weil eben nur selten 2 oder mehr Eizellen ausgebildet werden. Bei *Pyronema* darf uns die Vielzahl der ascogenen Hyphen nicht überraschen, da ja das Ascogon (♀ Gametangium) viele Gametenkerne enthält und viele Kopulationen weiblicher mit männlichen Gametenkernen zustande kommen. Man sollte nach dem Muster der Archegoniaten erwarten, daß so viele ascogene Hyphen entstanden, wie Gametenkernpaare vorhanden sind. Das geschieht jedoch nicht, sondern die wirkliche Zahl der ascogenen Hyphen ist wesentlich kleiner als die der Gametenkernpaare, mit anderen Worten: in jede ascogene Hyphe wandern mehrere Kernpaare ein. Die Kerne einer ascogenen Hyphe mit ihrer Deszendenz entsprechen also streng genommen nicht den Kernen eines Moos- oder Farnsporophyten, sondern den Kernen mehrerer Moos- oder Farnsporophyten, die aus je einem Archegonium hervorgegangen sein müßten. Man sieht also, daß sich Homologiebetrachtungen dieser Art unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen, Schwierigkeiten, die im engsten Zusammenhange mit der Tatsache stehen, daß die Sexualorgane der Ascomyceten abgeleitete sind, die sich weit von dem Schema entfernt haben, auf das die Generationswechsellehre ursprünglich zugeschnitten war. Wie diese Schwierigkeiten zu beseitigen sind, soll später gezeigt werden.

Was die Kernverhältnisse im Ascus betrifft, so betrachte ich als festgestellt, daß die erste Kernteilung eine heterotypische ist. Ich befinde mich da in Übereinstimmung mit Harper (1905), dessen Beobachtungen ich in meinem Sinne deute, Guilliermond (1904 u. 1905), Miß Fraser (1908 u. ff.) und

anderen Autoren. Meinungsverschiedenheiten sind vorhanden über die Zahl der Chromosomen bei der 2. und 3. Teilung. Harper (1905) und Guilliermond (1904, 1905) sind mit mir der Ansicht, daß die Zahl der Chromosomen bei allen drei Teilungen die gleiche ist, während Miß Fraser und ihre Schule (Fraser and Welsford 1908, Fraser 1908, Fraser and Brooks 1909, Carruthers 1911) bei der 3. Teilung nur halb so viele Chromosomen zählten als bei der ersten. Für die Annahme einer zweimaligen Reduktion liegt, nachdem erkannt ist, daß nur eine Kernverschmelzung vorkommt, keine Veranlassung mehr vor. Nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Harper (1905), Guilliermond (1905) und mir existiert sie tatsächlich nicht. Für *Ascobolus furfuraceus* kann ich aufs bestimmteste versichern, daß entgegen den Angaben von Fraser and Brooks (1909) bei der 3. Teilung im Ascus mehr als 4 Chromosomen vorhanden sind, ganz bedeutend mehr sogar. Daß *Otidea aurantia* (Fraser and Welsford 1908) bei der 3. Teilung im Ascus 2 Chromosomen haben sollte, ist ganz ausgeschlossen. Das gleiche gilt von *Lachnea stercorea* (Fraser and Brooks 1909). Auch sonst stimmen meine Beobachtungen mit denen von Miß Fraser und ihrer Schule durchaus nicht überein. Ich unterlasse es, weitere Einzelheiten aufzuführen.

Weder die 2. noch die 3. Teilung im Ascus kann also als heterotypische oder einer heterotypischen gleichwertige in Frage kommen. Eine Brachymeiosis existiert nicht.

Da nun aber bei der großen Mehrzahl der Ascomyceten drei Kernteilungen im Ascus stattfinden, also eine über das bei der Reduktionsteilung gewohnte Maß hinaus, so könnte man fragen, welche Bedeutung hat denn diese Teilung? Für die Generationswechselfrage offenbar eine sehr untergeordnete. Das geht schon daraus hervor, daß mir neuerdings ein Ascomycet bekannt geworden ist, bei dem nur 4 Kerne und Sporen im Ascus gebildet werden. Es handelt sich um eine kleine, von Herrn Dr. Jahn aufgefundene und mir überlassene Sordaria, die ich kürzlich untersucht habe, vorläufig wenigstens mit dem oben erwähnten Resultat. Da es nicht ganz ausgeschlossen ist, daß mir die dritte Teilung entgangen sein könnte, will ich auf diesen Fall kein großes Gewicht legen. Geradezu ein

Schulbeispiel für die Bedeutungslosigkeit der Sporenzahl für die uns hier interessierende Frage ist die Gattung *Rhyarobius*. Bei ganz nahe verwandten Arten kommen, wie mir Herr Ramlow kürzlich mitteilte, Sporenzahlen vor, die weit voneinander abweichen, bei einer Art 2^3 , bei einer zweiten 2^4 und so fort durch fast alle Potenzen von 2 hindurch bis zu 2^{10} . Die Annahme, daß die 2^{10} Teilungen 2^9 voraufgegangene Verschmelzungen wettmachen sollen, hat wohl keine Wahrscheinlichkeit für sich.

Bei manchen Ascomyceten mit 8 Sporen wird die Dreizahl der Kernteilungen im Ascus in der Weise überschritten, daß die Sporen durch Querwände (Beispiel: *Geoglossum*, Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. 1, 165) oder durch Quer- und Längswände zerlegt werden (Beispiel: *Dothiora sphaerioides*, Engler-Prantl I. 1, 258, mauerförmige Sporen) oder daß die Sporen hefeartig sprossen (Beispiel: *Taphrina*, Engler-Prantl I. 1, 159). Auch in Verbindung mit Vierzahl der Sporen kommt Querteilung in den Sporen vor (Beispiel: *Dermatea Frangulae*, Engler-Prantl I. 1, 237). Kurz die Mannigfaltigkeit der Sporenzahlen und Sporenformen ist so groß, daß ihr für die Generationswechselfrage nach meiner Meinung keine Bedeutung zukommt.

Fälle, in denen die Zahl der Teilungen der Sporenmutterzellkerne über 2 hinausgeht, kommen auch sonst vor. Ich erinnere an die altbekannten Beispiele unter den Lebermoosen, die vielzelligen Sporen von *Pellia* und *Fegatella*, an die von Goebel (1898) aufgeklärten Fälle bei den Laubmoosen *Eucamptodon Hampeanum* und *Dicnemon semicryptum*, an die Mikro- und Makrosporen mancher Selaginellen, die schon in den Sporangien keimen, an die Pollenkörner der Gymnospermen und Angiospermen, von denen das gleiche gilt, an den Embryosack von *Lilium*, in dem nach der hetero- und der homöotypischen Teilung gleich eine dritte ausgeführt wird, und an andere Embryosäcke, in denen vier Kernteilungen kurz aufeinander folgen, ohne daß Wände gebildet würden. Ferner darf das Beispiel von *Fucus* nicht unerwähnt bleiben. In den Oogonien finden 3, in den Antheridien noch mehr Teilungen statt. In beiden Fällen wird also die normale Zweizahl der

Teilungen überschritten (Yamanouchi. 1909). Die Oogonien der Fucaceen sind dadurch für unsere Frage von besonderem Interesse, daß bei ihnen wie bei den Ascomyceten auf die zweite Kernteilung Zellbildung nicht folgt. Erst nach dem dritten Teilungsschritt kommt es zur Zerlegung des Oogoninhalts in die acht Eizellen. Die Frage, warum die Zahl der Teilungsschritte drei beträgt, sind wir in diesem Falle ebensowenig zu beantworten imstande, wie bei den Ascomyceten¹.

Trotz der Verschiedenheiten der fertigen Asci darf man also sagen, daß der einkernige Ascus in allen Fällen das Homologon der Sporenmutterzelle ist. Sein Kern besitzt Doppelchromosomen, wie der der Sporenmutterzelle, und macht zuerst die heterotypische Teilung durch.

Die Schwierigkeiten, die einer Anwendung der Generationswechsellehre in der üblichen Form auf die Ascomyceten entgegenstehen, sind schon angedeutet. Sie haben ihren Grund darin, daß die Sexualzellenbildung ausbleibt und daß an ihre Stelle Sexualkerne treten, die nicht von abgegrenztem Plasma umgeben sind. Das gibt uns einen Fingerzeig, wie diese Schwierigkeiten zu beseitigen sind; denn daß der Entwicklungsgang von *Pyronema* mit dem der Archegoniaten im Prinzip übereinstimmt, dürfte auf keinen Widerspruch stoßen: Wir dürfen nicht mehr Zellen, sondern müssen Kerne homolog setzen. Wenn wir dann den Teil des Entwicklungszyklus, der Kerne mit einfacher Chromosomenzahl enthält, als Gametophyten und den Teil, der entweder Kernpaare oder Kerne mit doppeltem Chromosomensatz (mit 2 x uni- oder x bivalenten Chromosomen) führt, als Sporophyten bezeichnen, kommen wir vor der Hand aus. Ein Generationswechsel im ursprünglichen Hofmeister'schen Sinne liegt freilich bei *Pyronema* nicht mehr vor, aber es scheint mir trotzdem nicht nötig zu sein, den Terminus Generationswechsel abzuschaffen, da er das phylogenetisch ursprüngliche Verhalten treffend bezeichnet.

Merkwürdig bleibt bei *Pyronema* den Farnen gegenüber die Eigentümlichkeit der Sexualkerne, lange unverschmolzen nebeneinander zu liegen. Bisher kennen wir das gleiche Ver-

¹) Übrigens verdient die Frage nähere Prüfung, ob zur Reduktion wirklich zwei Teilungen nötig sind. Ich bin nicht geneigt, sie unbedingt zu bejahen.

halten nur von den Uredineen (Blackman 1904, Blackman und Fraser 1906, Christman 1905), die sich aber leider für theoretische Spekulationen wenig eignen, so lange die Spermogonienfrage nicht gelöst ist, und von *Amoeba diploidea* (Hartmann und Nägler 1908, Nägler 1909, Hartmann und Kiskalt 1910). Ich möchte glauben, daß Verzögerung der Sexualkernverschmelzung eine bei den Pilzen allgemein verbreitete und bei den Algen (*Vaucheria*, *Oedogonium*, Konjugaten) nicht seltene Erscheinung ist. Alle Autoren, die die Sexualität der Saprolegniaceen und Peronosporaceen untersucht haben, sind darüber einig, daß die Sexualkerne in den Oosporen längere Zeit unverschmolzen bleiben. Während bei den Oomyceten der Ort des ersten Zusammentreffens und der Verschmelzung der Sexualkerne derselbe ist, legen sie bei den höheren Ascomyceten in der Zwischenzeit einen gewissen, mehr oder minder großen Weg zurück und können sich wiederholt (konjugiert) teilen.

Bei den Mucorineen scheint nach Lendner (1908. S. 38—44) auch verzögerte Kernverschmelzung vorzukommen, ebenso bei den Ustilagineen (Dangeard 1892) und Basidiomyceten (neueste Literatur bei Fries 1911). Leider wissen wir bei den zuletzt genannten großen Pilzgruppen nicht, woher die Kernpaare in der Brandspore und in der Basidie kommen und ob noch Sexualorgane vorhanden sind. Leicht wird es nicht sein, bei den Ustilagineen und Basidiomyceten die Generationswechselfrage zu lösen. Ich habe in den letzten Jahren eine Reihe von Ustilagineen und niederen und höheren Basidiomyceten untersucht, aber da ich Tatsachen, die unsere Einsicht in die Generationswechselfrage vertiefen könnten, nicht beibringen kann, gehe ich nicht weiter auf meine Beobachtungen ein.

An der weiten Verbreitung der verzögerten Sexualkernverschmelzung ist also nicht zu zweifeln. Damit verlieren zwar die Doppelkerne der Ascomyceten ihren Ausnahmecharakter, aber es wäre trotzdem erwünscht, einen Übergang vom Verhalten der Ascomycetensexualkerne zu dem der gewöhnlichen Sexualkerne mit direkter Verschmelzung zu haben. Ein Objekt, bei dem zwar die beiden Kernräume zu einem verschmelzen, die von männlicher und von weiblicher Seite stammenden Kern-

inhalte aber durch mehrere Kerngenerationen getrennt bleiben, kennen wir im Pflanzenreich bisher nicht sicher, wohl aber z. B. durch Häcker (1902) aus dem Tierreich. Er bezeichnet den Zustand des Sporophytkerns, in dem männliche und weibliche Kerninhaltssubstanzen (Chromatin, Nucleolen) getrennt liegen, als den gonomeren und sagt von ihm: »Der gonomere Kernzustand, d. h. die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, läßt sich in der Keimbahn der Copepoden vom befruchteten Ei bis zu den Keimmutterzellen (Samen- und Eimutterzellen) verfolgen«. Nach botanischer Nomenklatur hieße das: Durch den ganzen Sporophyten hindurch. Die Vereinigung je eines von väterlicher mit einem von mütterlicher Seite stammenden Chromosom erfolgt erst in der Synapsis. Von Cyclops zu den Moosen, Farnen, Gymnospermen und Angiospermen ist nur ein Schritt. Einige Anzeichen sprechen dafür, daß auch hier männliche und weibliche Chromosomengruppen wenigstens eine Zeitlang im Zygotenkern getrennt liegen. Ich erinnere nur an die Angaben von Miß Ferguson (1904) bei Pinus. Vielleicht läßt sich durch genaue Beobachtung feststellen, daß die Erscheinung weiter verbreitet ist. Soviel darf jedenfalls als gut begründet gelten, daß männliche und weibliche Chromosomen, wenn sie auch nicht mehr als gruppenweise zusammenliegend zu erkennen sind, ihre Individualität durch den Sporophyten hindurch bewahren.

Im Prinzip liegen also bei *Pyronema*, Cyclops und bei den bisher als normal angesehenen Objekten die gleichen Verhältnisse vor: bei *Pyronema* bleiben durch den Sporophyten hindurch die männlichen und weiblichen Kerne völlig unverschmolzen, bei Cyclops tritt Kernverschmelzung ein, aber, wie Häcker (1902) sich ausdrückt, die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälfte bleibt erhalten, und endlich bei den höheren Pflanzen bewahren zwar die von männlicher und von weiblicher Seite stammenden Chromosomen ihre Individualität (man zählt im Sporophyten doppelt so viele Chromosomen, als im Gametophyten), die beiderlei Chromosomen sind aber nicht mehr in getrennten Gruppen wahrzunehmen.

Das Verhalten der Kerne im Ascogon und in den ascogenen Hyphen wirft ein eigenartiges Licht auf das Wesen der Be-

fruchtung. Bei *Pyronema* unterscheidet man ohne Schwierigkeit drei Phasen: 1. die Phase der Kernkopulation im Ascogon, 2. die Phase der Kernpaare (die Kerne nehmen an Größe zu, wie in anderen Fällen vor der Verschmelzung), 3. die Phase der Kernverschmelzung im jungen Ascus (mit folgender Synapsis). Daß die Sexualkerne sofort verschmelzen, gehört also nicht zum Wesen der Befruchtung. Das wesentliche kann sich wohl nur — wenn wir zunächst bei *Pyronema* stehen bleiben — in den Kernen abspielen, die durch Verschmelzung je zweier Sexualkerne entstanden sind, denn sonst sähe man nicht ein, welchen Zweck die Verschmelzung im jungen Ascus haben sollte. Wäre sie bedeutungslos, so träte sie sicher nicht ein. Die direkte Verschmelzung der Sexualkerne haben wir als eine der möglichen Varianten anzusehen. Vielleicht hängt das abweichende Verhalten der Pilze mit dem Umstande zusammen, daß ihre Kernmembranen resistenter sind. Bei der Kernteilung sind sie noch in der Metaphase erhalten, in der sie bei vielen anderen Objekten längs verschwunden zu sein pflegen.

Wenn man bei den höheren Pflanzen den Sexualakt mit der Kernberührung beginnen läßt, so kann kein Zweifel sein, daß man ihn bei *Pyronema* von der Kernkopulation im Ascogon an zu rechnen hat. Durch sie wird das eigentümliche Stadium eingeleitet, in dem die Sexualkerne — wohl durch gegenseitige chemotaktische Beeinflussung — miteinander verkoppelt sind. Der Sexualakt findet sein Ende in der Kernverschmelzung im Ascus. Ihren Höhepunkt stellt wahrscheinlich die Synapsis dar, auf die unmittelbar die Reduktion folgt. Die Ansicht, die ich über den Generationswechsel von *Pyronema* geäußert habe, hat nicht bloß den Vorzug, die höheren Ascomyceten aus ihrer Ausnahmestellung gegenüber sämtlichen anderen Pflanzen, besonders den niederen Ascomyceten (*Eremascus*, *Dipodascus* usw.), bei denen immer nur eine Kernverschmelzung angegeben wurde, zu entfernen, sondern sie ist auch anwendbar, soweit unsere Kenntnisse ein Urteil darüber zulassen, auf die Mucorineen, Oomyceten (Krüger 1910), Uredineen, Ustilagineen und Basidiomyceten. Wenigstens wüßte ich nichts anzugeben, was dagegen spräche.

Ich muß mich an dieser Stelle darauf beschränken, auf die

Ascomyceten einzugehen, die mutmaßlich oder sicher sexuell sind. Dabei werde ich einige Fragen berühren, die bisher ihre Erledigung nicht gefunden haben. Die asexuellen Arten kann ich um so eher übergehen, als in letzter Zeit zwei Referate von Guilliermond (1908, 1910) erschienen sind, in denen alle wichtigen Arbeiten zusammengestellt sind.

Die sexuellen Ascomyceten fasse ich in drei Gruppen zusammen.

1. *Pyronema* (Harper 1900, Brown 1909),
Boudiera (*Ascodesmis*) (Clausen 1905).
2. *Sphaerotheca* (Harper 1895, Blackman und Fraser 1905),
Phyllactinia (Harper 1905).
3. *Eremascus* (Stoppel 1907, Guilliermond 1909),
Endomyces Magnusii (Guilliermond 1909),
Dipodascus (Juel 1902),
Monascus (Schikorra 1909, hier weitere Literatur),
Gymnoascus (Dale 1903).

Zuerst bespreche ich *Pyronema* und *Boudiera*.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über *Pyronema* stimmen in wesentlichen Zügen mit denen Harpers (1900) und mit meinen eigenen über *Boudiera* 1905 überein. In einem Punkte, dem Verhalten der Kerne in den ascogenen Hyphen, weichen sie durchaus ab. Es ist mir bisher nicht möglich gewesen, *Boudiera* (*Ascodesmis*) genau nachzuuntersuchen, doch hoffe ich, den Nachweis erbringen zu können, daß sie sich ebenso verhält wie *Pyronema*. Die Einwände, die Harper in seinem letzten Sammelreferat (1910) gegen meine vorläufige Mitteilung gemacht hat, glaube ich oben wiederlegt zu haben. Die Möglichkeit, das Ausbleiben der Kernverschmelzung im Ascogon zu leugnen, besteht nicht. Meine eigenen Angaben über die Kernverschmelzung im Ascogon von *Boudiera* (*Ascodesmis*) sind offenbar falsch. Die beiden Gattungen *Pyronema* und *Boudiera* (*Ascodesmis*) sind so nahe verwandt, daß es sehr unwahrscheinlich ist, ihre Kerne könnten sich irgendwie verschieden verhalten. Zwar sind bisher die Kernpaare durch keinen der Autoren vom Ascogon durch die ascogenen Hyphen zum Ascus verfolgt worden, aber eine gewisse Bestätigung meiner Angaben durch zwei neuere Arbeiten liegt doch vor,

auf die ich mit einigen Worten eingehen will, obwohl die Sexualität der behandelten Arten nicht erwiesen ist.

Die eine Arbeit ist die von Mc Cubbin (1910) über *Helvella elastica*. Der Verf. sammelte sein Material im Freien. Wenn die Fruchtkörper einen Durchmesser von etwa 1,25 mm haben, sind die ersten unzweifelhaften ascogenen Hyphen zu finden. Über ihren Ursprung gibt der Verf. an: »... they are not traceable to any distinct source, as were those in *Mitruha* (nach den Angaben von Dittrich 1898 [Clausen]), but arise merely from the ordinary hyphal threads of the fruiting body«. Diese Angaben halte ich nicht für zutreffend, obwohl sich der Verf. auf Brefeld beruft. Schon bei den verhältnismäßig einfach gebauten Fruchtkörpern von *Pyronema* gehört sehr große Geduld dazu, die ascogenen Hyphen vom Ascogon bis zum Ascus zu verfolgen. Bei den größeren und komplizierteren Fruchtkörpern von *Helvella* wird die Aufgabe noch viel schwieriger zu lösen sein. Ich glaube um so mehr mit meiner Ansicht im Recht zu sein, als bei den mit den *Helvellineen* doch offenbar nahe verwandten *Sclerotinia*-arten durch Woronin dicke Hyphen nachgewiesen wurden, aus denen die ascogenen Hyphen entspringen (Woronin 1888, Taf. V, Fig. 72—74).

Im übrigen hat Mc Cubbin die von mir oben durch Textfig. 6, I. und II. erläuterten Ascusbildungsvorgänge richtig erkannt, die ändern aber, wie ich nach meinen Untersuchungen an *Helvella lacunosa* annehmen möchte, übersehen.

Die zweite Arbeit hat W. H. Brown (1910) zum Verfasser. Sie enthält eine Schilderung der Entwicklung von *Leotia lubrica* und *Leotia chlorocephala*. Der Autor findet in der Basis des Fruchtkörpers eine große Zelle, die er — wohl mit Recht — für das Ascogon hält. Vom Ascogon gehen wenige ascogene Hyphen aus, die sich erst ziemlich weit oben im Fruchtkörper verzweigen. Über das Verhalten der Kerne im Ascogon und in den unteren Teilen der ascogenen Hyphen finde ich bei Brown keine Angaben. Darin stimmt er aber mit mir überein, daß er von den Enden der ascogenen Hyphen angibt, ihre Zellen seien zweikernig. Von den Ascusbildungsvorgängen beschreibt er nur die von mir durch Textfig. 6, I, II illustrierten. Nach meinen Beobachtungen an *Leotia gelatinosa* kommen

Bilder, wie die in Fig. 25 (es fehlt die Wand, welche die Hakenspitze abtrennt), 26 (es fehlen zwei Wände), 30 (die Hakenspitze enthält nur einen Kern) und, um nur noch eines zu nennen, Fig. 44 nicht vor. Die Kern- und Zellteilungsprozesse verlaufen in den ascusbildenden Haken immer in einer Weise, die das Zusammenkommen zweier Kerne verschiedener Deszendenz gewährleistet. Bei einer Anordnung der Kerne, wie in Fig. 25 der Abhandlung Browns, wäre das nicht der Fall.

Von Brown (1909) stammt auch eine Arbeit über *Pyronema confluens*. Seine Ergebnisse weichen von denen Harpers und von meinen sehr stark ab. Er findet, daß Antheridium und Ascogon bei dem von ihm untersuchten Material nicht miteinander kopulieren und daß die Antheridienkerne degenerieren. Er meint, es handle sich um eine Rasse, die ihre normale Sexualität verloren habe. Kernverschmelzung findet nach ihm im Ascogon und in den ascogenen Hyphen nicht statt, sondern nur im jungen Ascus, wohl aber finden sich im Ascogon und in den ascogenen Hyphen eigentümliche Kernteilungsfiguren. Ihre Endstadien sollen so aussehen, wie die von mir in meiner vorläufigen Mitteilung beschriebenen Kernpaare. Ich kann Browns Beobachtungen nicht bestätigen. Die Kernteilungsfiguren sehen in meinen Präparaten ganz anders aus und stimmen vortrefflich mit den von Harper abgebildeten überein, so daß die Möglichkeit, ich könnte die wirkliche Kernteilung nicht gesehen haben, ganz ausgeschlossen ist. Sicher kann man sagen: Die drei von Brown publizierten Figuren sind keine Kernteilungsfiguren.

Die Äußerungen Dangeards (1903, 1907) und Brefelds (1908) zur *Pyronemafrage* zu widerlegen, habe ich keine Veranlassung.

Die Erysipheen *Sphaerotheca*, *Erysiphe* und *Phyllactinia* gehören dank den schönen Arbeiten Harpers (1895, 1896, 1897, 1905) und der kurzen Mitteilung von Blackman und Fraser (1905) zu den bestuntersuchten Ascomyceten. Daß sie sexuell sind, halte ich für endgültig festgestellt. Man könnte meinen, wegen der Einkernigkeit ihrer Sexualzellen sei ein Zweifel, ob die Sexualkerne verschmelzen oder nicht, ganz ausgeschlossen. Dieser Ansicht ist auch von Miß Fraser und Miß Welsford (1908, S. 472) Ausdruck gegeben. Ich kann mich ihr nicht an-

schließen. Wenn man die Arbeiten von Harper und von Blackman und Miß Fraser liest, so findet man in allen eine Lücke. Die Entwicklung der ascogenen Hyphen ist, genau wie s. Z. in meiner Boudiera-Arbeit, nicht ausreichend untersucht. Eine Nachuntersuchung wird auch bei den Erysipheen Doppelkerne zeigen, und zwar habe ich dafür verschiedene Gründe: Erstens, weil die ascogenen Hyphen an ihren Enden nach den Angaben Harpers über *Phyllactinia* zweikernig sind, zweitens, weil Harper auch in anderen als den Endzellen der ascogenen Hyphen häufig zwei Kerne nebeneinander abbildet (Harper 1905. Fig. 17 b, 18, 21 a, 26, 27) und drittens, weil ich selbst bei einer Nachuntersuchung häufig Kernpaare fand. Daß in den Präparaten nicht in jeder Zelle ein Kernpaar liegt, hat seinen Grund im Schnittverfahren: Die Kerne werden durch den Schnitt voneinander getrennt. Aus den Arbeiten über die Erysipheen ist also ein stichhaltiger Grund für die Annahme, daß bei ihnen Doppelkerne nicht vorkommen, nicht herzuleiten.

Daß die dritte Gruppe von sexuellen Ascomyceten, zu der ich *Eremascus* (Fräulein Stoppel 1907, Guilliermond 1909), *Endomyces Magnusii* (Guilliermond 1909), *Dipodascus* (Juel 1902), *Monascus* (Schikorra 1909) und *Gymnoascus* (Miß Dale 1903) zusammenziehe, der Annahme einer doppelten Kernverschmelzung widerspricht, dürfte für die drei ersten Gattungen wohl kaum bezweifelt werden können. Für *Monascus* ist es von Schikorra wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht. *Gymnoascus* müßte in dieser Hinsicht neu untersucht werden.

Damit sind die typischen Ascomyceten, deren Sexualität nach meiner Ansicht einigermaßen feststeht, erschöpft.

Zusammenfassung.

Pyronema confluens wurde nach einem besonderen Verfahren auf Agar-Agar gezogen und zytologisch eingehend untersucht. Dabei stellte sich in Übereinstimmung mit den Angaben Harpers heraus, daß die Art sexuell ist. Zahlreiche Kerne wandern aus dem Antheridium durch die Trichogyne ins Ascogon ein und paaren sich mit den Ascogonkernen. Eine Verschmelzung der Kernpaare im Ascogon findet nicht statt, sondern sie treten in die zahlreich aus dem Ascogon aussprossenden ascogenen Hyphen

ein und können sich konjugiert teilen. Endlich kommen ihre Deszendenten in den jungen Ascis zur Verschmelzung. Bei der Bildung eines jeden Ascus bleiben zwei Kerne verschiedenen Geschlechts in Reserve. Diese teilen sich konjugiert in ein Kernpaar für einen neuen Ascus und zwei Reservekerne. Eine zweimalige Kernverschmelzung findet also bei *Pyronema* in einem Zeugungskreis nicht statt. Die Annahme einer zweimaligen Reduktion ist daher unnötig. Heterotypisch ist allein die erste Teilung im Ascus. *Pyronema* folgt also, wenn auch nicht ganz ungezwungen, dem allgemeinen Generationswechselschema. Spore, Mycel und Sexualorgane bilden den Gametophyten. Da *Pyronema* Gametenzellen nicht entwickelt, wie es bei den Vorfahren der Ascomyceten ohne Zweifel der Fall war, so ist die Sporophytgeneration, die von den ascogenen Hyphen gebildet wird, nicht, wie gewöhnlich, von Gametophyten scharf getrennt. Statt der Kerne mit doppelter Chromosomenzahl enthält der Sporophyt Paare aus je einem männlichen und einem weiblichen Kern, die sich konjugiert teilen. Die doppelte Chromosomenzahl ist also in zwei miteinander verkoppelten Kernen enthalten. Ein junger einkerniger Ascus entspricht einer Sporenmutterzelle. Sein Kern enthält so viele Doppelchromosomen, wie der Gametophytkern einfache Chromosomen besitzt. Die überzähligen Kernteilungen im Ascus sind für die Generationswechsellehre bedeutungslos.

Herrn Geheimrat Schwendener und Herrn Dr. Jahn fühle ich mich für Unterstützung mit Literatur, den Herren Professor Osterwald, Professor Reinhardt, Dr. Jahn und Dr. Ruhland für Unterstützung mit Material und den Herren Prof. Dr. Zettnow und Dr. Leisering für Herstellung einiger Photographien zu Dank verpflichtet.

Zitierte Literatur.

1863. Bary, A. de, Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig. S. 10—15.
1884. —, Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.
1904. Blackman, V. H., On the fertilisation, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. *Ann. of bot.* **18**, 323—373.
1905. —, and Fraser, H. C. J., Fertilization in *Sphaerotheca*. *Ebenda.* **19**, 567—569.
1906. —, —, Further studies on the Sexuality of the Uredineae. *Ebenda.* **20**, 35—48.

1904. Blakeslee, A. F., Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. amer. acad. **40**, 205—319.
1906. —, Differentiation of sex in thallus gametophyte and sporophyte. Bot. Gaz. **42**, 161—178.
1874. Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. II. Penicillium. Leipzig.
1908. —, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. **14**, 241—256.
1909. Brown, W. H., Nuclear phenomena in *Pyronema confluens*. Johns Hopkins University Circ. **6**, 42—45.
1910. —, The development of the ascocarp of *Leotia*. Bot. Gaz. **50**, 443—459.
1911. Carruthers, C., Contributions to the cytology of *Helvella crispa*. Ann. of bot. **25**, 243—251.
1905. Christman, A. H., Sexual reproduction of the rusts. Bot. Gaz. **39**, 267—275.
1905. Clausfen, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Boudiera. Bot. Zeitg. **68**, 1—27.
1907. —, Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. Ber. d. d. bot. Ges. **25**, 586—590.
1903. Dale, E., Observations on Gymnoascaceae. Ann. of bot. **17**, 571—596.
1892. Dangeard, P. A., Recherches histologiques sur la famille des Ustilaginées. Le Botaniste. 3. sér. S. 240. Zitiert nach Lotsy, Bd. I.
1903. —, Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Ebenda. 9. sér. S. 1—303.
1907. —, Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Ebenda. 10. sér. S. 1—385.
1898. Dittrich, G., Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). **8**, 17—52.
1904. Ferguson, M. C., Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proceedings of the Washington Acad. sc. **6**, 1—202, 115 ff.
1892. Fischer, A., Phycomycetes. Rabenhorsts Kryptogamenflora IV.
1907. Fraser, H. C. J., On the sexuality and development of the ascocarp in *Lachnea stercorea*. Ann. of bot. **21**, 349—360.
1908. —, Contributions to the Cytology of *Humaria utilians*. Ebenda. **22**, 35—55.
1907. —, and Chambers, H. S., The morphology of *Aspergillus herbariorum*. Ann. mycologici. **5**, 419—431.
1908. —, and Welsford, E. J., Further Contributions to the cytology of the Ascomycetes. Ann. of bot. **22**, 465—477.
1909. —, and Brooks, W. E. St. J., Further studies on the cytology of the Ascus. Ebenda. **23**, 537—549.
1911. Fries, R. E., Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von *Nidularia*. Zeitschr. f. Bot. **3**, 145—165.
1898. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena. 1898—1901. S. 345.
1906. —, Archegoniatenstudien X. S. 45—60. Flora. 96.
1904. Guilliermond, A., Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes. Rev. gén. bot. **16**, 50—68.

1904. Guilliermond, A., Recherches sur la karyokinèse chez les Ascomycètes. Rev. gén. bot. **16**, 129—143.
1905. —, Sur le nombre des chromosomes chez les Ascomycètes. Compt. rend. soc. biol. Paris. **58**, 273—275.
1905. —, Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes. Ann. mycologici. **3**, 343—361.
1908. —, La question de la sexualité chez les Ascomycètes. Rev. gén. bot. **20**, 32.
1909. —, Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Endomycétées. Ebenda. **21**, 353—401.
1910. —, La sexualité chez les champignons. Bull. scientifique Paris. 7. sér. **44**, 109—196.
1902. Häcker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. **37**. N. F. **30**, 373 ff. (77 ff. des Sep.-Abdr.)
1895. Harper, R. A., Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. d. bot. Ges. **13**, 475.
1896. —, Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). **29**, 656—686.
1897. —, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Ebenda. **30**, 249—284.
1900. —, Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. Ann. of bot. **14**, 321—400.
1905. —, Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain Mildews. 104 S. Washington D. C. Published by the Carnegie Institution of Washington. Sept.
1910. —, Nuclear phenomena of sexual reproduction in fungi. The American Naturalist. **44**, 533—546.
1908. Hartmann, M., u. Nägler, K., Kopulation bei *Amoeba diploidea* mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin, 1908.
1909. Hartmann, M., Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena. Arch. f. Protistenkunde. **14**.
1910. —, in Kibkalt u. Hartmann: Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. 2. Aufl. Jena. S. 19—21.
1903. Ikeno, S., Über die Sporenbildung und systemat. Stellung von *Monascus purpureus*. Ber. d. d. bot. Ges. **21**, 259—269.
1902. Juel, H. O., Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. Flora. **91**, (Erg. B.) 47—55.
1883. Kihlman, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Acta Soc. Scient. Fenn. **13**, 29—40 d. S.-Abdr.
1906. Kosaroff, P., Beitrag zur Biologie von *Pyronema confluens*. Arbeiten a. d. Kais. Biol. Anstalt für Land- u. Forstwirtschaft. **5**, 126—138.
1910. Krüger, F., Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae*. Centralbl. f. Bakt. II. **27**, 186—205.
1900. Lagerheim, G. von, Untersuchungen über Monoblepharideen. Bih. till k. Svenska Vet. Akad. Handl. **25**, Afd. 3, No. 8.
1908. Lendner, A., Les Mucorinées de la Suisse. Berne.

1910. Lender, A., Observations sur les zygosporées des Mucorinées. Bull. soc. bot. de Genève. 2. sér. **2**, 56—59.
1907. Lotsy, J. P., Vorträge über botan. Stammesgeschichte. Bd. I. Jena, G. Fischer. S. 458.
1910. Mc Cubbin, W. A., Development of the Helvellineae. The bot. gaz. **49**, 195—206.
1909. Nägler, K., Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenkunde. **15**, 31—38 d. Sep.-Abdr.
1896. Raciborski, M., Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora. **82**, 107—132, 126—132.
1907. Sands, M. C., Nuclear structure and spore formation in *Microsphaera alni*. Trans. Wisconsin Acad. Sc. **15**, 733—752. (The bot. gaz. **46**, 79.)
1909. Schikorra, W., Über die Entwicklungsgeschichte von *Monascus*. Zeitschr. f. Bot. **1**, 379—410.
1909. Schmidt, E. W., *Oedocephalum glomerulosum* Harz, Nebenfruchtform zu *Pyronema omphalodes* (Bull.) Fckl. Centralbl. f. Bakt. II. **25**, 80—85.
1907. Stoppel, R., *Eremascus fertilis*. Flora. **97**, 332—346.
1906. Strasburger, E., Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). **42**, 1—71, S. 23 u. 24.
1909. —, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung. Jena, G. Fischer. S. 102—104.
1907. Welsford, E. J., Fertilization in *Ascobolus furfuraceus*. New Phytologist. **6**, 156—161.
1888. Woronin, M., Über die Sclerotienkrankheit der Vaccinien-Beeren. Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg. 7. sér. t. 36, No. 6.
1904. —, Beitrag zur Kenntnis der Monoblepharideen. Ebenda. 8. sér. t. 16, No. 4.
1909. Yamanouchi, S., Mitosis in *Fucus*. The bot. gaz. **47**, 174—197.

Figurenerklärung.

Die Figuren wurden mit Hilfe Zeißscher Apochromate und Compensationsokulare und des Abbeschen Zeichenapparates teils nach lebenden Objekten, teils nach gefärbten Schnittpräparaten entworfen.

In allen Figuren bedeutet:

an = Antheridium.

ascg = Ascogon.

tr = Trichogyne.

asc = Ascogonanlage.

h = Hüllhyphe.

ascg. h. = ascogene Hyphe.

a = Ascus, a₁, a₂, a₄, a₈, 1-, 2-, 4-, 8kerniger Ascus.

spo = Spore.

h = Haken (st = Stiel, sp = Spitze, bo = Bogen).

pa = Paraphyse.

d = degenerierender Kern.

Figurenerklärung.

Tafel I bis VI.

Fig. 1. Junge Ascogonanlage. Einige Äste gabeln sich zum dritten Male. Zeichnung nach lebendem Material. Die Lage der Hyphen ist durch die Präparation verändert. Vergr. 1080.

Fig. 2. Etwas ältere Ascogonanlage, in die bereits die antheridienbildenden Äste eingewachsen sind. ♂ Tragast des Antheridiensystems, ♀ Tragast des Ascogonsystems. Vergr. 1080.

Fig. 3 u. 4. Antheridienast ana wächst in eine ascogonbildende Gabel asc. ein. ana in Fig. 3 einfach, in Fig. 4 gegabelt. Vergr. 1080.

Fig. 5. Junge Fruchtkörperanlage. Männlicher (♂) und weiblicher (♀) Ast entspringen nahe beieinander. Antheridienast ana hat bereits links ein Antheridium abgeschnitten. Rechts fehlt die Trennungswand noch. Ascogonanlage asc. mit deutlicher Trichogynspitze, die aber noch nicht abgegrenzt ist. Vergr. 1080.

Fig. 6. Fruchtkörper kurz vor der Befruchtung. ♂ männlicher, ♀ weiblicher Ast. Der männliche ist bis zum Antheridium an zu verfolgen. Die ersten Hülfhyphen h wachsen aus. Vergr. 1080.

Fig. 7. Sexualorganpaar kurz vor der Reife. Man beachte die Zellen, denen die Sexualorgane aufsitzen. Vergr. 1080.

Fig. 8. Antheridium, dem die Trichogynen dreier Ascogone anliegen. Vergr. 1080.

Fig. 9. Stück eines Querschnittes durch einen reifen Fruchtkörper. Vergr. 2140.

Fig. 10. Ascogonanlage (ähnlich denen in Fig. 2) mit Kernen. Vergr. 2140.

Fig. 11. Schnitt durch ein Sexualorganpaar. Vergr. 1750.

Fig. 12—14. Verschiedene Stadien der Degeneration von Ascogonkernen. Vergr. 1750.

Fig. 15—17. Sexualorganpaare kurz vor der Befruchtung. Vergr. 1750.

Fig. 18 u. 19. Öffnung in den Wänden zwischen Antheridium und Trichogyne. Vergr. 1750.

Fig. 20. Wand zwischen Trichogyne und Ascogon gelöst. Vergr. 2140.

Fig. 21 a u. b. Sexualorganpaar nach der Kopulation. Antheridium fast leer, Ascogon mit Kernpaaren. Die Verbindung der Trichogyne tr Fig. 21 a mit dem Antheridium zeigt Fig. 21 b bei tr. Mit demselben Antheridium stand die Trichogyne tr₁ in Verbindung. Vergr. 2140.

Fig. 22—24. Junge ascogene Hyphen mit Kernpaaren. Vergr. Fig. 22, 23, 24, 1750.

Fig. 25. Kernpaare aus einem teilweise entleerten Ascogon. Vergr. 1750.

Fig. 26—29. Ältere ascogene Hyphen, z. T. mit mehreren Doppelkernen. Vergr. Fig. 26 2140. Fig. 27—29 1750.

Fig. 30. Schnitt durch ein Ascogon, das schon mehrere ascogene Hyphen gebildet hatte, von denen zufällig keine getroffen ist. Besonders klare Doppelkerne. Vergr. 1750.

Fig. 31. Sexualorganpaar. Trichogyne tr. in Verbindung mit dem Antheridium an. Antheridium leer, Ascogon mit wenigen Kernpaaren. Die übrigen sind bereits in die ascogenen Hyphen ascg. h. eingewandert. Vergr. 1300.

Fig. 32—34. Ascogone mit älteren, noch ungeteilten ascogenen Hyphen, die Kernpaare enthalten. Vergr. 1750.

Fig. 35—36. Ascogene Hyphen quergeteilt. Ihre Zellen, die mit einem oder mehreren Kernpaaren versehen sind, wachsen zum Teil bereits seitlich aus. Vergr. 1750.

Fig. 37—39. Gekrümmte Enden quergeteilter ascogener Hyphen, deren Zellen z. T. schon seitlich ausgewachsen sind und kurz vor der Hakenbildung stehen (vgl. Fig. 54, 55). Vergr. 1750.

Fig. 40. Ascogene Hyphe, deren Ende sich verjüngt hat. In der Endzelle zwei kleine Kerne (vgl. Fig. 38 u. 39). Vergr. 1750.

Fig. 41—43. Kernpaarteilung in noch nicht quergeteilten ascogenen Hyphen. Vergr. 1750.

Fig. 44—53. Verschiedene Stadien des Hakenbildungsprozesses. In Fig. 44 seitlicher Auswuchs einer zweikernigen Zelle einer ascogenen Hyphe, in Fig. 53 der fertige Haken. Man vergleiche die Kernteilungsbilder Fig. 48—51 mit Fig. 41—43. Vergr. 1750.

Fig. 54—56. Fertige Haken. Vergr. 1750.

Fig. 57—59. Verschiedene Phasen der Kopulation der Hakenspitze mit dem Hakenstiel und des Auswachsens der Hakenspitze. Vergr. 1750.

Fig. 60. Spitzkern eines Hakens ist in den Stiel gewandert. Vergr. 1750.

Fig. 61—66. Verschiedene Phasen der Verschmelzung des Kernpaares im Hakenbogen zum primären Ascuskern (vgl. auch Fig. 58, 57, 59, 60). Vergr. 1750.

Fig. 67—68. Verschiedengestaltige ascogene Hyphen aus der sog. »subhymenialen Schicht«, die teilweise schon junge Asci gebildet haben. Das Paraphysen bildende Gewebe ist fortgelassen. Vergr. 1750.

Fig. 69. Ascus, der einem Doppelhaken (h, h) aufsitzt. Vergr. 1750.

Fig. 70—77. Komplizierte Hakensysteme, deren Entwicklung man sich auf Grund des Schemas Textfig. 6 klar machen möge. Näher erläutert werden im Text: Fig. 75 (vgl. Textfig. 7), Fig. 70 (vgl. Textfig. 8), Fig. 73 (vgl. Textfig. 9) und Fig. 76 (Textfig. 6 e, f², g², h²). Vergr. 1750.

Fig. 78—91. Einkernige Asci. Fig. 80—82 Synapsis, Fig. 87—91 Diakinese. Vergr. Fig. 80 und 82 2140, die übrigen Fig. 1750.

Fig. 92—99. Verschiedene Phasen der Teilung des primären Ascuskerns. Vergr. Fig. 94 und 95 2140, die übrigen Fig. 1750.

Fig. 100—104. Zweikernige Asci. Die Kerne wachsen allmählich heran. Der vom primären Ascuskern herrührende Nucleolus verschwindet. Vergr. 1750.

Fig. 105—110. Zweite Kernteilung im Ascus. Vergr. Fig. 105—108 2140, Fig. 109 und 110 1750.

Fig. 111—112. Vierkerniger Ascus. Vergr. 1750.

Fig. 113—117. Dritte Kernteilung im Ascus. Vergr. 1750.

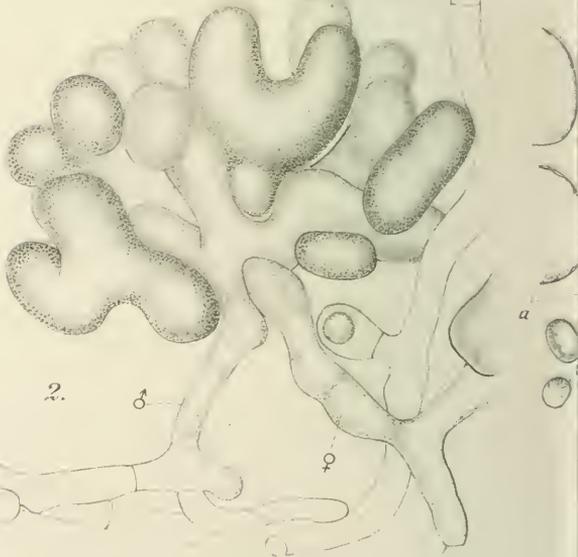
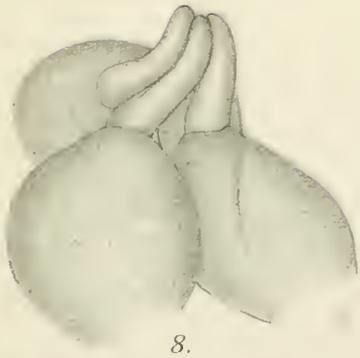
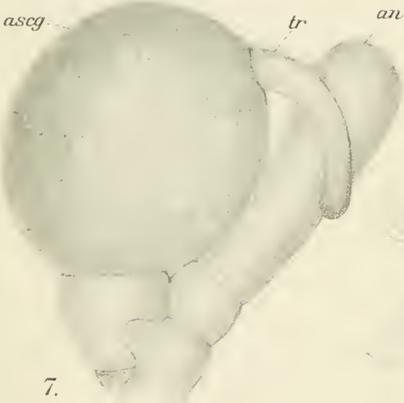
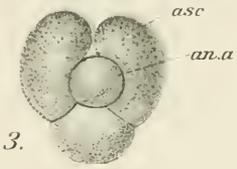
Fig. 118—121. Achtkerniger Ascus. Vergr. 1750.

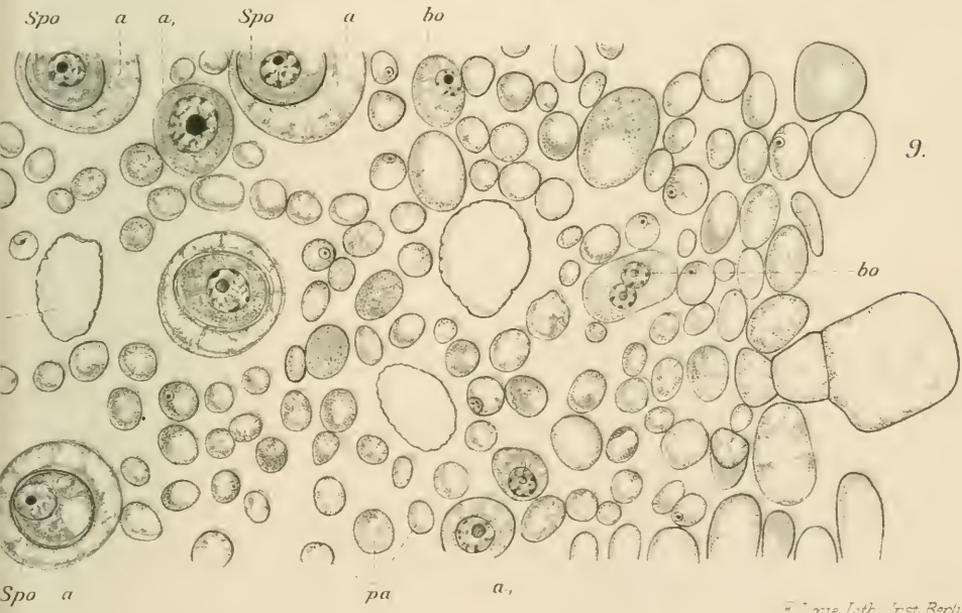
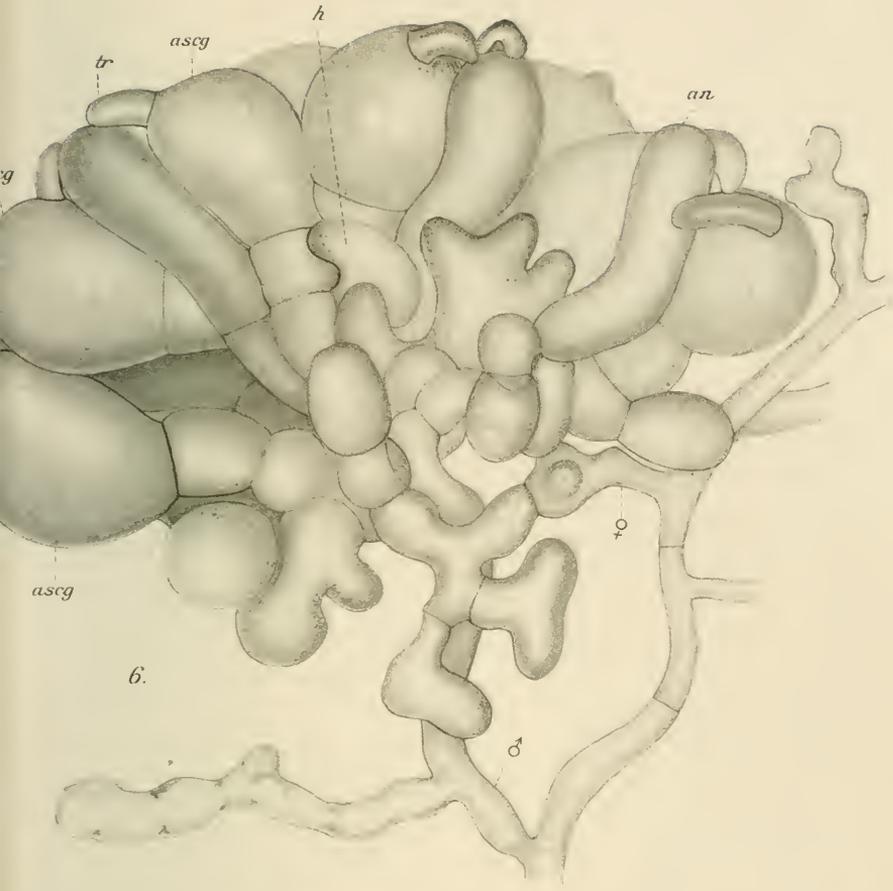
Fig. 122. Ascus beim Beginn der Sporenbildung. Vergr. 1750.

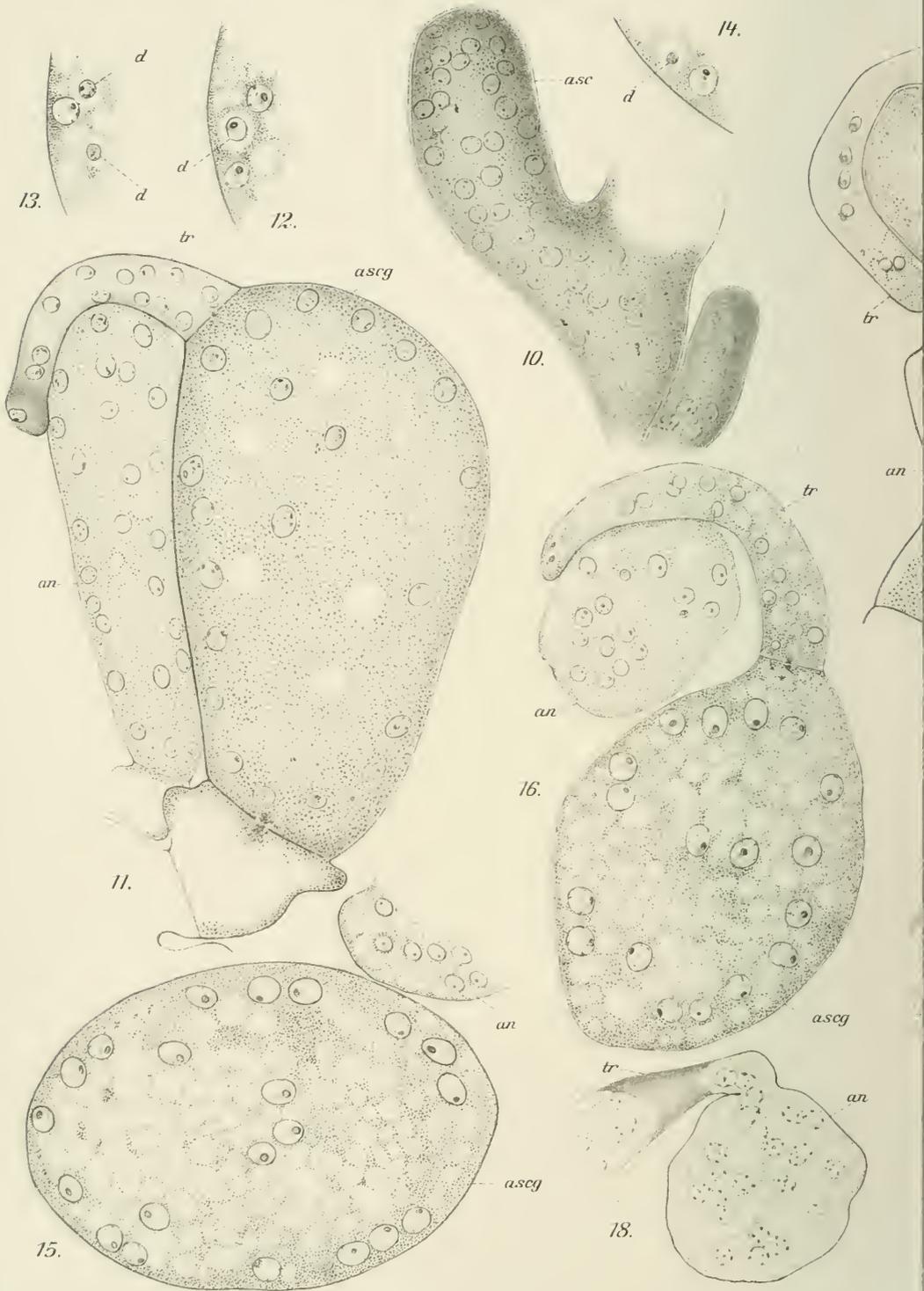
Fig. 123—129. Asci mit Sporen verschiedenen Alters. Vergr. Fig. 123—128 1750, Fig. 129 2140.

Berlin NW 7, Dorotheenstr. 6^I, 15. April 1911.









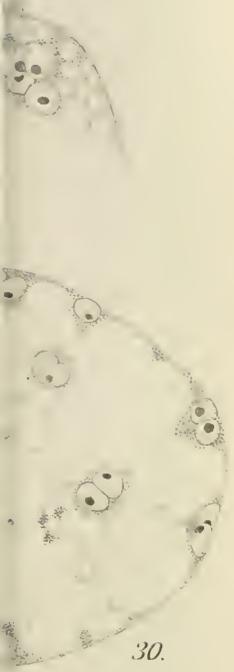




34.



30.



32.



35.

p

ascg.h

36.

ascg.h

ascg

38.

40.

65.

66.

64.

41.

42.

43.

37.

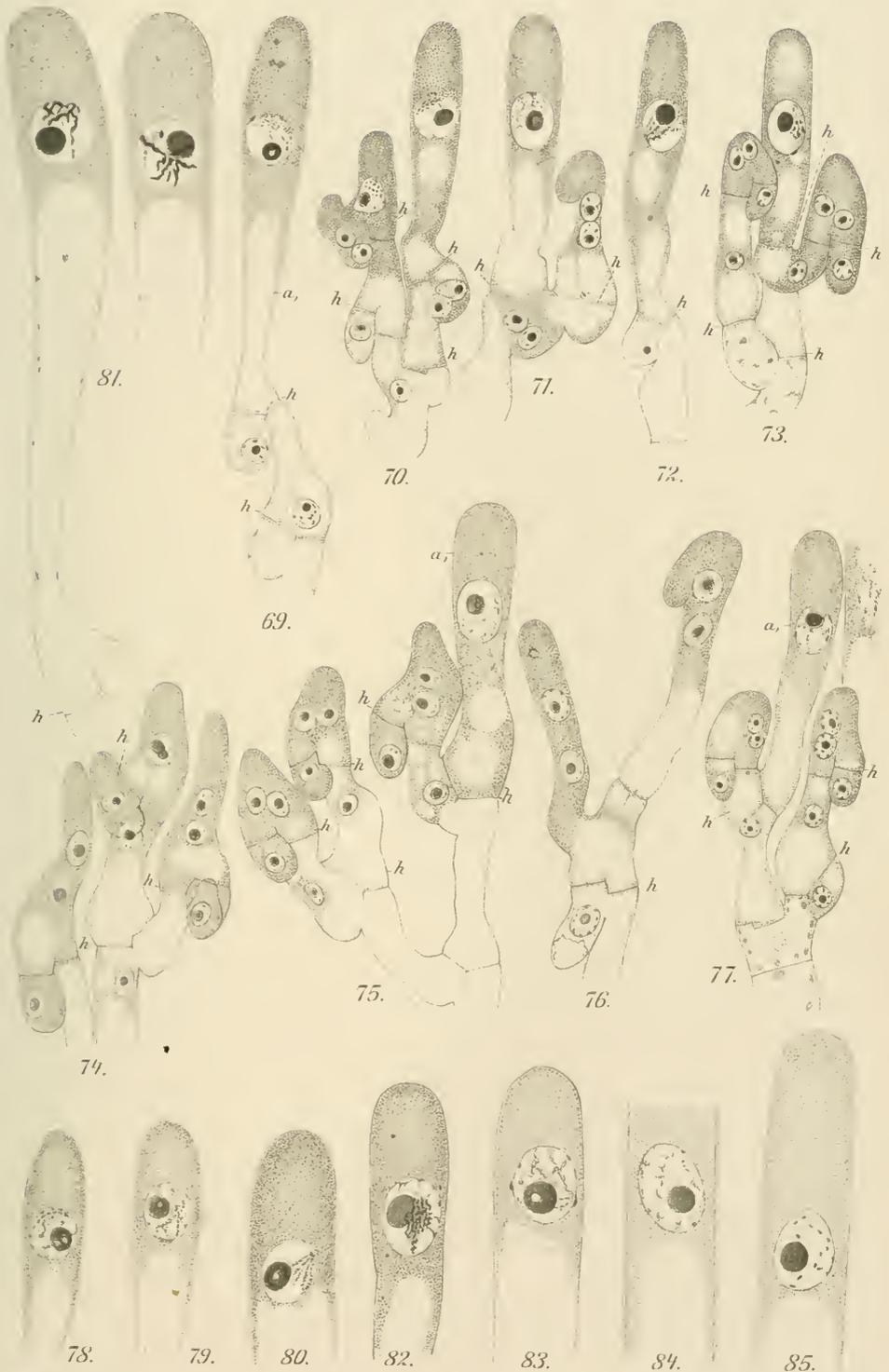
ascg.h

39.

ascg.h

ascg.h







86.



88.



87.

89.



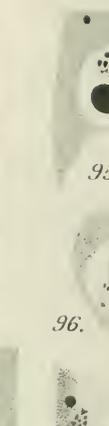
90.

91.



92.

94.



95.

96.

97.



98.



99.



100.



101.



102.



103.



104.



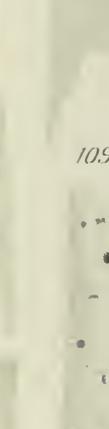
105.



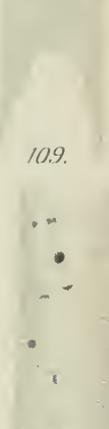
106.



107.



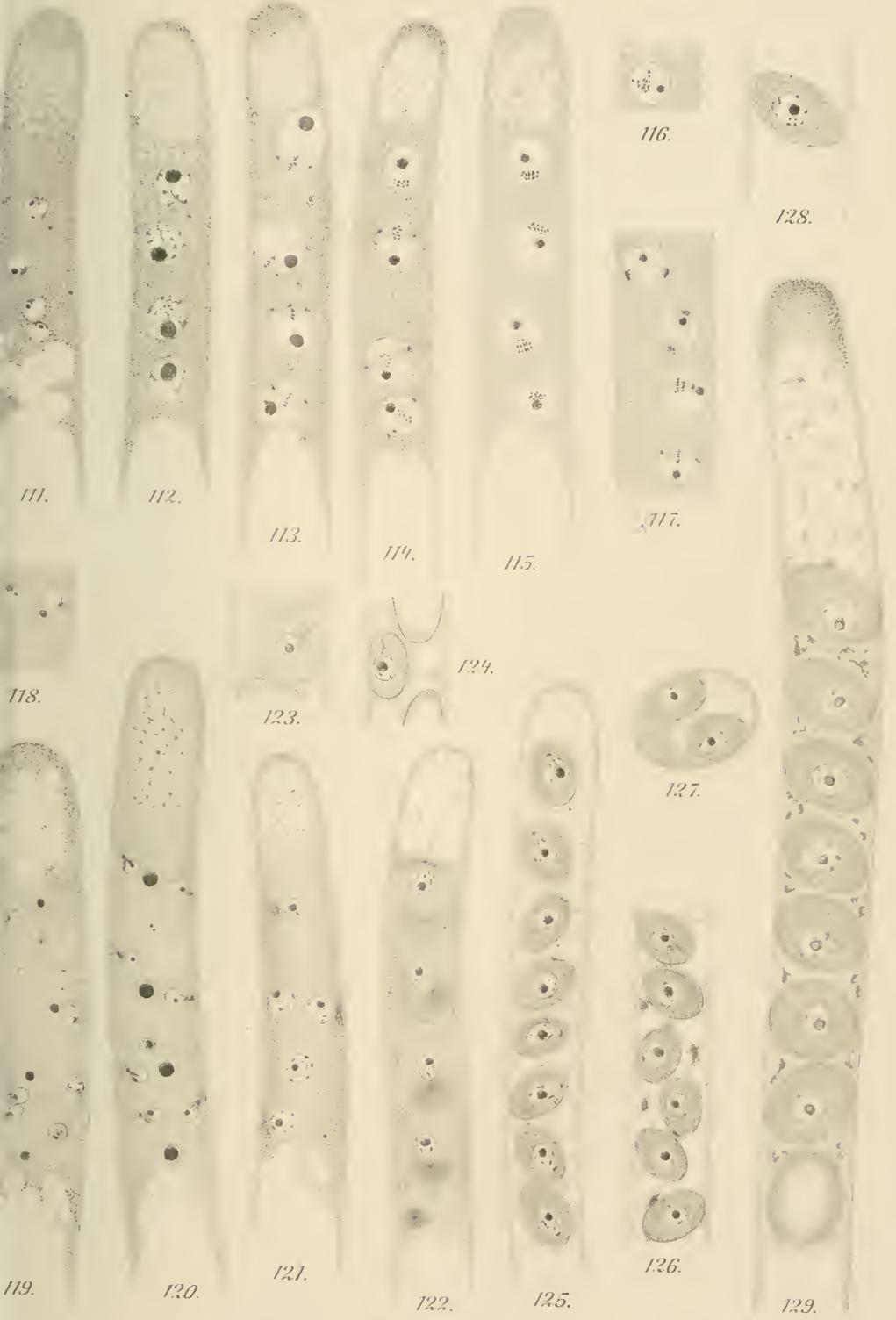
108.



109.



110.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Claussen [Claußen] P.

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. 1-64](#)