

Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I. II.

Von

Hans Kniep.

Mit Tafel II—V und 1 Textfigur.

I. Die Entwicklungsgeschichte von *Hypochnus terrestris* nov. spec. .

Einleitung.

Die neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an den höheren Pilzen haben, wie bekannt, im wesentlichen die alte de Barysche Auffassung von der Sexualität dieser Pilze bestätigt und neu begründet und die Lehre Brefelds als irrig erwiesen. Vor allem hat die cytologische Forschung der letzten Jahre wichtige Ergänzungen gebracht. Seitdem man das Verhalten der Kerne als wesentliches Kriterium der Sexualität erkannt hat, hat man diesen besondere Aufmerksamkeit zugewandt und geschlechtliche Fortpflanzung auch bei solchen Formen konstatiert, bei denen sich eigentliche Geschlechtsapparate nur noch in ganz reduzierter Form nachweisen lassen (Uredineen vergl. Blackman, Christman u. a., Ustilagineen vergl. Rawitscher).

Eine eigenartige Erscheinung, die sich bei allen Eumyceten mit Ausnahme der niederen Ascomyceten findet, bei anderen Pflanzen dagegen nicht in dieser Weise vorkommt, ist das Auftreten von Kernpaaren. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich bei diesem Auftreten sich konjugiert teilender Kerne in den ascogenen Hyphen von *Pyronema*, in dem aus den Aecidiosporen hervorgehenden Mycel der Uredineen, in den Rhizomorphen und dem Hut der Agaricineen usw. um homologe Erscheinungen handelt, welche uns für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Verhältnisse wichtige Anhaltspunkte

geben. Schon aus diesem Grunde hat es Interesse, den Ursprung und das Schicksal dieser Kernpaare kennen zu lernen. Unter Hinweis auf die soeben erwähnten Arbeiten, und auf Guillermonds neueste zusammenfassende Darstellung (1913), wo die weitere Literatur über den Gegenstand angegeben ist, sei hier nur hervorgehoben, daß sowohl bei Ascomyceten, als bei Uredineen und Ustilagineen die Kernpaare dadurch zustande kommen, daß Zellen miteinander in Kommunikation treten und ihre Kerne sich zu Paaren anordnen. Im einfachsten Falle, der jedoch nicht den primitivsten Typus zu repräsentieren braucht, handelt es sich um zwei einkernige Zellen, und es entsteht ein einziges Kernpaar. Die Zelle, welche es enthält, wird dann für die Paarkerngeneration des Pilzes der Ausgangspunkt. Obwohl exakte Chromosomenzählungen wegen der Kleinheit der Objekte in der Mehrzahl der Fälle nicht vorgenommen werden können, so haben wir doch berechtigten Grund zu der Annahme, daß jeder Paarkern die haploide Chromosomenzahl enthält. Das endliche Schicksal der Kernpaare ist ihre Verschmelzung zu diploiden Kernen. Sie ist außer bei den genannten drei Pilzgruppen auch bei den höheren Basidiomyceten nachgewiesen (Dangeard, Maire, Ruhland, Fries). Hier findet sie bekanntlich in der Basidie statt. Der Verschmelzungskern (sekundärer Basidienkern) tritt sehr bald in heterotypische Teilung ein, der die homöotypische auf dem Fuße folgt. Die entstehenden vier Kerne, welche in die inzwischen angelegten Basidiosporen wandern, sind also wieder haploid.

Während wir sonach über das Schicksal der Paarkerne bei den höheren Basidiomyceten gut unterrichtet sind, ist deren Herkunft nicht näher bekannt. M. W. liegt nur eine einzige Arbeit vor, die spezieller auf diese Frage eingeht (Miß Nichols, 1904). Da die Verf. indessen nur hochorganisierte Autobasidiomyceten (Agaricaceen, Polyporaceen und Gasteromyceten) in den Kreis ihrer Untersuchungen gezogen hat und die Corticieen, zu denen *Hypochnus* gehört, nur ganz beiläufig berührt, so soll darauf erst im II. Teile dieser Arbeit eingegangen werden. Es handelte sich für mich darum, zunächst einmal die vollständige Entwicklungsgeschichte einer einfach organisierten Form festzustellen, und dazu erwies sich *Hypochnus* als geeignet.

Methodik.

Um über die entscheidenden Entwicklungsstadien jederzeit zu verfügen, habe ich zunächst versucht, den Pilz zu kultivieren. Wenn es gelingt, die Basidiosporen zur Keimung zu bringen, so ist es meist mit keinerlei Schwierigkeiten verbunden, absolute Reinkulturen zu erhalten. Eine große Anzahl von Basidiomycetensporen keimen allerdings nicht auf den gewöhnlichen Nährsubstraten¹. Wenn sich dann die geeigneten Keimungsbedingungen nicht ausfindig machen lassen, so ist man darauf angewiesen, Kulturen aus eingesammeltem Mycel oder aus dem Fruchtkörpergewebe zu gewinnen. Da indessen die Sporen des von mir untersuchten *Hypochnus* auf Peptonzucker-Agar (2% Agar-Agar, 1% Pepton [Witte], 3% Rohrzucker) gut keimten, so konnte ich davon absehen, anderes Ausgangsmaterial zu verwenden.

Will man die Basidiosporen und die ersten Keimungsstadien cytologisch untersuchen, so kann man am einfachsten so verfahren, daß man die Sporen auf sterilen Nähragar aussät, der in dünner Schicht auf Objektträger aufgestrichen ist. Am zweckmäßigsten geschieht das Aussäen in der Weise, daß man ein Stück Hymenium an der Innenfläche des Deckels einer Petrischale mit etwas Gelatine oder Agar anklebt und den Objektträger so in die Schale legt, daß die Agarschicht sich direkt unter dem Hymenium befindet. Um das Eintrocknen des Agars zu verhüten, wird das ganze in einen feuchten Raum gebracht. Nach kurzer Zeit ist der Agar mit Sporen besät. Je nachdem man eine dichtere oder weniger dichte Aussaat haben will, entfernt man das Hymenium früher oder später.

Für die Untersuchung der Sporen und jungen Keimlinge ist diese Methode sehr geeignet und vor allem deshalb bequem, weil man das Einbetten erspart. Man kann den Objektträger mit der Agarschicht in die Fixierflüssigkeit tauchen, dann nach dem Auswaschen färben und durch Alkohol und Xylol in Kanadabalsam überführen. Um ein Abschwimmen der Agar-

¹) Das gilt nach meinen Beobachtungen z. B. für *Lycoperdon*, *Geaster*, *Lactarius*, *Clavulina*, *Tremellodon* u. a. Vergl. darüber auch die Angaben von Duggar (1901), Ferguson (1902), Lyman (1906), Fuchs (1911) und Cool (1912).

schicht zu vermeiden, darf man sie nicht zu dick auftragen (vergl. Rawitscher, 1912); unter Umständen ist es zweckmäßig, den Objektträger vorher mit einer ganz dünnen Schicht Hühnereiweiß zu bestreichen, das koaguliert wird (vergl. Nichols, 1904, S. 34). Für das Studium etwas älterer Keimungsstadien ist die Methode nicht zu empfehlen. Sobald nämlich die jungen Mycelien in den Agar eindringen, werden die Färbungen zu ungleichmäßig, und dadurch wird die Untersuchung sehr erschwert. Dann führen zwei andere Wege besser zum Ziele. Einmal Mikrotomschnitte, mit denen man, selbst wenn sie $25\ \mu$ dick sind, noch sehr schöne, gleichmäßige Färbungen erhalten kann. Ich ging dabei ebenfalls von Agarkulturen aus. Der Agar wurde in Petrischalen ausgegossen. Nach der Sterilisation wurde dann an der Innenseite des Deckels ein Stück des Hymeniums angeklebt. Dabei ist, um Infektion zu verhüten, die Schale umzukehren, so daß Außenseite des Deckels und Oberfläche der Agarschicht nach unten gewandt sind. Zu achten ist auch darauf, daß die Oberfläche des Agars nicht mit Wasser bedeckt ist, welches beim Umkehren der Schale auf den Deckel gelangt und nachher wieder zurückfließen kann. Das Hymenium enthält natürlich immer zahlreiche Keime, die so auf den Agar gelangen könnten.

Sind genügend Sporen ausgestreut, so ist die Schale umgekehrt aufzustellen und das Hymenium tunlichst zu entfernen. Bei Beachtung dieser, für den Bakteriologen kaum erwähnenswerten Vorsichtsmaßregeln erhält man leicht Reinkulturen des Pilzes. Sind die gewünschten Entwicklungsstadien erreicht, so wird der Agar in Würfel geschnitten und fixiert.

Zur Fixation verwandte ich mit bestem Erfolge das schwächere Flemmingsche Gemisch. Um das Eindringen der Flüssigkeit in die Würfel zu beschleunigen, ist es zweckmäßig, vorsichtig zu schütteln. Ich fixierte nur selten länger als 20 Minuten. Schwärzungen traten in dieser kurzen Zeit nicht auf. Die Einbettung in Paraffin geschah unter Vermeidung von Xylol durch Vermittlung von eingedicktem Zedernholzöl nach der Vorschrift von Ruhland (1901). Die Methode hat den Vorzug, daß das Einbetten sehr schnell geht, und daß man die Objekte nur kurze Zeit der hohen Temperatur des Thermostaten aussetzen braucht.

Bequemer als das eben beschriebene Verfahren ist ein anderes, bei welchem das Einbetten erspart wird. Die Kultur geschieht in derselben Weise, nur mit dem Unterschied, daß an Stelle der mehrere mm dicken Agarschicht eine ganz dünne, möglichst einen Bruchteil eines mm betragende gegossen wird. Nachdem der Pilz das geeignete Entwicklungsstadium erreicht hat, wird die Agarhaut am besten nach zuvor erfolgtem Aufgießen von Wasser, von dem Schalenboden mit Hilfe eines weichen Pinsels abgelöst und in Stücke von geeigneter Größe geschnitten. Diese Stücke werden fixiert, ausgewaschen, in toto gefärbt und unter Vermittlung der üblichen Alkoholstufen (30, 50, 70, 90, 100 %) und von Xylol in Kanadabalsam übergeführt. Das Übertragen in die verschiedenen Alkohole usw. geschieht am zweckmäßigsten mit Hilfe von kleinen Einsatzschalen, deren Boden durchlöchert ist. Wenn die Agarhäute nicht zu dick sind, kann man so sehr gut gefärbte, übersichtliche Präparate erhalten.

Vorstehendes gilt nur für die Untersuchung von Mycelien. Um die verschiedenen Entwicklungsstadien der Basidien zu untersuchen, sind natürlich Querschnitte durch das Hymenium unerläßlich. Bei der Zartheit des Hymeniums und der Hinfälligkeit der Sporen muß das Einbetten mit größter Sorgfalt erfolgen.

Für die Kernfärbung erwies sich bei weitem am geeignetsten das Heidenhainsche Eisenalaun-Hämatoxylin. Es färbt zwar den Agar mit, doch wird dieser im Eisenalaun entfärbt, ehe die Kerne genügend differenziert sind. Nachgefärbt wurde mit Eosin in Nelkenöl oder einem Gemisch von Eosin und Lichtgrün in Nelkenöl. Man erhält im letzteren Fall hellrot gefärbtes Plasma und leuchtend grün gefärbte Membranen. In den meisten Fällen war jedoch eine Nachfärbung überflüssig.

Gelatinekulturen in gleicher Weise wie die Agarkulturen zu verwenden, ist nicht möglich; einmal deshalb nicht, weil viele Pilzmycelien die Gelatine verflüssigen; außerdem wird die Gelatine durch das Hämatoxylin tiefschwarz gefärbt und entfärbt sich beim Differenzieren erst dann, wenn Plasma und Kerne längst entfärbt sind. — Handelt es sich nur darum, Reinkulturen zu erhalten, so sind dagegen Gelatineplatten sehr zweckmäßig.

Falls sich trotz aller Vorbeugungen eine Bakterienkolonie entwickeln sollte, so ist damit die Pilzkultur noch nicht verloren, da die Bakterienkolonien sich auf der Gelatineplatte nur langsam ausbreiten, während sie den mit einer dünnen Flüssigkeitsschicht bedeckten Agar oft schnell überziehen. Ich habe außerdem gefunden, daß die Pilzsporen auf Gelatine schneller auskeimen und die Keimschläuche schneller wachsen als auf Agar, obwohl in beiden Fällen dieselben Nährstoffe zugegeben waren. Ob der Agar, der übrigens von verschiedenen Bezugsquellen stammte, irgendeinen Stoff enthält, der die Keimung verlangsamt, vermag ich nicht anzugeben¹. Das Wasser, in dem der Agar eingequollen war, gab jedenfalls bei Zusatz von AgNO_3 -Lösung keine Spur eines Niederschlags, was immerhin ein Beweis dafür ist, daß der Agar gut gereinigt war. Ich bin der Frage nicht weiter nachgegangen, weil sie für den speziellen Zweck, den ich verfolgte, kein besonderes Interesse hat.

Untersuchungsergebnisse.

Im Herbst und Winter 1912 trat im Neuhofer Wald bei Straßburg in sehr großen Mengen eine *Hypochnus*art auf. Das Mycel vegetierte auf der feuchten Erde, namentlich auf den kleinen Erdhaufen, die durch Regenwürmer ausgeworfen worden waren, ferner auf Moosen, abgefallenen Blättern, toten Ästen usw. Basidien wurden sehr reichlich, teils in lockeren, teils in ziemlich dichten Hymenien gebildet.

Die Pilzgruppe der *Corticieen*, zu der *Hypochnus* gehört, ist systematisch erst sehr mangelhaft untersucht. Zweifellos ist die Zahl der Arten viel größer, als in den Floren und größeren systematischen Werken angegeben ist. Dafür spricht wenigstens der Umstand, daß ich mehrere Arten gefunden habe, auf die keine der bisher veröffentlichten Diagnosen stimmt. Allerdings sind letztere vielfach sehr unvollständig und lückenhaft (um nicht zu sagen wertlos), so daß es häufig unmöglich ist, einen Pilz zu identifizieren. Wichtige Merkmale, wie Länge und Breite der Sporen usw., sind oft gar nicht angegeben.

¹) Für viele Hymenomycetensporen geht dieser Unterschied so weit, daß sie auf Gelatine sehr schnell keimen und Mycelien entwickeln, auf Agar mit demselben Nährstoffgehalt dagegen gar nicht oder nur ganz vereinzelt keimen.

Die von mir untersuchte Art ist mit *Hypochnus centrifugus* Tul. und *H. serus* Fr. nahe verwandt. Ehe ich das Ergebnis der Untersuchungen mitteile, erscheint es mir nicht überflüssig, eine Beschreibung des Pilzes zu geben:

Mycelium reinweiß, spinnwebig-schimmelig, weit ausgebreitet; Moose, faulende Blätter, tote, am Boden liegende Äste, Erde usw. überziehend. Hyphen $4,8-5,7\mu$ breit; Zellen zweikernig. Schnallen kommen vor, sind jedoch nicht so häufig wie bei *H. centrifugus*. Sklerotien werden nicht gebildet. Hymenium weiß, locker bis dicht, fein gekräuselt. Basidienstände kandelaberförmig (s.

Textfig. 1): von einem Hauptast entspringen mehrere Seitenzweige, die alle in etwa gleicher Höhe mit Basidien endigen. Endborsten (Cystiden) nicht vorhanden. Basidien keulenförmig, am Ursprung der Sterigmen $7-9\mu$ breit. Sterigmen 4, etwas gebogen, schräg aufsteigend (gespreizt). Basidiosporen farblos, ohne Öltropfen, länglich-elliptisch, $10-13\mu$ lang, $4-6\mu$ breit. Membran glatt, farblos. Bei der Keimung entstehen meist an der Spitze und an der Basis (an der Ansatzstelle des Sterigmas) je ein Keimschlauch. Beide Keimschläuche werden bei Kultur auf

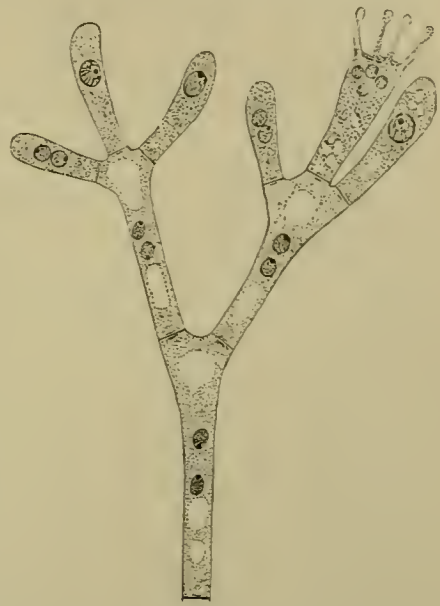


Fig. 1. Kandelaberförmiger Basidienstand von *Hypochnus terrestris*. Halbschematisch. Vergr. 330.

Agar- oder Gelatineplatten gewöhnlich ziemlich lang, ehe sie sich verzweigen. In Objektträgerkulturen, bei denen die Agarschicht sehr dünn ist, sieht man jedoch oft schon frühzeitig viele Seitenzweige nach den verschiedensten Richtungen auftreten. — Ich will den Pilz, da er auf dem Boden wächst, *Hypochnus terrestris* nennen.

Ich gehe nun zur Schilderung der Entwicklungsgeschichte des Pilzes über. Anknüpfend an Dinge, die bei anderen Hymenomyceten schon untersucht sind und sich bei *Hypochnus terrestris* im Prinzip ebenso verhalten, beginne ich mit der Besprechung der Basidienentwicklung. Die Zellfäden, an deren Enden die Basidien gebildet werden, bestehen aus zweikernigen

Zellen. Meist liegen die beiden, ziemlich kleinen Kerne nicht sehr weit voneinander entfernt. Wie das für Basidiomycetenkerne charakteristisch ist, liegt der Nukleolus in der peripheren Region der fein gekörneltten Kernmasse. Meist ist er von einem schmalen weißen Hof umgeben, der die Folge einer bei der Fixation stattfindenden Kontraktion sein dürfte. Die ganz jungen Basidien unterscheiden sich von den darunterliegenden Tragzellen kaum. Würden sie nicht durch ihre Lage als Endzellen der Kandelaberäste verraten, so wäre es schwer, sie in diesem Stadium zu erkennen. Der einzige Unterschied ist vielleicht der, daß sie von vornherein etwas inhaltreicher, d. h. ärmer an Vakuolen sind. Sehr bald machen sich jedoch weitere Unterschiede geltend, so vor allem das starke Anwachsen der beiden Kerne. Sowohl die eigentliche Kernsubstanz, als auch die Nukleoli nehmen beträchtlich an Masse zu. Gleichzeitig vergrößert sich die Zelle und schwillt an der Spitze etwas an. Fig. 1, Taf. II zeigt eine Basidie mit den 2 Kernen in diesem Stadium. Die beiden Kerne verschmelzen alsbald zum sekundären Basidienkern (Fig. 2). Da man Verschmelzungsstadien und sekundäre Kerne mit zwei Nukleolen in den Präparaten nicht allzu häufig antrifft, so scheint die Vereinigung der Kernmassen und der Kernkörperchen ziemlich schnell vor sich zu gehen. Beiläufig sei bemerkt, daß bei *Hypochnus terrestris* in ein und demselben Hymenium alle Entwicklungsstadien der Basidien, von den jüngsten bis zu den voll ausgebildeten, zu finden sind. Es existieren also hier nicht jene korrelativen Beziehungen, als deren Folge es bei Hutpilzen (z. B. *Coprinus*) anzusehen ist, daß wir die Basidien des ganzen Hutes in annähernd dem gleichen Entwicklungsstadium antreffen.

Der sekundäre Kern liegt gewöhnlich in der Mitte der Basidie oder im oberen Teile von deren basaler Hälfte (Fig. 3, Taf. II). Mit dem fortschreitenden Wachstum der Basidie hält die Vermehrung des Plasmas im allgemeinen nicht ganz Schritt. Die Hauptmasse des Plasmas sammelt sich oft in der apikalen Region an, während an der Basis größere Vakuolen auftreten (vergl. Fig. 4, 9, 11, 13, Taf. II), doch gibt es von dieser Regel viele Ausnahmen. Der sekundäre Kern läßt bald Anzeichen der heterotypischen Teilung erkennen. Die für das Synapsis-

stadium charakteristische Zusammenballung des Chromatins wird sichtbar (Fig. 4), dann folgt das postsynaptische Spirem (Fig. 5). Dieses Stadium währt anscheinend lange, da man es sehr häufig antrifft. Kurz ehe die letzten Vorbereitungen zur Teilung stattfinden, wandert der Kern nach dem apikalen Pol der Basidie. Hier wird auch das der Diakinese entsprechende Stadium durchlaufen. Typische Diakinesebilder, wie sie für höhere Pflanzen bekannt sind, sind mir allerdings nicht zu Gesicht gekommen. Trotzdem zweifle ich nicht, daß die in Fig. 6 und 7 (Taf. II) wiedergegebenen Stadien etwa der Diakinese entsprechen. Das Chromatin hat sich hier zu ziemlich kleinen, stark gefärbten Körpern zusammengeballt, die wohl als Chromosomen anzusehen sind. Sie rücken später einander sehr nahe und gruppieren sich zu 4 Paaren, wie Fig. 8 (Taf. II) zeigt. Die Kernmembran ist hier bereits geschwunden, und wir sehen von den Chromosomengruppen feine Stränge ausgehen, die die multipolare Spindel repräsentieren. Als bald wird die Spindel bipolar und die Chromosomen ordnen sich zur Kernplatte an.

Der Nucleolus ist während des Spiremstadiums noch erhalten, verschwindet aber später und ist während der Spindelbildung nicht mehr zu sehen. An beiden Polen der Spindel gewahrt man kleine, schwarze Körperchen, von denen wohl angenommen werden darf, daß es Centrosomen sind. Dies mit Sicherheit zu sagen, ist bei der Kleinheit der Objekte nicht möglich. Aus demselben Grunde ist auch die Zählung der Chromosomen schwierig. Namentlich dann, wenn die Chromosomen in der Äquatorialplatte liegen, ist es meist nicht möglich, zu einem bestimmten Resultat zu kommen. Sind sie in der Wanderung nach den Polen begriffen, so ist das schon leichter, zumal sie in der Regel mit verschiedener Geschwindigkeit zu wandern scheinen oder wenigstens ihre Wanderung nicht gleichzeitig beginnen, so daß man sie über die ganze Spindel verteilt sehen kann. In mehreren Fällen (drei davon sind in Fig. 9, 10 und 11, Taf. II wiedergegeben) habe ich mit Sicherheit acht Chromosomen zählen können. Damit stimmt auch ganz überein, daß wir, wie Fig. 8 zeigt, vor der Anlage der zweipoligen Spindel 4 Paare von Chromosomen finden, und auch in Fig. 7 sind bereits 8 getrennte Körper wahrzunehmen. Wir gehen also

wohl nicht fehl, wenn wir als diploide Chromosomenzahl die Zahl 8 annehmen.

Der ersten (heterotypischen) Teilung folgt die homöotypische auf dem Fuße, wie das ja bei der Reduktionsteilung die Regel ist. Zwei ruhende Kerne kommen anscheinend nicht zur Ausbildung, wenigstens habe ich sie nie angetroffen. Die homöotypischen Spindeln sind kleiner als die heterotypischen, das Chromatin an Masse geringer. Nach den zahlreichen Teilungsfiguren zu urteilen, die ich gesehen habe, scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß die haploide Chromosomenzahl 4 ist. Zwar zeigen das nicht alle Bilder so deutlich wie Fig. 12 (wo die beiden Spindelachsen schräg zum Gesichtsfeld verlaufen); ich habe aber kein Bild gefunden, das dieser Deutung widerspräche.

Nachdem die Chromosomen an den Spindelpolen angelangt sind, bilden sich schnell 4 Kerne aus (Fig. 13, Taf. II). Ihr Volumen ist wesentlich kleiner als das des sekundären Basidienkerns; im fertigen Zustande erscheinen sie ziemlich inhaltsarm. Die fast homogene Kernmasse färbt sich meistens nur schwach, der Nucleolus ist nicht sehr groß. Obwohl ihre Bildungsstätte im apikalen Teile der Basidie liegt, so finden sie sich dort stets gleich nach ihrer Ausbildung im mittleren oder basalen Teil. Das kann nur darauf beruhen, daß sie während oder gleich nach ihrer Ausgestaltung basalwärts wandern. In der Entwicklung der Basidie tritt nunmehr eine kurze Ruhepause ein. Darauf beginnt der apikale Pol sich abzuflachen, und alsbald treten die Anlagen der Sterigmen hervor (Fig. 13). Wenn diese ausgewachsen sind und am Ende sich zu Sporen auszustülpfen beginnen, dann wandern die 4 Kerne wieder apikalwärts. Sie nähern sich den Ursprungsstellen der Sterigmen, und je einer wandert dann durch den engen Kanal in die Spore. Mehrfach habe ich Kerne in den Sterigmen angetroffen. Fig. 14 zeigt eine Basidie, bei der ein Kern gerade in ein Sterigma übertreten ist, während die anderen drei ihre Wanderung noch nicht begonnen haben. Die Wanderung scheint gewöhnlich nicht gleichzeitig zu erfolgen. Auch aus Fig. 15 geht hervor, daß ein Kern den anderen vorausgeeilt ist. Die Wanderung beginnt gewöhnlich erst, wenn die Sporen schon eine ansehnliche Größe erlangt haben. In Fig. 16 sehen wir einen Kern,

der gerade in eine, schon recht große Spore einschlüpft. In Fig. 15 hat die Wanderung schon etwas früher begonnen. Um das enge Sterigma passieren zu können, muß der Kern natürlich eine dünne, fadenförmige Gestalt annehmen.

Im ausgebildeten Zustande sind die Sporen stets zweikernig (Fig. 19 und 20, Taf. II). Da ich in der Basidie niemals mehr als 4 Kerne angetroffen habe und da, wie ich soeben erwähnte, in jede Spore nur ein Kern einwandert, so muß die Zweikernigkeit in der Spore durch Teilung des eingewanderten Kerns zustande kommen. Dementsprechend findet man auch öfter Sporen mit einer Mitose. In Fig. 17 und 18 sind solche abgebildet. Die Zweikernigkeit tritt bereits längere Zeit vor dem Abfallen der Sporen auf. Vermutlich teilt sich der Kern sofort, nachdem er eingewandert ist, denn es gelang mir nur nach sehr langem Suchen Sporen mit einem Kern zu finden, also Bilder, wie die schon erwähnte Fig. 15, zu erhalten¹. Möglicherweise kommt es auch vor, daß die ersten Teilungsstadien schon im Sterigma durchlaufen werden, wie Fries (1911) das für *Nidularia* vermutet. Die an sich nicht von der Hand zu weisende Möglichkeit, daß von den vier Basidienkernen in zwei Sporen je zwei wandern, ist ausgeschlossen, da stets vier Sporen normal ausgebildet werden und »blinde«, d. h. kernlose Sporen niemals zur Beobachtung kommen.

Zweikernige Basidiosporen sind an sich nichts merkwürdiges. Verschiedene Fälle ihres Vorkommens sind z. B. von Maire (1902) angegeben worden. So finden sie sich bei *Cantharellus cinereus* Pers., *Camarophyllus virgineus* Wulf., *Hygrophorus agathosmus* Fr., *Lactarius deliciosus* L., *Psalliota campestris* L., *Boletus regius* Krombh. u. v. a. R. E. Fries (1911) fand zweikernige Basidiosporen bei *Nidularia pisiformis* Tul. Cytologische Untersuchungen über die Keimschläuche und die jungen Mycelien, die aus den Sporen dieser Pilze hervorgehen, liegen nicht vor. Es läßt sich daher auch nicht sagen, ob den zwei Kernen in der Spore irgendwelche Bedeutung in der Entwicklungsgeschichte zukommt. Nach Miß Nichols enthalten die Zellen des jungen Mycels von *Hypholoma perplexum* Pk., dessen

¹) Die zwei (tiefer liegenden) Sterigmen dieser Basidie waren an der Basis abgeschnitten.

Basidiosporen ebenfalls zweikernig sind, einen bis vier Kerne. Maire hat die jungen Entwicklungsstadien von *Coprinus radiatus* untersucht. Auch hier sind die Sporen anscheinend zweikernig, das junge Mycel dagegen hat einkernige Zellen. Wenn ich hinzufüge, daß ich bei *Hypholoma fasciculare* ganz ähnliche Verhältnisse fand wie Miß Nichols für die verwandte Art, und daß bei verschiedenen Agaricineen (z. B. *Armillaria mellea*) mit einkernigen Sporen und auch bei anderen Hymenomyceten (z. B. *Stereum hirsutum* und *purpureum*) ebenfalls Mycelien beobachtet wurden, deren Zellen einen Kern oder wenigstens eine unbestimmte Anzahl enthielten, so könnte man wohl der Annahme zuneigen, daß die Kernzahl in den Basidiosporen ganz allgemein in keinerlei Beziehung steht zu der Kernzahl in den Zellen der daraus hervorgehenden Mycelien. Gerade das Verhalten von *Hypochnus terrestris* zeigt aber, daß ein solcher Analogieschluß nicht berechtigt ist. Hier haben nämlich die zwei Kerne in der Spore eine ganz bestimmte Bedeutung: sie sind das erste Kernpaar, das der Kernpaargeneration seinen Ursprung gibt. Einkernige Zellen oder Zellen mit einer unbestimmten, variierenden Kernzahl kommen nämlich im Mycel dieses Pilzes gar nicht vor. Sämtliche Zellen sind zweikernig, von der Spore bis zur jungen Basidie. Dort tritt dann die bekannte Verschmelzung ein, der dann die oben beschriebenen Vorgänge folgen. Ich habe Mycelien in den verschiedensten Altersstadien, rein vegetative und solche mit ganz jungen und alten Basidien untersucht; immer bot sich das gleiche Bild. Die haploide Phase tritt also in der Entwicklung dieses Pilzes gänzlich zurück. Sie beschränkt sich auf die kurze Zeit nach der Einwanderung des Basidienkerns in die Spore und erreicht ihr Ende mit der Teilung dieses Kerns.

Wenn es nach dem Gesagten kaum zweifelhaft ist, daß die zwei Kerne der Mycelzellen echte Paarkerne sind, die sich durch konjugierte Teilung vermehren, so erschien es doch nicht überflüssig, die konjugierte Teilung auch wirklich festzustellen. Vor allem kam es mir darauf an, nachzuweisen, daß die ersten Teilungen, also diejenigen, welche die beiden Sporenkerne bei der Keimung erfahren, konjugierte sind. Das gelang auch.

Im allgemeinen sind Kernteilungen im vegetativen Mycel

nicht häufig; wenn man das Material zu beliebiger Zeit fixiert und dann untersucht, so wird man sicher nur sehr selten welche finden. So habe ich wenigstens beim Durchsuchen meiner zahlreichen Präparate, welche junge Keimungsstadien darstellen, niemals Mitosen gefunden, bis ich mich entschloß, eine Serie von 48 gleichalterigen Objektträgerkulturen herzustellen und von diesen je zwei in Abständen von $\frac{3}{4}$ Stunden von morgens $7\frac{1}{2}$ bis nachts 12 Uhr zu fixieren. Ich fand in diesen Präparaten im ganzen 6 konjugierte Teilungen, und zwar 3 in einem Präparat, das $8\frac{1}{4}$ Uhr, die anderen in einem, das 9 Uhr vormittags fixiert worden war. Die beiden Spindeln liegen stets nahe beieinander, was darauf schließen läßt, daß die Kerne einander nähern, ehe sie in Teilung eintreten; entweder laufen die Spindelachsen parallel oder sie bilden einen spitzen Winkel miteinander. In Fig. 22 und 23 (Taf. III) sind diese ersten entscheidenden konjugierten Teilungen abgebildet. In einem Fall liegen die Spindeln übereinander und kreuzen sich, im anderen liegen sie beide etwa in der Bildebene, miteinander einen spitzen Winkel bildend. Aus beiden Bildern (und auch aus den anderen, hier nicht wiedergegebenen) geht deutlich hervor, daß die Kerne der beiden Tochterpaare jeweils verschiedenen Ursprungs sind, und darauf kommt es ja hier an.

Auf die Chromosomenzahl einen bestimmten Schluß zu ziehen, ist nicht möglich, doch stimmen die Bilder gut mit der Annahme überein, daß vier Chromosomen vorhanden sind, eine Zahl also, die wir mit großer Wahrscheinlichkeit als die haploide erkannt hatten.

Nachdem die vier Kerne ausgebildet sind, rücken sie paarweise voneinander weg, während der Mycelfaden in die Länge wächst. Dann entsteht in der Mitte zwischen beiden Paaren eine Querwand (Fig. 24). Der Übergang vom zwei- zum vierzelligen Stadium vollzieht sich in analoger Weise. Fig. 25 (Taf. III), die in etwas kleinerem Maßstab als die bisher erwähnten Figuren gezeichnet ist, repräsentiert ein Stadium kurz nach der konjugierten Teilung der beiden Kernpaare. Die Tochterkerne haben bereits ihr Ruhestadium erreicht, doch haben sich die neuen Querwände noch nicht angelegt. Die beiden Kernpaare der oberen Zelle sind noch nicht so weit auseinandergerückt wie

die der unteren, längeren; das weist darauf hin, daß in ersterer die Teilungen etwas später eingesetzt haben. Wie aus der Figur ersichtlich, ist hier die Form der beiden, zu einem Paar gehörigen Kerne deutlich verschieden, was wohl ebenfalls als ein Beleg dafür gelten darf, daß sie jeweils verschiedenen Ursprungs sind. Daß in dem Fig. 25 abgebildeten Falle tatsächlich sehr bald, ohne daß noch Kernteilungen vorausgehen, zwei weitere Querswände gebildet worden wären, das beweist der Umstand, daß mehrere Kernpaare in den voll entwickelten Mycelzellen des Pilzes nicht oder doch nur in ganz vereinzelter Ausnahmefällen vorkommen. Wenn wir vier Kerne in einer Zelle finden, so sprechen fast stets alle Anzeichen dafür, daß es sich um ein Stadium kurz nach der konjugierten Teilung handelt.

In der angegebenen Richtung entwickelt sich nun das Mycel weiter. Es treten zahlreiche Verzweigungen auf, auch Anastomosen, die ja bei Pilzen allgemein verbreitet sind; alle Zellen sind zweikernig. Auf einer Agarplatte verbreitet sich das Mycel strahlig nach allen Seiten; die Endzellen sind gewöhnlich ziemlich schmal und lang (Fig. 26), während die älteren Zellen kürzer, dicker und inhaltsärmer zu sein pflegen und größere Kerne enthalten (s. Fig. 28, die bei derselben Vergrößerung gezeichnet ist wie Fig. 26). Hin und wieder kommen Schnallen vor, doch sind sie im allgemeinen nicht häufig. Auch davon, daß die Paarkerne in den Zellen älterer Mycelien sich konjugiert teilen, habe ich mich überzeugt. Fig. 27 zeigt dies. Es ist die Endzelle eines aus einer Basidiospore gezogenen Mycels, das während 5 Monaten vegetativ gewachsen ist. Die Zelle ist sehr lang, hat aber noch nicht das doppelte der durchschnittlichen Länge einer mit zwei ruhenden Kernen versehenen Endzelle erreicht. Während und nach der konjugierten Teilung findet also jedenfalls noch weiteres Längenwachstum statt. Ob das Längenwachstum ein kontinuierliches oder ein periodisches ist, habe ich nicht untersucht, manches spricht dafür, daß letzteres zutrifft.

Die vorstehende Schilderung der Entwicklungsgeschichte von *Hypochnus terrestris* zeigt uns, daß wir es bei diesem Hymenomyceten mit sehr einfachen Verhältnissen zu tun haben.

Während bei *Pyronema* und anderen Ascomyceten, ferner bei den Uredineen und Ustilagineen, soweit darüber Untersuchungen vorliegen, die Kernpaare dadurch zustande kommen, daß einer oder mehrere Kerne von einer Zelle in die andere übertreten, so ist bei *Hypochnus* von alledem nichts zu merken.

Die erwähnten Kernübertritte werden mit vollem Rechte allgemein als Sexualakt angesehen; dieser Sexualprozeß fehlt also bei *Hypochnus*, und insofern liegt hier ein reduzierter Typus vor. Allerdings ist die Reduktion nicht soweit vorgeschritten, daß man überhaupt nicht mehr von Sexualität sprechen könnte. Das wäre meiner Meinung nach deshalb unrichtig, weil ich glaube, daß man mit demselben Rechte, wie man den Kernübertritt von einer Geschlechtszelle in die andere als Geschlechtsvorgang ansieht, auch die Kernverschmelzung in dem jungen Ascus oder der jungen Basidie (die ja zweifellos als homolog zu betrachten sind) als solchen ansprechen muß. Wie ich schon an anderer Stelle (1911) hervorgehoben habe, ist es nicht korrekt, von einem einzigen Geschlechtsakt zu sprechen, da der Sexualprozeß in eine Reihe von Teilvorgängen zerfällt. Sie folgen bei den meisten Pflanzen und Tieren schnell aufeinander und vollziehen sich in ein und derselben Zelle. Bei den erwähnten Pilzen, denen noch eine vollständige Sexualität zukommt, also z. B. *Pyronema*, sind sie dagegen zeitlich und räumlich getrennt. Hier kommt als Novum die Zwischenschaltung jener eigentümlichen Generation hinzu, deren Zellen sich durch das Vorhandensein von Paarkernen auszeichnen. Es verschmelzen infolgedessen im Ascus nicht die eigentlichen Geschlechtskerne miteinander, sondern Deszendenten von diesen. Am eigentlichen Wesen der Sache wird dadurch aber nichts geändert, wenigstens insofern nicht, als die Kernverschmelzung im Ascus, der Teleutospore usw. im Prinzip identisch ist mit der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Sexualkerns etwa im Seeigeelei oder Fucosei. Daran besteht allerdings kein Zweifel, daß die Kerndeszendenten im Laufe der vielfachen Teilungen, die sie erfahren, gewisse Veränderungen erleiden, denn das Medium, in dem sie leben, das Plasma, ist dem Einfluß wechselnder Außenbedingungen ausgesetzt, die natürlich indirekt auch die Kerne beeinflussen

müssen. Doch gehen diese Veränderungen normalerweise jedenfalls nicht so weit, die periodischen Prozesse im Entwicklungsgang, auf die es hier ankommt, zu alterieren. Diese bestehen, wie bekannt, in dem synchronen Verlauf der Kernteilungen eines Kernpaares und der regelmäßigen Gruppierung zweier Kerne verschiedener Herkunft zu einem Paare. Es ist anzunehmen, daß bei diesen Regulationen Kräfte tätig sind, die nicht allein in den Kernen, sondern auch im Plasma ihren Sitz haben.

Von vielen Forschern wird die Kernverschmelzung als die wichtigste Phase des Sexualprozesses angesehen, weil damit erst die Möglichkeit der Amphimixis geschaffen wird. Da wir über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung nichts Sicheres wissen (ganz besonders gilt das für die hier in Frage kommenden Pilze, wo die beiden Sexualkerne ein und demselben Mycel entstammen), so ist es vielleicht müßig, diesen Punkt zu diskutieren. Das eine aber darf wohl hervorgehoben werden: die durch die konjugierten Teilungen verwirklichte Tendenz, stets zwei Kerne verschiedenen Ursprungs voneinander zu trennen, läßt vermuten, daß beide Kerne ihrer inneren Beschaffenheit nach nicht wesensgleich sind, und daß es bei der Kopulation auf die Verschmelzung zweier strukturell voneinander abweichender Kernindividuen ankommt. Sonst wäre wenigstens nicht recht einzusehen, weshalb die Pflanze den immerhin recht komplizierten Apparat der konjugierten Teilung und Erhaltung der Paarung durch viele Kerngenerationen aufgeboden hat¹. Daß solche Verschiedenheiten bei denjenigen homothallischen Asco- und Basidiomyceten, die eine vollständige Sexualität besitzen, von vornherein, also bereits beim Übertritt der Kerne von einer Geschlechtszelle in die andere, vorhanden sind, kann man sich leicht vorstellen. Wenn hier auch männliche und

¹) Anderer Meinung ist W. H. Brown (1910. S. 455), der annimmt, daß die verschmelzenden Kerne gleichartig sein müssen, weil sie demselben Individuum entstammen. Die Tendenz zum Verlust der Sexualorgane bei höheren Pilzen soll nach ihm damit zusammenhängen. Warum bleiben aber auch in diesen Fällen die sich durch konjugierte Teilung vermehrenden Paarkerne und die Kopulation im Ascus und in der Basidie erhalten? Die eine Beobachtung Browns, daß bei *Leotia chlorocephala* ausnahmsweise im Ascus Schwesterkerne verschmelzen, scheint mir für die Beurteilung des ganzen von wenig Belang zu sein.

weibliche Kerne ihre Herkunft schließlich auf einen einzigen, demselben Mycel angehörigen, zurückführen, so durchlaufen ihre jeweiligen Ascendenten doch zu einem Teil ihre Entwicklung in verschiedenen Zellen und sind hier Einflüssen ausgesetzt, die ihre innere Verschiedenheit bedingen könnten. Ich will damit nicht sagen, daß das so sein muß, sondern es nur als denkbar hinstellen.

Bei *Hypochnus terrestris*, dem, wie wir gesehen haben, nur partielle Sexualität zukommt, fällt nun diese Möglichkeit weg. Wenn wir aus obigen Gründen auch hier an der Annahme festhalten, daß die beiden Paarkerne, die in der Basidie verschmelzen, ihrer inneren Struktur nach nicht identisch sind und uns vorzustellen versuchen, woher diese Differenz rührt, so liegt die Vermutung nahe, daß die Verschiedenheit bei der Entstehung der Kernpaare, also bei der Kernteilung in der Basidiospore zustande kommt. Bereits hier würden also zwei ungleichartige Kernindividuen entstehen, die ihre Eigenart während des ganzen Entwicklungsgangs fortdauernd auf ihre Nachkommen übertragen. Es ist aber auch möglich, daß solche Verschiedenheiten zunächst gewissermaßen nur im Keime vorhanden sind und sich im Laufe der fortgesetzten Teilungen weiter entwickeln. Daß sie erst während der letzteren entstehen, ist wenig wahrscheinlich, da ja die Kerne eines Paares stets in ein und derselben Zelle, also demselben plasmatischen Medium eingeschlossen sind. Vielleicht spricht die große Länge der Paarkerngeneration gerade bei den Hymenomyceten, deren Sexualität so stark reduziert ist, für die zweite Möglichkeit. Allerdings kennen wir bislang von keinem anderen Hymenomyceten die vollständige Entwicklungsgeschichte, doch ist soviel bekannt, daß bei den Agaricineen zum mindesten der ganze Hut in seinen Zellen Kernpaare beherbergt, bei *Armillaria* u. a. ist das bereits in den Rhizomorphen, aus denen die Hüte hervorgehen, der Fall. Im zweiten Teile dieser Arbeit werde ich auf die Entstehung der Fruchtkörper eines Hutpilzes näher eingehen. Dort soll auch ganz kurz erörtert werden, welche Schlüsse sich aus den gewonnenen Untersuchungsergebnissen auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Uredineen, Ustilagineen und sogenannten höheren Basidiomyceten ziehen lassen.

II. Über die Herkunft der Kernpaare im Fruchtkörper von *Coprinus nycthemerus* Fr.

Nachdem sich gezeigt hatte, daß bei dem sehr einfach gebauten Hymenomyceten *Hypochnus terrestris* die Sexualität sehr stark reduziert ist, drängte sich naturgemäß die Frage auf, wie sich in dieser Beziehung höher organisierte Formen, z. B. die typischen Hutpilze verhalten. Ohne weiteres von *Hypochnus* auf andere Formen Analogieschlüsse zu ziehen, ist natürlich nicht statthaft. Das verbietet schon der Umstand, daß bekanntermaßen verschiedene Hutpilze bei der Keimung der Basidiosporen ein Mycel entwickeln, dessen Zellen einkernig oder mehrkernig, jedenfalls nicht regelmäßig paarkernig sind. Wenn ich aus meinen eigenen Erfahrungen einige Beispiele herausgreife, so gehören hierher *Hypholoma fasciculare*, *Armillaria mellea*, *Stereum purpureum* und auch der hier zu besprechende *Coprinus nycthemerus*. Besonders auf *Stereum* sei in diesem Zusammenhang hingewiesen, denn diese Gattung wird meist als ziemlich nahe verwandt mit *Hypochnus* angesehen und gehört wie dieser zur Gruppe der Corticieen. Aber auch wenn das nicht bekannt wäre, würden uns bereits die bisher untersuchten Ascomyceten ein warnendes Beispiel sein, denn hier gibt es in derselben systematischen Gruppe Formen mit vollständiger und stark reduzierter Sexualität. Es braucht da nur erinnert zu werden an die Discomyceten *Pyronema* und *Ascodesmis* einerseits (vergl. Harper 1900, Claußen 1905 und 1912), *Humaria* andererseits. Während erstere bekanntlich normal funktionierende Sexualorgane entwickeln, kommt es bei letzterer Gattung nach Blackman und Fraser (1906) nicht zur Ausbildung von Antheridien. Die ascogenen Hyphen gehen hier direkt aus mehr oder weniger differenzierten Ascogonen hervor. Wahrscheinlich kommt die Paarung der Kerne einfach durch Teilung, ohne Überwandern von einer Zelle in die andere zustande, und eine Verschmelzung findet erst im Ascus statt. Wenigstens möchte ich das trotz der anders lautenden Angaben von Blackman und Fraser annehmen, seitdem Claußen einwandfrei gezeigt hat, daß zweimalige Kernverschmelzung selbst bei Formen mit vollständiger Sexualität wie *Pyronema* nicht vorkommt und auch anderwärts

Kernpaare in ascogenen Hyphen gefunden worden sind (vergl. Maires Befunde [1903] an *Pustularia vesiculosa*, *Galactinia succosa* und *Acetabula acetabulum*, ferner die in dieser Beziehung von Claußen [1912] bestätigten Angaben McCubbins [1910] über *Helvella* und W. H. Browns [1910] über *Leotia*, endlich diejenigen von Faull [1912] über *Laboulbenia*). Zwar ist auch das ein Analogieschluß, aber er hat m. E. viel Wahrscheinlichkeit für sich.

Es wäre leicht, unter den Ascomyceten weitere Beispiele dafür anzuführen, daß nahe verwandte Formen sich in bezug auf den Grad der Sexualität unterscheiden, doch genügt das Gesagte wohl, um zu zeigen, daß die bei einem Hymenomyceten gewonnenen Untersuchungsergebnisse nicht ohne weiteres Verallgemeinerung auf alle zulassen.

Verschiedentlich ist die Auffassung vertreten worden, daß die Corticieen, zu denen *Hypochnus* gehört, nicht primitive, sondern reduzierte Hymenomyceten sind. Wenn das richtig ist, so könnte man vielleicht erwarten, daß die höheren Formen, also z. B. die Agaricineen, noch eine vollständige Sexualität besitzen. Im folgenden soll indessen gezeigt werden, daß dem nicht so ist.

Der von mir untersuchte *Coprinus* trat zusammen mit *Coprinus ephemeroides* auf Pferdemit auf, etwa 2 Wochen, nachdem derselbe in große, flache Deckelschalen gelegt worden und die Mucoraceenflora im Erlöschen begriffen war. Seine Merkmale stimmen gut überein mit den in den Floren für *C. nycthemerus* angegebenen. Da die Kerne des Pilzes relativ groß sind, erschien mir die Untersuchung aussichtsreich.

Der Pilz wurde in der in Teil I dieser Arbeit für *Hypochnus* angegebenen Weise isoliert. Als Nährboden diente Pferdemitagar, dem kleine Mengen (etwa je 0,5%) Pepton und Rohrzucker beigegeben waren. Nach gelegentlichen Erfahrungen scheint es mir wesentlich zu sein, den (z. T. schon erschöpften) Pferdemit zu verwenden, auf dem der Pilz gewachsen ist. Zwar wächst das Mycel auch auf anderem gut, bildet aber anscheinend nicht so leicht Fruchtkörper, und darauf kam es ja hier an. Verfährt man in der angegebenen Weise, so erhält man auf dem Agar schöne Hexenringe, die aus Fruchtkörper-

anlagen in den verschiedensten Entwicklungsstadien bestehen. Die Fruchtkörper entstehen im Luftmycel und sind schon frühzeitig mit bloßem Auge als kleine, infolge des Luftgehalts weiße Punkte zu erkennen. Die ersten Entwicklungsstadien sind natürlich nur mikroskopisch nachzuweisen; infolge der eigenartigen, bald auftretenden Verschlingungen der Hyphen aber schon mit schwacher Vergrößerung vom vegetativen Mycel gewöhnlich leicht zu unterscheiden. Sklerotien bildet der Pilz nicht.

Zur Untersuchung der Sporenkeimung eignen sich Objektträgerkulturen noch gut. Je älter das Mycel aber wird, je mehr es in den Agar hineinwächst und sich verzweigt, um so ungleichmäßiger werden die Färbungen, so daß man schließlich gezwungen ist, von Objektträgerkulturen abzusehen. Ich versuchte nun zunächst mit Mikrotomschnitten weiter zu kommen. Der Agar wurde in Würfel geschnitten, diese in der üblichen Weise unter Vermittlung von Zedernholzöl eingebettet (s. Teil I, S. 596) und die Schnitte parallel der Fläche geführt. So kann man sich zwar über die cytologischen Verhältnisse der jungen Fruchtkörper in verschiedenen Entwicklungsstadien und auch diejenigen des vegetativen Mycels leicht orientieren. Es ist aber ungemein schwer, den Ursprung der Anlagen auf weitere Strecken hin (das erwies sich aus später zu besprechenden Gründen als notwendig) zu verfolgen, auch wenn man Schnitte von $25\ \mu$ oder noch größerer Dicke wählt. Bei dem unregelmäßigen Verlauf des unter Umständen ziemlich dichten Mycels ist eine Kombination mehrerer Schnitte ganz unmöglich, und nur einem besonderen Glücksumstand ist es zu danken, wenn ein Schnitt einmal gerade alles erforderliche enthält. Ich nahm daher sehr bald von dieser Methode Abstand und versuchte, den Pilz auf dünnen Agarhäutchen zu ziehen, wie ich das bereits bei *Hypochnus* mit Erfolg getan habe. Der *Coprinus nychthemerus* bildet auch hier leicht Fruchtkörper. Wenn man die Agarhäutchen dann von ihrer Unterlage abzieht, fixiert und in toto färbt, so gelingt es unschwer, das Mycel auf weite Strecken hin zu verfolgen und die gewünschte Aufklärung zu erhalten.

Ich erhielt die besten Resultate bei Fixierung mit der schwachen Flemmingschen Flüssigkeit (Einwirkungsdauer

20 Minuten) und bei Färbung mit Eisenalaun-Hämatoxylin (Beizen und Färben je 12 Stunden). Sind die Agarhäutchen dünn genug, so werden sie beim Differenzieren völlig farblos, während die Kerne im schwach gefärbten Plasma deutlich hervortreten. Zur Entfernung der Luft ist Injektion mit Wasser vor dem Fixieren empfehlenswert; das Mycel wird dadurch in keiner Weise geschädigt und die Fixierflüssigkeit kann dann sofort auf alle Zellen einwirken. Andere Fixiermittel, wie Sublimatessig oder Pikrinsäure, leisteten bei weitem nicht so gute Dienste. Ganz gute Färbungen kann man noch mit Safranin-Gentianaviolett erhalten (2 g Safranin in 100 ccm 50proz. Alkohol mit Zusatz von einigen Tropfen Anilinwasser, Einwirkung 24 Stunden. Differenzierung mit Säurealkohol; Gentianaviolett in 1proz. wäßriger Lösung, Einwirkung wenige Minuten), das ich zur Kontrolle öfter anwandte. Hämalaun (nach Mayers neuer Vorschrift, ohne Säurezusatz) gab keine befriedigenden Resultate.

Wir wollen nun die Entwicklungsgeschichte des Pilzes von der Spore bis zur Bildung der Fruchtkörper verfolgen. Das, was man am ungefärbten, lebenden Objekt sieht, ist im großen und ganzen von Brefeld beschrieben worden; zwar nicht speziell für *Coprinus nycthemerus*, den er nur kurz erwähnt (1889. S. 38) und abbildet, aber für *C. ephemerus*, der sich im wesentlichen ähnlich verhält.

Die Keimung der Spore erfolgt an dem der ursprünglichen Ansatzstelle gegenüberliegenden Ende. Dort wird die Membran gesprengt, und es bildet sich eine breite, blasenförmige Vorstülpung. Aus ihr wachsen dann eine oder mehrere schmale Hyphen hervor, die sich alsbald verzweigen (Fig. 1, Taf. IV) und auch schon frühzeitig Anastomosen bilden können. Die Zellen des ganz jungen Mycels sind vorwiegend einkernig, wie Fig. 1, Taf. IV zeigt. Hier enthält auch die älteste, ursprünglich bläschenförmige Zelle nur einen Kern. Das kommt häufig vor, ebensooft aber findet man darin zwei oder mehrere. Es hängt das von der Größe dieser Zelle ab. In einer ausnahmsweise großen Zelle habe ich sogar 16 Kerne angetroffen. Das ist jedoch eine Seltenheit; in der Regel wird die Zahl 4 nicht überschritten. Indem das Mycel sich peripher ausbreitet, nehmen

seine Zellen an Breite etwas zu. Die Länge der Zellen ist großen Schwankungen unterworfen. Nach einigen Tagen, manchmal aber erst nach ein bis zwei Wochen, treten die ersten Schnallen auf. Von ihnen soll erst unten die Rede sein.

Mitosen habe ich im vegetativen Mycel nur selten beobachtet. In Fig. 3, Taf. IV ist eine abgebildet. Die Teilungsfiguren sind so klein, daß sie auf die Zahl der Chromosomen keine Rückschlüsse erlauben.

In den jungen, meist sehr dünnen Mycelfäden sind die Zellen, wie erwähnt, meist einkernig. Später treten in dem schnallenfreien Mycel auch zweikernige Zellen ziemlich häufig auf, doch überwiegen sie an Zahl gewöhnlich nicht. Drei- und vierkernige Zellen habe ich nur selten beobachtet. Das Auftreten der von Brefeld (1877) für verschiedene *Coprini* beschriebenen charakteristischen Stäbchen-(Oidien-)fruktifikationen erfolgt bei unserem Pilz schon wenige Tage nach der Keimung, meist in großer Üppigkeit. Nach meinen Beobachtungen sind diese Fruktifikationen stets auf das junge, vorwiegend einkernige Mycel beschränkt. Die Zellen der Mycelfäden, an denen die Stäbchenbüschel angelegt werden, sind relativ kurz und oft ein wenig tonnenförmig angeschwollen. Die kleinen Stäbchenzellen, welche zu zweit ein Stäbchen bilden, sind einkernig (Fig. 2, Taf. IV). In dieser Beziehung stimmen meine Beobachtungen überein mit dem, was Maire (1902) an *Coprinus radiatus* beschrieben und auf Taf. V, Fig. 18 abgebildet hat.

Während ich Oidien nur im jungen, schnallenfreien Mycel gesehen habe, scheinen die Fruchtkörper hauptsächlich (aber nicht ausschließlich! s. u.) in dem älteren Mycel aufzutreten, dessen Hyphen durch das häufige Vorkommen von Schnallen ausgezeichnet sind. Die Grenze zwischen schnallenfreiem und schnallenführendem Mycel ist keineswegs eine scharfe. Brefeld gibt für *Coprinus stercorearius* an, daß die Schnallen zuerst in den peripheren Zellen auftreten, wenn das Mycel sich durch sein strahlenförmiges Wachstum so weit ausgebreitet hat, daß die einzelnen Fäden ziemlich weit voneinander entfernt sind und seitliche Anastomosen wesentlich seltener werden. Er sieht in den Schnallen einen Ersatz für diese Anastomosen (1877. S. 17). Auch bei *C. nycthemerus* kommt es wohl vor, daß an der

Peripherie die ersten Schnallen entstehen und so das schnallenfreie vom schnallenhaltigen Mycel durch eine annähernd ringförmige Zone getrennt ist, doch kann man sehr oft auch beobachten, daß Seitenzweige im Inneren des Mycels Schnallen bilden, Zweige, die aus Hyphen hervorsprossen, welche noch auf lange Strecken hin nach der Peripherie zu schnallenfrei bleiben. Auch insofern ist die Grenze unscharf, als es oft vorkommt, daß in ein und demselben Faden kleinere oder größere schnallenfreie Partien zwischen schnallenführende eingeschaltet sind (s. z. B. Fig. 10, Taf. IV). Bei der Durchsicht vieler Kulturen gewinnt man den Eindruck, daß dies Eintreten der Schnallenbildung bis zu einem gewissen Grade von äußeren Bedingungen abhängt. Es kommt nämlich vor, daß das Mycel sehr lange schnallenfrei bleibt, andererseits habe ich gelegentlich schon an ganz jungen Mycelien Schnallen beobachtet, an Zellen, die nahe der Spore liegen. Welche Außenbedingungen hier tätig sind, und ob es möglich ist, das Auftreten von Schnallen ganz zu verhindern, vermag ich nicht anzugeben, da ich die Frage bislang nicht weiter verfolgt habe.

Ehe ich auf die Entstehung der Fruchtkörper eingehe, soll über den Vorgang der Schnallenbildung noch einiges eingefügt werden. Wie Brefeld (1877) richtig angibt, entstehen die Schnallen als kleine Vorstülpungen oberhalb, d. h. apikalwärts von einer Querwand. Es ist eine Art Seitenzweig, der sich aber sogleich basalwärts krümmt und dicht unterhalb der Querwand an die nächstuntere Zelle anlegt. Dort tritt dann später eine Verschmelzung ein, und die Membran löst sich an der Verschmelzungsstelle auf, so daß eine offene Kommunikation entsteht. Noch ehe diese eingetreten ist, hat sich gewöhnlich die Schnalle von der oberen Zelle, aus der sie entsprungen ist, durch eine Querwand abgetrennt. Diese Querwand tritt in Verbindung mit derjenigen Querwand, die die beiden durch die Schnalle verbundenen Zellen trennt. Sie bildet mit ihr einen apikalwärts geöffneten stumpfen Winkel. Über die verschiedenen Entwicklungsstadien der Schnallen kann man sich leicht unterrichten, wenn man die Endzellen von Schnallenmycel untersucht. Sie zeigen oft junge, noch nicht mit der Basalzelle verschmolzene Schnallenanlagen (s. Fig. 4, 5, 9, 11, Taf. IV), und in den

nächstälteren Zellen findet man dann die späteren Stadien. Nicht immer allerdings entstehen die Schnallen an den allerjüngsten Zellen. Es kommt auch vor, daß in einiger Entfernung von der Spitze eines Fadens Schnallenanlagen hervorsprossen (vergl. Fig. 10, Taf. IV; auf die Zelle a folgen hier nach der Spitze zu noch drei weitere Zellen, die nicht durch Schnallen miteinander verbunden waren), also ist die Schnallenentstehung nicht unbedingt an einen bestimmten Entwicklungszustand der Zelle geknüpft. Die Querwand, die die Schnalle von ihrer Mutterzelle abtrennt, fand ich fast ausnahmslos in der oben angegebenen Weise gerichtet. Aus Brefelds (1877) und Harpers (1902) Figuren geht dasselbe hervor. Auf Taf. V, Fig. 1 a bei 4 bildet allerdings Brefeld für *Coprinus stercorarius* eine Schnalle ab, deren Querwand schräg basalwärts verläuft. Nur ganz ausnahmsweise habe ich etwas Ähnliches gesehen (vergl. Fig. 12, Taf. V bei a). Möglich ist, daß bei anderen Basidiomyceten diese Ausnahmen häufiger sind (Brefelds Abbildungen des eigenartigen *Heptasporium gracile* in Bd. XV seines Pilzwerks [1912] Taf. V deuten vielleicht darauf hin), bei *Coprinus nycthemerus* sind sie jedenfalls selten. Wir haben in der Richtung dieser Wände ein gutes Hilfsmittel, einer Hyphe anzusehen, in welcher Richtung Spitze und Basis liegen, wenn es nicht möglich ist, dieselbe von Anfang bis Ende im Präparat zu verfolgen und besonders auch dann, wenn es sich um Seitenzweige handelt, die Anastomosen bilden, und man nicht ohne weiteres entscheiden kann, welches der Ausgangspunkt und welches der Ort der Verschmelzung ist. Das zu wissen ist aber, wie wir später sehen werden, unter Umständen von Wichtigkeit.

In den jungen Anlagen der Schnallen gewahrt man in der Regel zwei nicht weit voneinander gelegene Körperchen; ein kleineres, meist rundliches, das sich ziemlich stark, und ein größeres, verschieden geformtes, das sich weniger färbt (s. Fig. 4, 6, 8, 9, 10, 11, Taf. IV). Sie pflegen in der Spitze des Schnallenauswuchses zu liegen, sind in den jungen, mit der Basalzelle noch nicht verschmolzenen Schnallen gut sichtbar, aber auch nach der Verschmelzung noch nachzuweisen. In älteren Schnallen (Fig. 7, Taf. IV und Fig. 13, Taf. V) sieht man sie nicht mehr,

was vermutlich daher rührt, daß sie degenerieren. Man sieht wenigstens, daß sie sich später deformieren und etwas voneinander abrücken (Fig. 8 und 10 bei b, Taf. IV). Ein Überwandern der Körperchen nach der Basalzelle habe ich nie beobachtet. Auch habe ich nie gesehen, daß sie in die Schnallenspitze einwandern, weshalb ich vermuten möchte, daß sie dort entstehen.

Über die Natur der Körperchen konnte ich mir keine volle Klarheit verschaffen. Ich glaubte zuerst, sie seien an der Bildung der schrägen Schnallenwand beteiligt, doch ist das offensichtlich nicht der Fall. Sie liegen stets basalwärts von dieser Wand und erfahren bei deren Entstehung keinen merklichen Substanzverlust. In ganz jungen Schnallen erwecken sie manchmal den Eindruck von kleinen Kernen. Der sich etwas dunkler färbende kleinere Körper würde dann der Nucleolus sein, der andere die eigentliche Kernmasse. Ein Blick auf die Fig. 4, 9, 11 (Taf. IV) zeigt indessen, daß die Körper an Größe hinter den eigentlichen Kernen wesentlich zurückstehen, und ich glaube, von anderen Gründen abgesehen, auch darum nicht, daß es welche sind. Nehmen wir aber trotzdem einmal an, es wären Kerne, so läßt sich jedenfalls so viel feststellen, daß ihnen keine besondere Bedeutung, etwa hinsichtlich eines Sexualakts, zukommt. Mit der Entstehung der typischen Kernpaare, wie sie sich im Gewebe des Fruchtkörpers finden, haben diese Körper — das wird aus dem folgenden hervorgehen — sicher nichts zu tun. Wenn die Körper von der Spitzenzelle nach der nächstunteren überwandern würden, so müßte sich das durch die Zahl der Kerne in beiden Zellen vor und nach diesem Übertritt nachweisen lassen. In den Zellen des schnallenführenden Mycels kommen nun, ebenso wie in dem jungen, schnallenfreien, ein- und zweikernigen Zellen vor. Ein Unterschied ist nur insofern vorhanden, als die zweikernigen im Schnallenmycel vorwiegen. Zellen mit mehr als zwei (drei oder vier) Kernen trifft man selten an; in Fig. 11 (Taf. IV) und 13 (Taf. V) sind solche abgebildet. Eine regelmäßige Zweikernigkeit findet sich also hier noch keineswegs. Was nun die Spitzenzellen des Mycels anlangt, so enthalten sie meistens zwei Kerne, auch im Jugendzustand, noch ehe die Schnalle mit der Basalzelle in Verbindung

getreten ist (vergl. Fig. 4 und 9, Taf. IV). Auch die letztere ist in diesem Stadium sehr häufig zweikernig (Fig. 6 und 11, Taf. IV). Andererseits findet man auch einkernige Spitzen- und Basalzellen, und zwar vor und nach Vollendung der Schnallenbildung. In Fig. 7 (Taf. IV) sehen wir einen Seitenzweig von einem Mycelfaden aussprossen. Die Zellen des Mycelfadens haben keine Schnallen, dagegen die des Seitenzweigs, und zwar ist hier, da es sich um eine ziemlich alte Zelle handelt, die Kommunikation und die Abtrennung der Schnallen durch die schräge Querwand schon längst eingetreten. Von den erwähnten Körperchen ist nichts mehr zu sehen. Die Überwanderung müßte also stattgefunden haben, und dennoch finden wir in der Ursprungszelle des schnallenführenden Zweiges nur einen einzigen Kern. Die Annahme, daß diese vor der Schnallenbildung kernlos gewesen wäre, ist aber wohl zu unwahrscheinlich, als daß sie in Betracht käme. Schließlich verweise ich noch auf die Fig. 6, 9, 10, 11 (Taf. IV), welche zeigen, daß zweikernige Zellen unterhalb junger und älterer Schnallen, in denen sich die beiden Körperchen noch nachweisen lassen, vorkommen. Zweikernige Zellen sind aber auch in dem älteren Mycel mit ausgebildeten Schnallen außerordentlich häufig, während dreikernige sehr selten sind, was nicht der Fall sein könnte, wenn die Körperchen überwandernde Kerne wären.

Aus alledem glaube ich schließen zu dürfen, daß diese Körperchen keine Kerne sind. Das ist allerdings nur ein negatives Ergebnis, doch schien es mir nicht ganz überflüssig, auf die Punkte, die zu diesem Resultate führen, einzugehen. An und für sich ist ja der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, daß die Schnallen Sexualorgane sind, zumal neuerdings für einige Ustilagineen (*Ustilago*-Arten) gezeigt worden ist, daß schnallenartige Organe Kernübertritte vermitteln (Rawitscher, 1912). Bei näherem Zusehen zeigt sich jedoch, daß hier etwas ganz anderes vorliegt. Einmal entstehen diese Kopulationsorgane ganz anders als die Schnallen der Hymenomyceten, und es wäre deshalb besser, sie gar nicht als Schnallen zu bezeichnen. Ferner wird infolge der Auswanderung eines Kerns die eine Zelle völlig kernlos und degeneriert. Das kommt bei den untersuchten Hymenomyceten in dieser Weise überhaupt nicht

vor¹. Drittens treten bei *Ustilago* die Kopulationsorgane in einer bestimmten, je nach der Spezies allerdings verschiedenen Entwicklungsphase auf, sie bleiben aus, sobald das Paarkernmycel entstanden ist. Auch das trifft für *Coprinus nycthemerus* und andere Hymenomyceten, wo wir von ganzen Schnallenmycelien sprechen können, nicht zu. Schon im I. Teile dieser Arbeit wurde ja erwähnt, daß bei *Hypochnus terrestris* im Paarkernmycel Schnallen vorkommen, und das ist auch bei *Coprinus*, wie wir gleich sehen werden, der Fall.

Offenbar sind die Schnallen Organe zur Erleichterung des Stofftransports. Durch die Vergrößerung der Querwandfläche wird die Diffusionsgröße erhöht, und für Pilze, die wie *Coprinus nycthemerus* viel Luftmycel bilden und auch dort ihre Fruchtkörper erzeugen, welche einer starken Zufuhr von Nährstoffen bedürfen, ist eine solche Transporterleichterung sicher von großem Nutzen. Wollte man dennoch die Schnallen mit einem Sexualakt in Verbindung bringen, so wäre das vielleicht nur so möglich, daß man sie phylogenetisch auf Kopulationsorgane zurückführt, die aber ihre Funktion gewechselt haben. Mit diesem Funktionswechsel könnte es dann vielleicht zusammenhängen, daß die Schnallen nicht mehr lokalisiert auftreten, sondern im Mycel weit verbreitet sind. Doch das sind Spekulationen, für die eine einigermaßen sichere Grundlage sich kaum finden wird.

Ich komme nun zur Hauptfrage, die uns hier interessiert: Wie entstehen bei *Coprinus nycthemerus* die Fruchtkörper und wo kommen die Paarkerne her, die in den Basidien miteinander verschmelzen? Brefeld hat bereits gezeigt, daß bei *Coprinus stercorearius* die jungen Anlagen der Fruchtkörper aus Mycelfäden als seitliche Aussprossungen hervorgehen, die sich stark verästeln und miteinander verschlingen. Schließlich entsteht so

¹) Dabei ist natürlich abzusehen von leeren Zellen, wie sie sich bei höheren Pilzen, Ascomyceten wie Basidiomyceten, in der Kultur häufig finden. Namentlich dann, wenn das Substrat nährstoffarm oder zu trocken ist, kann man im vegetativen Mycel unter Umständen ganze Züge leerer Zellen sehen, die ihren Inhalt offenbar an die fortwachsenden Teile der Hyphen abgegeben haben. Eine eingehende Untersuchung der Erscheinung und der Bedingungen, unter denen sie auftritt, ist mir nicht bekannt. Daß es sich aber nicht um Sexualvorgänge handelt, steht außer jedem Zweifel.

ein pseudoparenchymatisches Gewebe, aus dem sich der gestielte Hut differenziert. Gewöhnlich bildet *C. stercorarius* allerdings Sklerotien, auf deren Oberfläche die Fruchtkörper gebildet werden, doch kann die Sklerotienbildung unter dem Einfluß bestimmter Kulturbedingungen übersprungen werden. Der letztere Fall ist für *C. nycthemerus* der normale. Hier entstehen die Fruchtkörper stets direkt auf dem Mycel, und zwar ebenfalls als Seitensprosse, die sich bald miteinander verschlingen. Brefeld (1877) hebt schon hervor, daß die Zellen der jungen Fruchtkörperanlagen sich durch besonders reichen Inhalt auszeichnen pflegen. Dieses Merkmal ist in der Tat eine gute Handhabe, die Fruchtkörperanlagen schon in den jüngsten Stadien zu erkennen.

Die Untersuchung der jungen Fruchtkörperanlagen ergab nun, daß in ihren Zellen regelmäßig Kernpaare vorkommen. Die ersten Anlagen der Fruchtkörper sind einzellige Seitensprosse des Mycels. Fig. 14 (Taf. V) zeigt dieses erste Stadium. Wir sehen eine inhaltsreiche Zelle mit zwei Kernen, die aus einer an Plasma viel ärmeren, einkernigen Mycelzelle als Seitenzweig hervorgeht. An der Querwand ist eine Schnalle. Die benachbarten Zellen des vegetativen Mycels sind hier auch einkernig, doch das ist nur ein Zufall, denn es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß hier auch zweikernige Zellen sehr häufig sind. Wesentlich ist aber, daß im vegetativen Mycel die zweikernigen Zellen keine regelmäßige Erscheinung sind, während das in den Fruchtkörperanlagen der Fall ist. In Fig 15 (Taf. V) ist das nächstfolgende Stadium, die zweizellige Fruchtkörperanlage, in Fig. 17 (Taf. V) eine dreizellige abgebildet. Erstere geht ebenfalls aus einer einkernigen Mycelzelle hervor, letztere dagegen aus einer zweikernigen. Dasselbe trifft zu für die junge, zweizellige Anlage Fig. 22 (Taf. V). Etwas ältere Stadien geben die Fig. 18 und 19 (Taf. V) wieder. In Fig. 18 sehen wir aus benachbarten Zellen eines Mycelfadens zwei Seitenzweige hervorgehen, welche als Vorstufen eines Fruchtkörpers anzusehen sind. Ich will gleich hier bemerken, daß ein Fruchtkörper keineswegs auf eine einzige, einzellige Anlage zurückgehen muß. Möglich ist es, daß das geschehen kann, in der Regel geben ihm aber mehrere Seitenzweige den Ur-

sprung, die wiederum entweder von einem einzigen Mycelfaden (wie in Fig. 18, Taf. V) oder von mehreren, benachbarten entspringen können und bald ein unentwirrbares Knäuel miteinander bilden. Es ist daher richtiger, die oben erwähnten ein- bis dreikernigen Stadien Teilanlagen zu nennen, weil sie sich voraussichtlich später mit anderen zur Bildung eines Fruchtkörpers vereinen.

Aus Fig. 18 ist deutlich ersichtlich, daß alle Zellen der Carpophoranlage zweikernig sind. An den Querwänden sind Schnallen. Ausgenommen davon sind nur die Querwände einiger junger Spitzenzellen, wo es zur Schnallenbildung noch nicht gekommen ist.

Der obere Seitenzweig der Anlage (Fig. 18) geht aus einkernigen Zellen hervor, der untere aus der zweikernigen Nachbarzelle. Der Mycelfaden, dem diese beiden Mutterzellen des jungen Fruchtkörpers angehören, ließ sich nach beiden Seiten weit verfolgen. Er besteht, wie die Figur zeigt, aus ein- und zweikernigen Zellen. Geht man dem Faden bis zu seinem Ursprung nach, so sieht man, daß er aus einer einkernigen Zelle hervorgegangen ist (Fig. 18 bei x). Daß hier tatsächlich der Ursprungsort ist und nicht etwa eine sekundäre Verbindung (Anastomose) vorliegt, geht unzweideutig aus der Richtung der Schnallenwände hervor.

Ganz entsprechendes gilt von der in Fig. 19 (Taf. V) wiedergegebenen Fruchtkörperanlage. Sie ist nicht vollständig gezeichnet; um das Bild nicht zu verwirren, sind einige Auszweigungen weggelassen worden, wie sich aus der Figur ergibt. Eine nähere Erläuterung der Abbildung ist wohl überflüssig. Wir sehen die Anlage aus einer zweikernigen Mycelzelle hervorgehen. Daß diese Zelle aber nicht einem typischen Paarkernmycel angehört, das beweist schon der Umstand, daß apikalwärts von ihr eine einkernige Zelle liegt. Die Verfolgung des Fadens nach der Basis ergab, daß er, in Übereinstimmung mit dem soeben beschriebenen, von einer einkernigen Zelle (x) ausgeht. Das ist natürlich reiner Zufall; es kommt mindestens ebensooft vor, daß eine derartige Zelle zwei Kerne enthält. Ich habe aber begreiflicherweise besonderen Wert auf die Auffindung solcher Fälle gelegt, in denen das ganze Fadensystem, welchem die Fruchtkörperanlagen angehören, unzweideutig bis zu einer

einkernigen Ursprungszelle zurückzuverfolgen ist. Nicht selten bestehen in dem Carpophore produzierenden Mycel ziemlich lange Zellzüge aus zweikernigen Zellen. Doch gelingt es in geeigneten Präparaten immer, nachzuweisen, daß zwischen diese zweikernigen Zellen vereinzelt oder zu größeren Gruppen einkernige, zuweilen auch einzelne drei- oder vierkernige eingeschoben sind. Notwendig ist, wie schon eingangs erwähnt wurde, nur, daß man Totalpräparate herstellt, in denen sich das gesamte Verzweigungssystem der Hyphen verfolgen läßt — und solche Präparate sind zu gewinnen, wenn die Agarschicht genügend dünn ist. Regelmäßige simultane Mitosen nach dem Typus der konjugierten Teilungen und entsprechende darauffolgende Abgliederung der Zellen können also in dem Mycel, in dem die Fruchtkörper gebildet werden, nicht vorliegen.

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß das regelmäßige Auftreten von Kernpaaren erst mit der Bildung der Fruchtkörper einsetzt. Bereits die ersten, einzelligen Anlagen der Fruchtkörper enthalten ein Kernpaar, und diese Paarung bleibt von da an bestehen, bis in den jungen Basidien die Verschmelzung zu je einem diploiden Kern stattfindet. Das Zustandekommen der Kernpaarung erfolgt ohne Vermittlung von Sexualorganen. Wie bei *Hypochnus terrestris* liegt auch hier partielle Sexualität vor, die darin besteht, daß in der Basidie ein Kernpaar verschmilzt. Nur dieser sekundäre Sexualakt ist erhalten. In der Tat sind Sexualorgane, die das Überwandern eines Kerns in eine andere Zelle vermitteln und damit die Paarung zustande bringen könnten, nicht vorhanden. Wenn wir in Fig. 14, 16 (Taf. V) usw. sehen, daß die Zellen der jungen Carpophoranlagen Schnallen besitzen und daß bereits die erste Zelle des Fruchtkörpers durch eine Schnalle mit ihrer Ursprungszelle verbunden ist, so haben diese Schnallen doch keinerlei Bedeutung als Sexualorgane. Die beiden Kerne sind in dieser Zelle bereits vorhanden, ehe die Schnallenkommunikation hergestellt ist. Das geht aus Fig. 16 (Taf. V), die eine einzellige Teilanlage eines Carpophors darstellt, hervor. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß das Kernpaar dieser Anlage durch einfache Kernteilung zustande kommt, und daß Kernübertritte in zuvor abgeschlossene Zellen, wie sie sich z. B. bei

den Uredineen und Ustilagineen finden, hier ebensowenig wie bei *Hypochnus* vorkommen. Daher findet man auch stets die Ursprungszellen der Fruchtkörperanlagen mit vollständigem Inhalt. Wo nun diese Kernteilung gewöhnlich stattfindet, ob bereits in der Ursprungszelle oder erst in der jungen Anlage, das muß ich offen lassen. Eine prinzipielle Bedeutung dürfte dieser Frage nicht zukommen.

Dagegen ist ein anderer Nachweis von Wichtigkeit, nämlich der, daß die Kernpaare in den Fruchtkörperanlagen sich durch konjugierte Teilung vermehren. Wenn ich auch — trotz vieler Bemühungen — bislang nicht so glücklich war, die einzelnen Stadien der konjugierten Teilung zu beobachten, so habe ich doch Bilder gesehen, aus denen, wie mir scheint, mit allergrößter Wahrscheinlichkeit hervorgeht, daß die Kernpaare sich auf diesem Wege vermehren. Ich verweise besonders auf die Fig. 20 und 21 (Taf. V). Beide stellen die Spitzen von Hyphen dar, welche jungen Fruchtkörperanlagen angehören. Wir sehen in Fig. 20 in der Endzelle vier Kerne, die sich durch ihre geringe Größe auffallend von denen der beiden darunterliegenden Zellen unterscheiden. Das beweist, daß die Kerne sehr jung sind. Hierfür spricht der weitere Umstand, daß man in diesem Entwicklungsstadium des Fruchtkörpers Zellen mit mehreren Kernpaaren nicht antrifft¹. Also hat vor kurzem Kernteilung stattgefunden und höchstwahrscheinlich war diese Teilung eine konjugierte. In Fig. 21 sind die beiden Endzellen in demselben Stadium wie die soeben besprochene. Auch hier jeweils vier kleine Kerne; darunter eine Zelle mit zwei großen ausgebildeten Kernen. Die Kernteilungen sind sich hier offenbar sehr rasch gefolgt. Die Wand zwischen den beiden vierkernigen Zellen ist noch sehr zart (in der Zeichnung läßt sich das schwer wiedergeben); eine Schnalle ist noch nicht gebildet. Schließlich verweise ich in diesem Zusammenhang noch auf die Endzellen des oberen Seitenzweigs von dem Fig. 18 (Taf. V) abgebildeten Mycelfaden und vor allem auf Fig. 22 (Taf. V). Hier sehen wir eine ganz junge

¹) Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß, wie die Figur zeigt, die Schnalle, welche die vorletzte von der drittletzten Zelle trennt, zu einem Seitenzweig auswächst. Das kommt gelegentlich vor, wie auch schon Miß Nichols (1904. S. 47) angegeben hat.

Anlage, die offenbar soeben durch konjugierte Teilung und darauffolgende Trennung der beiden Kernpaare durch eine Querwand zweizellig geworden ist. Die Kerne sind noch sehr klein und die Querwand ist äußerst zart. Es ist somit in hohem Grade wahrscheinlich, daß bereits die erste Teilung der beiden Kerne in der einzelligen Teilanlage des Carpophors eine konjugierte ist. Hier also beginnt die Folge der Teilungen, die erst in den Basidien mit der paarweisen Kernverschmelzung ihren Abschluß findet.

Bei der Durchmusterung meiner Präparate ist mir nur einmal der Fall begegnet, daß in einer Fruchtkörperanlage von zwei benachbarten Zellen eines Fadens die eine einen, die andere drei Kerne enthielt. Es hat da vermutlich bei der Trennung der beiden Kernpaare oder bei der Anlage der Querwand irgendein störender Einfluß eingegriffen. Die einkernige Zelle war auffallend kurz. Jedenfalls dürfte einem solchen Ausnahmefall keinerlei Bedeutung beizumessen sein.

Ältere Fruchtkörperanlagen, die sich nur in Schnitten untersuchen lassen, zeigten immer Kernpaare in ihren Zellen.

Was nun die Zahl der Kernpaare pro Zelle anlangt, so wurde schon hervorgehoben, daß sie in den inhaltsreichen Zellen junger Anlagen eins ist. Es finden sich indessen schon bei jungen Fruchtkörperanlagen an der Peripherie Zellen, die etwas blasenförmig aufgetrieben sind und sich durch Plasmaarmut und oft sehr bedeutende Größe auszeichnen. In diesen Zellen, die das Velum universale bilden, treten oft mehrere Kernpaare auf. Fig. 24 und 26 (Taf. V) zeigen solche Zellen; in der einen sind 2, in der anderen 6 Kernpaare. Die Kerne sind vielfach sehr klein. Die Untersuchung dieser Zellen wird häufig dadurch erschwert, daß ihre Membranen bräunlich gefärbt sind und daß im Innern sog. metachromatische Körperchen in großer Zahl vorkommen. Es ist darum namentlich in älteren Zellen der Volva nicht immer ganz leicht, die Kerne zu identifizieren, doch besteht nicht der geringste Zweifel, daß sie mit Kernpaaren ausgestattet sind. Das gibt auch schon Maire für *Coprinus radiatus* an.

Das Velumgewebe pflegt übrigens schon sehr frühzeitig zu entstehen. Es kann sich ganz selbständig in der Nachbarschaft

von Fruchtkörperanlagen bilden, mit denen es dann in Verbindung tritt. Meistens entwickelt es sich jedoch aus Fäden, die aus dem Inneren der Carpophoranlage kommen. Sehr häufig sind die Velumzellen schnallenlos, obwohl sie in der Regel aus schnallenführenden Hyphen entspringen. Fig. 23 (Taf. V) zeigt den Übergang von Schnallenzellen zu schnallenfreien. Die etwas aufgetriebenen Endzellen sind hier relativ klein und infolgedessen nur mit einem Kernpaar versehen. Das Fehlen der Schnallen ist übrigens nicht allgemeine Regel, wie aus Fig. 25 (Taf. V) hervorgeht, die das Ende eines Volvafadens wiedergibt.

Über die cytologischen Verhältnisse der älteren Stadien der Fruchtkörper will ich nur wenige Bemerkungen hinzufügen. Da es die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war, die Herkunft der Kernpaare aufzuklären und da wir gesehen haben, daß diese bereits in den jüngsten Anlagen entstehen, so waren die älteren Stadien für mich begreiflicherweise von sekundärem Interesse. Was ihre Morphologie und Entwicklungsgeschichte anlangt, so sei auf Brefelds Untersuchungen (1877) verwiesen, denen ich in dieser Beziehung nichts hinzuzufügen habe. Einige cytologische Daten finden sich bei Harper (1902), der *Coprinus ephemerus* untersucht hat. Die Zellen des Fruchtkörperstiels sind danach z. T. außerordentlich voluminös und enthalten sehr viele Kerne. In jüngeren Fruchtstielen sind sie noch ziemlich plasmareich; besonders in der Achse der zylindrischen Zelle sammelt sich das Plasma zu einer zentralen Säule an, und hier liegen die Kerne zu einem großen Haufen zusammengeballt. Später, wenn das Wachstum der Zellen fortschreitet, werden sie entsprechend inhaltsärmer, und die vielen Kerne verteilen sich regelmäßiger. Sehr kernreich sind auch die Oberflächenzellen der Fruchtkörper. In den jungen Lamellen fand Harper durchgehends zweikernige Zellen, und zwar sowohl in der äußersten Schicht, die zum Hymenium wird, als auch im Inneren (vergl. Harpers Fig. 11).

Ich habe gleichfalls Fruchtkörperstiele untersucht und kann Harpers Angabe (1902) insofern vollauf bestätigen, als ich auch in den großen Zellen ungemein viele Kerne fand, die sehr häufig in einer zentralen Plasmamasse eingebettet waren. Fig. 27 (Taf. V) zeigt den Querschnitt durch eine solche Zelle. Man

sieht in der Mitte eine große Menge Kerne. Der Fruchtkörper, dem dieser Schnitt entstammt, war schon ziemlich alt; die Basidien befanden sich bereits im Vierkernstadium, auch die Sporen waren bereits entwickelt, doch waren die Kerne in dieselben noch nicht eingewandert. In derselben Schnittserie traf ich nun aber auch Zellen an, deren Kerne nicht zu einem Klumpen zusammengeballt, sondern verteilt waren. Hier ließ sich oft erkennen, daß diese Verteilung keine ganz regellose ist, sondern daß die Kerne zu Paaren angeordnet sind. Besonders deutlich zeigt sich das in Fig. 28 (Taf. V). Auch in Fig. 27 liegt übrigens abseits von der großen Kernmasse ein Kernpaar. Da nun die Zellen des Fruchtkörperstiels, wie wir nach dem Vorhergehenden schließen müssen, ohne Zweifel ihren Ursprung auf Zellen mit einem Kernpaar zurückführen, so ist wohl anzunehmen, daß die starke Kernvermehrung auf dem Wege der konjugierten Teilung zustande kommt. Auch in den Zellen des Trama fand ich paarige Anordnung der Kerne, desgleichen in den Paraphysen.

Was die Entwicklung der Basidien bei *Coprinus nycthemerus* anlangt, so bietet sie keinerlei Besonderheiten. Es erübrigt sich daher, hier näher darauf einzugehen. Erwähnenswert ist vielleicht nur, daß die Kerne erst in die Sporen einwandern, wenn deren Membranen bereits eine dunkelbraune Färbung angenommen haben.

Noch eines Punktes will ich hier kurz gedenken. Es war oben davon die Rede, daß die Fruchtkörper im Schnallenmycel zu entstehen pflegen. Wenn wir die Abbildungen auf Taf. V daraufhin kontrollieren, so zeigt sich in der Tat, daß alle Fruchtkörperanlagen und das Mycel, aus denen sie hervorgehen, Schnallen aufweisen. Ich glaubte daher zuerst, es bestünde bei *Coprinus nycthemerus*¹ eine notwendige Beziehung zwischen der Schnallenbildung und der Anlage der Carpophore, dergestalt, daß letztere nur im Schnallenmycel entstehen könnten. Das erwies sich jedoch als ein Irrtum. In einer Agarkultur traten nämlich aus mir bisher unbekannten Gründen selbst nach dreiwöchentlichem Wachstum im Mycel keine Schnallen auf und

¹) Wohlgemerkt nur bei diesem, denn es sind Coprini bekannt, die sich anders verhalten!

trotzdem bildeten sich normale Fruchtkörper. Leider gelang es mir nicht, die jüngsten Stadien aufzufinden, doch ist nicht daran zu zweifeln, daß auch hier die Entwicklung ganz normal verlief, ohne Zwischenschaltung eines primären Sexualakts. Die Zellen zeigten die typischen Paarkerne, auch die der Volva, die ziemlich stark entwickelt war. Die in Fig. 26 (Taf. V) abgebildete Volvazelle stammt von einem dieser Fruchtkörper.

Es mögen hier noch einige historische Bemerkungen Platz finden. Bei Maire (1902) findet sich bereits die Angabe, daß die jungen Anlagen der Fruchtkörper von *Coprinus radiatus* aus zweikernigen Zellen bestehen. Harper (1902) hat anscheinend so frühe Stadien nicht untersucht, dagegen ist Maires Angabe von Miß Nichols (1904) bei *Coprinus ephemerus* bestätigt worden. Aus obigem geht hervor, daß sie auch für *C. nycthemerus* gilt.

Die Arbeit von Nichols ist m. W. die einzige, die sich mit der Entstehung der Kernpaare bei Hymenomyceten beschäftigt. Die Verf. hat eine ganze Reihe von Formen in den Kreis ihrer Untersuchungen gezogen, bei einigen gefunden, daß die Rhizomorphen, auf denen bekanntlich die Fruchtkörper entstehen, bereits Paarkernmycel enthalten (was ich für *Armillaria mellea* bestätigen kann), ist aber nur bei *Coprinus ephemerus* bis zu den jüngeren Stadien der Carpophore zurückgegangen. Die allerersten Anlagen zu beobachten, ist ihr anscheinend nicht gelungen, wenigstens finden sich darüber keine Angaben. Sie läßt daher auch die Frage offen, ob die sich bald miteinander verflechtenden Hyphen, aus denen der Fruchtkörper hervorgeht, einem oder mehreren Mycelfäden entstammen, hält allerdings letzteres für wahrscheinlicher. Wir sahen oben, daß bei *Coprinus nycthemerus* beides möglich ist.

Was nun die Entstehung der Kernpaare anbetrifft, so gelangt Nichols zu dem Resultat, daß sie an kein bestimmtes Entwicklungsstadium des Pilzes gebunden ist. Bereits in dem ganz wenigzelligen Basidiosporenkeimling, in der zweiten oder dritten Zelle des Keimschlauchs, sollen Paarkerne auftreten können und sich in den folgenden Zellgenerationen konstant erhalten. Sie können aber auch erst viel später entstehen, und

zwar können die Hyphen, die sie enthalten, als Seitenzweige aus einkernigen oder aus vielkernigen Zellen hervorgehen. Sexualvorgänge wurden hierbei nicht beobachtet, vielmehr wird angenommen, daß in den jungen Seitenzweig entweder gleich zwei Kerne einwandern und dann die trennende Querwand gebildet wird, oder daß nur einer einwandert, der sich sofort teilt. Wenn ich Nichols recht verstehe, so setzt sie stillschweigend voraus, daß die jungen Fruchtkörperanlagen aus solchen mit Kernpaaren ausgestatteten Zellen entspringen. Direkt beobachtet worden sind ja von ihr diese Stadien nicht. Die Abbildungen, die Nichols als Belege beigibt, sind sehr skizzenhaft und nicht beweisend.

Wie ich gezeigt habe, kommen bei *Coprinus nycthemerus* längere Serien von Zellen mit je zwei Kernen im Mycelium vor. Aus solchen Zellen können auch seitlich Fruchtkörperanlagen hervorsprossen. Die genauere Untersuchung hat aber ergeben, daß die Zweikernigkeit im Mycel, wenn sie auch recht häufig auftritt, doch keineswegs eine regelmäßige Erscheinung ist. Hie und da finden sich Zellen mit einem Kern oder kürzere oder längere Züge solcher Zellen eingestreut; auch drei- oder vierkernige Zellen kommen vor. Einkernige Zellen können ebenfalls Fruchtkörperanlagen produzieren. Letztere bestehen aber aus Zellen mit typischen Kernpaaren, denn es kann, wie wir sahen, als so gut wie sicher gelten, daß sich diese Kernpaare durch konjugierte Teilung vermehren, während im vegetativen Mycel das regelmäßige Auftreten dieser Vermehrungsweise ausgeschlossen ist.

Man soll mit Analogieschlüssen vorsichtig sein, aber ich darf wohl vermuten, daß bei *Coprinus ephemerus* die Sache sich ganz ähnlich verhält und Nichols zu ihrer Annahme vielleicht nur deshalb gelangt ist, weil die zweikernigen Zellen im vegetativen Mycel noch häufiger sind als bei der von mir untersuchten Spezies. Sonach wäre bei denjenigen Coprini, die keine Sklerotien bilden, das erste regelmäßige Auftreten sich durch konjugierte Teilung vermehrender Kernpaare wahrscheinlich doch an ein bestimmtes Entwicklungsstadium geknüpft, nämlich an die Anlage der Fruchtkörper (was übrigens Harper [1902. S. 19] schon vermutet hat). Die sklerotienbildenden Formen

müßten erst daraufhin untersucht werden. Wahrscheinlich findet hier die Kernpaarung bei der Anlage der Sklerotien statt und vermutlich entsprechen diese Sklerotien den Rhizomorphen anderer Hutpilze. Allgemein gilt das indessen nicht für Sklerotien, denn die Sklerotien von *Hypochnus centrifugus* entstehen, wie ich mich überzeugt habe, im bereits gebildeten Paarkernmycel.

Überblicken wir die Ergebnisse, die bei der Untersuchung von *Hypochnus terrestris* und *Coprinus nycthemerus* gewonnen wurden, so zeigt sich, daß die Hymenomyceten und vielleicht die gesamten Autobasidiomyceten einen in puncto Sexualität sehr reduzierten Typus repräsentieren. Sie stehen in dieser Beziehung zurück hinter den bisher untersuchten Uredineen und Ustilagineen, wo die Kernpaarung durch Verbindung zweier Zellen zustande kommt. Nach dem Grade der Sexualität geordnet, würde sich die Reihenfolge Uredineen — Ustilagineen — Autobasidiomyceten (Hymenomyceten und Gasteromyceten) ergeben. Bei den Uredineen sind jedenfalls die in den jungen Aecidien zur Paarung gelangenden Kerne von ziemlich entfernter Verwandtschaft. Bei *Ustilago Maydis* ist das möglicherweise ebenfalls der Fall (es könnten allerdings auch Schwesterkerne sein), dagegen sind sie bei *Ustilago Carbo* sicher sehr oft nahe verwandt, da das aus einkernigen Zellen bestehende Promycel hier nur wenigzellig ist. Rawitschers Angaben und Abbildungen sprechen wenigstens dafür, daß hier Paarung von Schwesterkernen vorkommt. Allerdings ist es keineswegs durchgreifende Regel, denn es können auch zwei Zellen ganz verschiedener Promycelien miteinander verschmelzen. *Hypochnus terrestris* verhält sich nun in dieser Hinsicht konstant, da ja hier das erste Kernpaar stets aus zwei Schwesterkernen besteht. Ob das ganz allgemein für die Autobasidiomyceten gilt, läßt sich allerdings noch nicht entscheiden. Rein konstruktiv könnte man hier zu einem Zwischengliede gelangen, bei dem die Kopulation von Schwesterzellen konstant geworden wäre. Dieser Sexualakt würde dann als überflüssiger Apparat bei den Hymenomyceten in Wegfall gekommen sein. Doch gibt es so viele Gründe, die gegen eine so nahe Verwandtschaft zwischen Ustilagineen und

Hymenomyceten sprechen, daß eine solche Konstruktion den Wert einer phylogenetischen Spekulation nicht beanspruchen kann.

Viel wahrscheinlicher ist der Anschluß der Autobasidiomyceten an die Uredineen unter Vermittlung der Auriculariaceen und Tremellinaceen. Näheres kann auch hier natürlich erst eine unter Berücksichtigung der Cytologie durchgeführte entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gerade dieser beiden letzteren Familien lehren. Die Ustilagineen sind jedenfalls als ein ziemlich isolierter Seitenzweig des Stammbaums zu betrachten, dessen Ursprung unbekannt ist. Sie stehen zweifellos den anderen beiden Basidiomycetengruppen (Uredineen und Autobasidiomyceten) am nächsten und sind daher im System unter die Basidiomyceten einzureihen, denn darüber kann wohl jetzt kein Zweifel mehr bestehen, daß die Brandspore einerseits der Teleutospore, andererseits der jungen (nicht als Dauerspore ausgebildeten) Basidie im zwei- und einkernigen Stadium homolog ist; sie alle entsprechen wiederum dem jungen Ascus.

Die Frage, ob unter den Hymenomyceten die fruchtkörperbildenden Formen oder die fruchtkörperlosen (wie *Hypochnus*) die primitiveren sind, ist nicht leicht zu beantworten. In den meisten Lehr- und Handbüchern kommt die letztere Auffassung zur Geltung, die also in dem einfacheren Bau etwas Ursprüngliches sieht. Maire (1902), dem Lotsy (1907) folgt, vertritt die andere Anschauung. Es ist hier nicht der Ort, die Verwandtschaftsverhältnisse der Hypochnaceen im einzelnen zu diskutieren. Nur daran sei erinnert, daß die fast völlige Zurückdrängung der haploiden Generation bei *Hypochnus terrestris* vielleicht dafür spricht, daß es ein reduzierter Typus ist. Wenn wir, de Bary folgend, von den Ascomyceten ausgehen, von da zu den Uredineen gelangen und an diese unter Vermittlung der Auriculariaceen und Tremellinaceen die Autobasidiomyceten anschließen, so zeigt sich in dieser Entwicklungsreihe im großen und ganzen zunehmendes Überwiegen der Paarkerngeneration. Bei *Coprinus nycthemerus* u. v. a. gehören ihr die gesamten Fruchtkörper an, bei *Armillaria* usw. kommen dazu die Rhizomorphen, bei *Hypochnus terrestris* schließlich ist das gesamte Mycel mit Kernpaaren ausgestattet. Dieser Pilz würde sonach am Ende der Reihe oder vielmehr eines Zweiges stehen, denn der Basidio-

mycetenstammbaum ist sicher vielfach verästelt. Allerdings darf nicht vergessen werden, daß dieses Prinzip allein die systematische Stellung der Hypochnaceen nicht begründen kann, denn seine konsequente Durchführung würde ja z. B. dazu führen, daß den Rhizomorphen bildenden Formen eine andere Stellung im System zuzuweisen wäre als denen, deren Fruchtkörper direkt im Mycel entstehen, eine Folgerung, der wohl niemand beipflichten wird. Außerdem ist es fraglich, ob sich alle Hypochni genau so wie *H. terrestris* verhalten. Es gibt aber noch andere Gründe, die dafür sprechen, daß sie abgeleitete Formen sind; vor allem die Schwierigkeit, sie nach unten anzuschließen, die bei der Annahme erwächst, sie seien primitiv.

Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil I und II.

Hypochnus terrestris nov. spec. bildet an kandelaberartig verzweigten Ästen Basidien, deren Entwicklung normal verläuft. In der jungen Basidie verschmelzen zwei Kerne. Der Verschmelzungskern teilt sich unter Reduktion der Chromosomenzahl. Die diploide Chromosomenzahl ist höchstwahrscheinlich 8, die haploide 4. Bei der homöotypischen Teilung entstehen 4 Kerne, von denen je einer in eine Basidiospore einwandert. Dort erfährt jeder Kern sofort eine Teilung. Die reife Basidiospore ist also zweikernig. Bei der Keimung der Basidiospore werden oft nach beiden Seiten Keimschläuche ausgetrieben. Haben diese eine gewisse Länge erreicht, so teilen sich die beiden Kerne konjugiert. Die Vermehrung der Kerne erfolgt auch weiterhin durch konjugierte Teilungen, so daß die Paarung der Kerne im Mycel bis zur Basidienbildung erhalten bleibt. Einkernige Zellen oder Zellen mit unregelmäßiger Kernzahl kommen also im Mycel gar nicht vor. Die Herkunft der Kernpaare beruht nicht auf einem Sexualakt.

Die schwarzbraunen Sporen von *Coprinus nycthemerus* keimen am apikalen Ende. Der junge, blasenförmige Keimschlauch ist oft mehrkernig. Aus ihm sprossen zarte, sich schnell verzweigende und häufig anastomosierende Fäden, deren Zellen gewöhnlich einkernig sind. An den Querwänden sind noch keine Schnallen. Diese treten in Agarkulturen gewöhnlich erst nach einigen Tagen auf. Im jungen, schnallenfreien Mycel werden die von Brefeld für andere *Coprinus*-Arten näher beschriebenen stäbchen-

förmigen Konidien in dichten Büscheln gebildet. Die Zellen dieser Stäbchen sind einkernig.

In etwas älterem Mycel sind die Hyphen länger und breiter als bei ganz jungen Keimlingen. Hier sind dann auch zweikernige Zellen häufig; seltener sind mehrkernige.

Die erste Anlage einer Schnalle ist eine Ausstülpung aus der scheitelwärts von der Querwand gelegenen Zelle. Dieselbe krümmt sich und tritt mit der basalen Zelle direkt unterhalb der Querwand in Kommunikation. Durch eine schräge Wand, die mit der Querwand einen nach dem Scheitel offenen, stumpfen Winkel bildet, wird die Schnalle von ihrer Ursprungszelle abgegrenzt. In jungen Schnallen sind zwei kleine, sich stark färbende Körper nachweisbar, die später anscheinend degenerieren. Ihre Natur und Bedeutung konnte nicht aufgeklärt werden. Die mit Schnallen versehenen Hyphen bestehen häufig aus zweikernigen Zellen, die kürzere oder längere Züge bilden können. Die Zweikernigkeit der Zellen ist jedoch keine regelmäßige. Eingestreut finden sich größere oder kleinere Gruppen einkerniger Zellen, auch drei- und vierkernige kommen vor. Fruchtkörper werden meistens im Schnallenmycel gebildet, können indessen auch im schnallenlosen auftreten. Die ersten Anlagen der Fruchtkörper sind zweikernige, inhaltreiche Zellen, die als Seitenzweige von zwei- oder einkernigen Mycelzellen auftreten. Die beiden Kerne sind echte Paarkerne, die sich durch konjugierte Teilung vermehren. Sonach enthalten alle Zellen der Fruchtkörperanlagen Kernpaare. Ein Fruchtkörper nimmt gewöhnlich von mehreren einkernigen Anlagen seinen Ursprung. Dieselben bilden Fäden, die sich verzweigen und alsbald dicht miteinander verflechten. Ursprünglich enthält jede Zelle nur ein Kernpaar; in den großen Endzellen des Volvagewebes sind jedoch oft mehrere Paare anzutreffen. Eine überaus starke Vermehrung erfahren die Kerne in den großen Zellen des Stiels, wo sie oft in großen Haufen zusammenliegen. Auch hier scheint aber die paarige Anordnung nicht verloren zu gehen. Die jungen Basidien enthalten je ein Kernpaar. Die Basidienentwicklung verläuft normal.

Straßburg i. E., Botanisches Institut.

Nachschrift.

Während diese Arbeit im Druck war, erhielt ich das Aprilheft des Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1913, 40, mit einer Abhandlung von Michael Levine, betitelt: Studies on the cytology of the Hymenomycetes, especially the Boleti. Bezüglich des Inhalts dieser Arbeit verweise ich auf das Referat, das sich im gleichen Hefte dieser Zeitschrift (S. 638) findet. Hier gehe ich nur insoweit darauf ein, als Berührungspunkte mit meinen Untersuchungen vorhanden sind. Es ist dies vor allem die Frage nach der Entstehung der Kernpaare bei den Hymenomyceten. Levine glaubt der Lösung dieser Frage näher gekommen zu sein; doch bedeuten seine Untersuchungen gegenüber denen von Nichols eigentlich kaum einen Fortschritt. Das rührt hauptsächlich daher, daß er ebensowenig wie Nichols die kontinuierliche Entwicklung eines Hutpilzes von der Spore bis zur ersten Anlage der Fruchtkörper verfolgt hat. Es gelten darum die Bemerkungen, die ich über die Arbeit von Nichols gemacht habe, im großen und ganzen auch für die von Levine. Der Verf. hat Mycelien von *Pholiota praecox* und *Collybia relutipes* aus Basidiosporen gezogen, ferner die Mycelien von vier *Polypori* und *Coniophora cerebella* kultiviert, die er sich von der Association internationale des Botanistes hat kommen lassen. Sieben Tage alte Mycelien von *Pholiota* bestehen aus ein-, zwei- und vielkernigen Zellen. Im Mycel von *Collybia* scheinen zweikernige Zellen vorzuwiegen, doch kommen an den Enden der Hyphen auch einkernige vor, aus denen Oidien entstehen. Bei den *Polypori* fand Verf. Serien zweikerniger Zellen, bei *P. versicolor* daneben solche, die bestimmt nur einen Kern enthielten. Das Mycel von *Coniophora* soll regelmäßig zweikernige Zellen aufweisen. Aus all diesen Beobachtungen zieht Verf. folgenden Schluß: »It is plain, that the binucleated condition is fixed in all these forms long before they proceed to the formation of a carpophore«. Um diesen Satz zu beweisen, hätte gezeigt werden müssen, daß die Fruchtkörper tatsächlich immer aus derartigen, aus zweikernigen Zellen bestehenden Mycelfäden hervorgehen. Das ist nicht geschehen. Wir sahen nun oben, daß bei *Coprinus nycthemerus* ebenfalls im Mycel streckenweise zweikernige Zellen vorkommen. Mit

der einmaligen Entstehung ist aber dieser zweikernige Zustand keineswegs fixiert, denn es kommt sehr oft vor, daß zwischen diese zweikernigen Zellzüge streckenweise einkernige Zellen eingeschaltet sind. Wir sahen ferner, daß die Fruchtkörperanlagen durchaus nicht notwendigerweise aus solchen zweikernigen Mycelzellen hervorgehen; sie können auch aus einkernigen entstehen. Damit ist Levines Hypothese für *Coprinus nycthemerus* als irrig erwiesen. Ob es Hutpilze gibt, für die sie zutrifft, wäre erst noch zu zeigen.

Etwas anderes ist es, wenn es sich um Formen handelt, die, wie *Hypochnus terrestris*, keine Hüte, sondern freie Hymenien bilden. Es wäre möglich, daß *Coniophora cerebella* sich ähnlich verhält wie *Hypochnus*, und damit wäre der Befund Levines, daß hier das Mycel regelmäßig aus zweikernigen Zellen besteht, plausibel. Für die Beurteilung der Ergebnisse, die an den Polypori und an *Coniophora* gewonnen sind, ist es sehr wichtig, zu wissen, woher die Mycelien, die L. von der Association bezogen hat, stammen. *Polyporus betulinus* z. B. ist von Miß Cool aus Fruchtkörpergewebe isoliert worden. Da dessen Zellen notorisch Paarkerne enthalten, so kann es nicht wundernehmen, wenn das so gewonnene Mycel ebenfalls paarkernig ist!

Zitierte Literatur.

1884. Bary, A. de, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze.
1904. Blackman, V. H., On the fertilisation, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. *Ann. of bot.* **18**, 323.
1906. Blackman and Fraser, On the sexuality and development of the ascocarp of *Humaria granulata*. *Proc. R. Soc. London.* **76**.
1877. Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie III: Basidiomyceten I. Teil.
1889. —, Dasselbe VIII: Basidiomyceten III. Teil (Autobasidiomyceten).
1912. —, Dasselbe XV: Brandpilze und Brandkrankheiten V. Teil.
1910. Brown, W. H., The development of the ascocarp of *Leotia*. *Bot. Gaz.* **50**, 443.
1905. Christman, A. H., Sexual reproduction of the rusts. *Ebenda.* **39**, 267.
1905. Claußen, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Boudiera. Bot. Zeitg.* **68**, 1.
1912. —, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot.* **4**, 1.
1912. Cool, C., Beitrag zur Kenntnis der Sporenkeimung und Reinkultur der höheren Pilze. Mededeelingen uit het Phytopathologisch Laboratorium »Willie Commelin Scholten« Amsterdam. **3**, 5.

1895. Dangeard, P. A., Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. Le Botaniste. **4**, 119.
1901. Duggar, B. M., Physiological studies with reference to the germination of certain fungous spores. Bot. Gaz. **31**, 38.
1912. Faull, J. H., The cytology of Laboulbenia chaetophora and L. Gyriniolarum. Ann. of bot. **26**. No. 52.
1902. Ferguson, M., A preliminary study of the germination of the spores of Agaricus campestris and other Basidiomycetes. U. S. Department of Agriculture.
1911. Fries, R. E., Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von Nidularia. Zeitschr. f. Bot. **3**, 145.
1911. Fuchs, J., Über die Beziehungen von Agaricaceen und anderen humusbewohnenden Pilzen zur Mycorrhizenbildung der Waldbäume. Bibliotheca botanica.
1913. Guillermond, A., Les Progrès de la cytologie des Champignons. Progr. rei botanicae. **4**. Heft 3/4.
1900. Harper, R. A., Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. Ann. of bot. **14**, 321.
1902. —, Binucleate cells in certain Hymenomycetes. Bot. Gaz. **32**, 1.
1911. Kniep, H., Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von Armillaria mellea. Zeitschr. f. Bot. **3**, 529.
1907. Lotsy, J. P., Vorlesungen über botanische Stammesgeschichte I.
1906. Lyman, G. R., Culture studies on polymorphism of Hymenomycetes. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. **33**, 125.
1902. Maire, R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse Paris.
1903. —, Recherches cytologiques sur le Galactinia succosa. Compt. rend. de l'Ac. d. Sc. Paris. **137**, 769.
1910. McCubbin, W. A., Development of the Helvellineae. Bot. Gaz. **49**, 195.
1904. Nichols, S. P., The nature and origin of the binucleated cells in some Basidiomycetes. Transact. Wiscons. Acad. of sc. Madison. **15**, 30.
1912. Rawitscher, F., Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zeitschr. f. Bot. **4**, 673.
1901. Ruhland, W., Zur Kenntnis der intracellulären Karyogamie bei Basidiomyceten. Bot. Zeitg.

Tafelerklärung.

Taf. II und III. Hypochnus terrestris.

Fig. 1—24. Zeiß Apochr. 2 mm (homog. Imm.) num. Apertur 1,3. Komp. Ok. 8. Abbes Zeichenapparat.

Fig. 25—28. Zeiß Apochr. 2 mm (homog. Imm.) Apert. 1,3. Komp. Ok. 6 Zeichenapp.

Fig. 1. Junge Basidie im Zweikernstadium.

Fig. 2. Desgl.; die beiden Kerne sind soeben verschmolzen, die Nucleoli noch nicht.

- Fig. 3. Basidie mit dem sekundären Basidienkern.
 Fig. 4. Basidienkern im Synapsisstadium.
 Fig. 5. Kern im postsynaptischen Spiremstadium.
 Fig. 6 u. 7. Diakineseartige Stadien.
 Fig. 8. Kern kurz vor der heterotypischen Teilung. Die Membran ist geschwunden; multipolare Spindel.
 Fig. 9, 10, 11. Teilungsstadien des sekundären Basidienkerns (heterotypische Teilung).
 Fig. 12. Homöotypische Teilung.
 Fig. 13. Basidie im Vierkernstadium, mit Sterigmenanlagen.
 Fig. 14. Etwas älteres Stadium als 13. Von den vier Kernen wandert einer in ein Sterigma ein.
 Fig. 15. Ein Kern ist in die Spore eingewandert.
 Fig. 16. Kern im Begriff, in eine Spore einzuwandern.
 Fig. 17 u. 18. Kernteilung in der Spore.
 Fig. 19. Junge, zweikernige Spore, noch in Verbindung mit der Basidie.
 Fig. 20. Basidiospore nach der Abtrennung, kurz vor der Keimung.
 Fig. 21. Junger, noch einzelliger Keimling. Die beiden Kerne sind stark gewachsen.
 Fig. 22 u. 23. Keimlinge mit den ersten konjugierten Teilungen.
 Fig. 24. Zweizelliger Keimling. In jeder Zelle ein Kernpaar.
 Fig. 25. Zweizelliger Keimling. Das Kernpaar hat sich in jeder Zelle durch konjugierte Teilung vermehrt. Die Querwände zur Abgliederung der 4 Zellen sind noch nicht angelegt.
 Fig. 26. Endzelle eines Mycels.
 Fig. 27. Dasselbe; Kernpaar in konjugierter Teilung.
 Fig. 28. Alte Zelle aus einem Mycel.

Taf. IV und V. *Coprinus nycthemerus*.

Alle Figuren gezeichnet mit Abbes Zeichenapp. unter Verwendung von Zeiß Apochr. 2 mm (homog. Imm.) num. Ap. 1,3 und Komp. Ok. 6.

- Fig. 1. Junger Keimling aus einer Basidiospore. Zellen des Mycels einkernig.
 Fig. 2. Konidienbüschel (Stäbchenfruktifikation).
 Fig. 3. Mitose in der Endzelle eines jungen Mycels.
 Fig. 4. Anlage einer Schnalle (mit zwei Inhaltskörpern) an der zweikernigen Endzelle eines Mycelzweigs.
 Fig. 5 u. 6. Junge Seitenäste mit Schnallenbildung. In Fig. 6 ist die schräge Schnallenwand schon gebildet, die Inhaltskörper noch vorhanden.
 Fig. 7. Ursprung eines älteren, schnallenführenden Seitenzweigs an einer schnallenlosen Hyphe. Von den Inhaltskörpern ist nichts mehr zu sehen.
 Fig. 8. Junger Seitenzweig mit Schnalle, deren schräge Wand gebildet ist. Inhaltskörper anscheinend in Degeneration begriffen.
 Fig. 9. Drei Endzellen einer Hyphe. Die Spitzenzelle bildet eine Schnalle.
 Fig. 10. Schnallenbildung in etwas älteren Hyphenzellen. Bei a eine junge Anlage, bei b eine fertige Schnalle. Hier die Inhaltskörper offenbar in Degeneration. Spitzenwärts von a und basalwärts von b liegen schnallenfreie Zellen.

Fig. 11. Ende einer schnallenführenden Hyphe. Endzelle dreikernig.

Fig. 12. Ende einer Hyphe; bei a Schnalle mit abnorm angelegter Wand; darüber liegende Zelle vierkernig.

Fig. 13. Zwei ältere Zellen vom Schnallenmycel, die eine drei-, die andere zweikernig.

Fig. 14. Einzellige Fruchtkörperanlage.

Fig. 15. Zweizellige Fruchtkörperanlage.

Fig. 16. Einzellige Fruchtkörperanlage mit junger Schnalle, die mit der Basalzelle noch nicht in Verbindung getreten ist.

Fig. 17. Dreizellige Fruchtkörperanlage.

Fig. 18 u. 19. Etwas ältere Anlagen von Fruchtkörpern.

Fig. 20. Ende einer Hyphe, die sich an der Bildung eines Fruchtkörpers beteiligt. In der Spitzenzelle vier kleine Kerne, offensichtlich durch konjugierte Teilung eines Kernpaares entstanden.

Fig. 21. Dasselbe; die beiden Endzellen enthalten je vier junge Kerne.

Fig. 22. Junge, zweizellige Fruchtkörperanlage; die beiden Zellen sind soeben durch Teilung entstanden.

Fig. 23. Verzweigter Seitenast des Volvagewebes. Zellen mit je einem Kernpaar; Endzellen ohne Schnallen.

Fig. 24. Spitzenzelle des Velum universale, mit 2 Kernpaaren.

Fig. 25. Desgl., mit 6 Kernpaaren.

Fig. 26. Zwei Endzellen aus dem Velum universale; mit Schnallen.

Fig. 27 u. 28. Querschnitte durch Zellen eines Fruchtstiels. In Fig. 28 ist paarige Anordnung der Kerne erkennbar.





H. Pringsheim



H. Frieser gez



H. Fischer

St. Louis, Mo. Berlin



Fig. 1 (Fl. I).

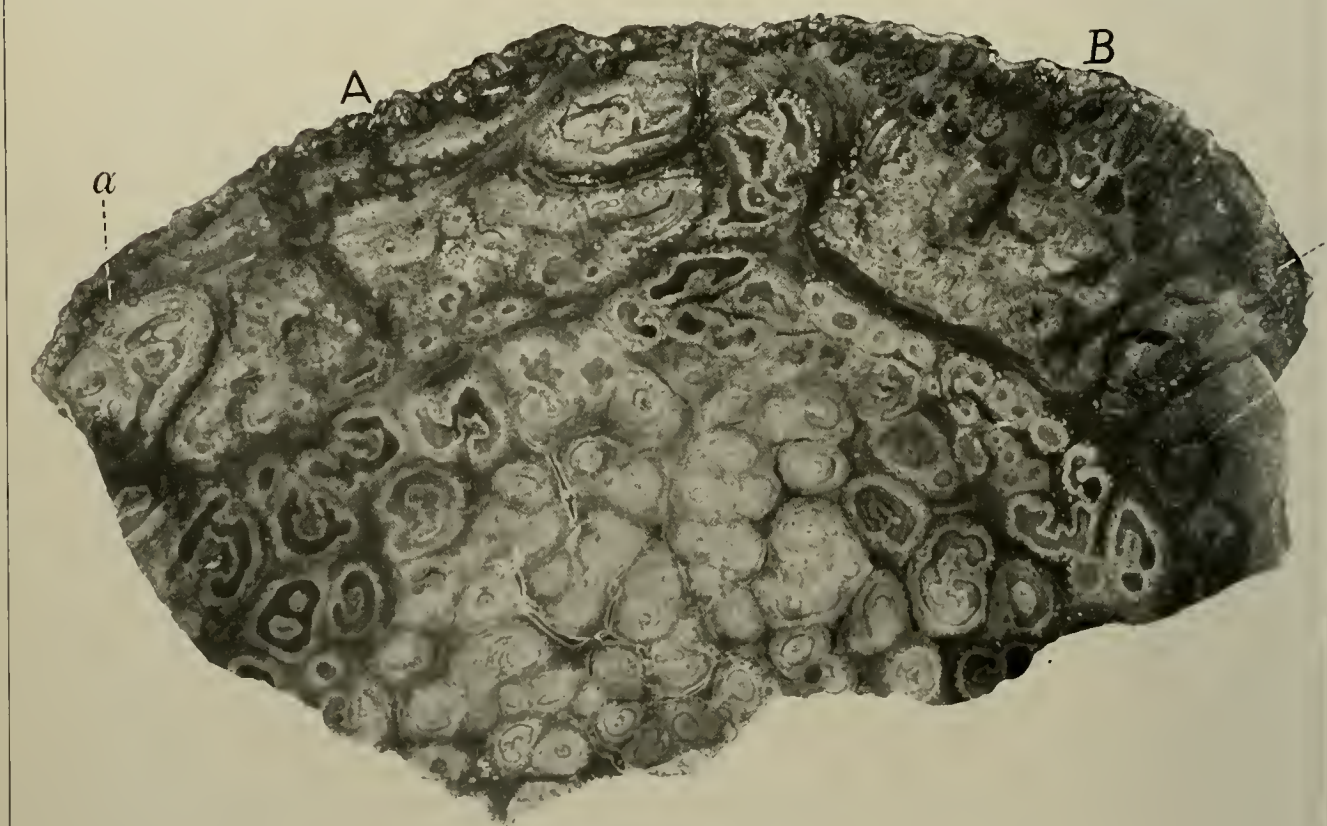


Fig. 2 (Fl. IIa).



Fig. 3 (Fl. IIb).



Fig. 4 (Fl. III).

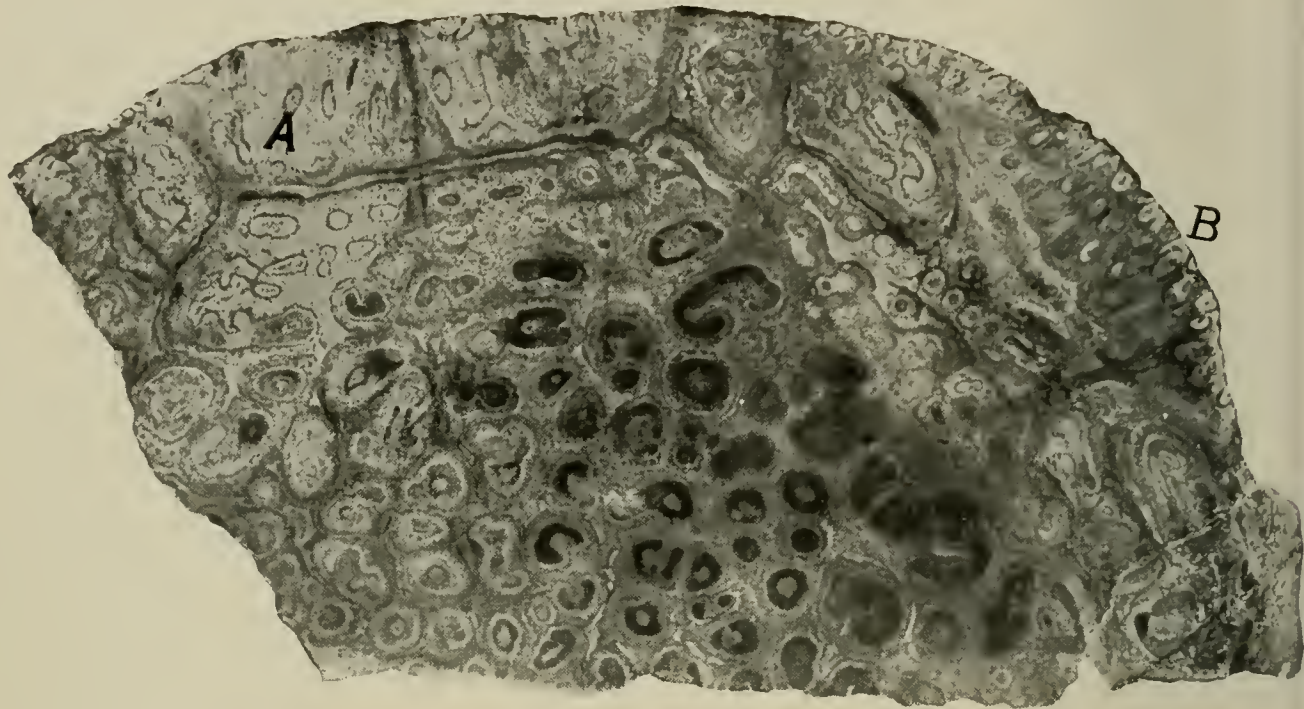


Fig. 5 (Fl. IV).

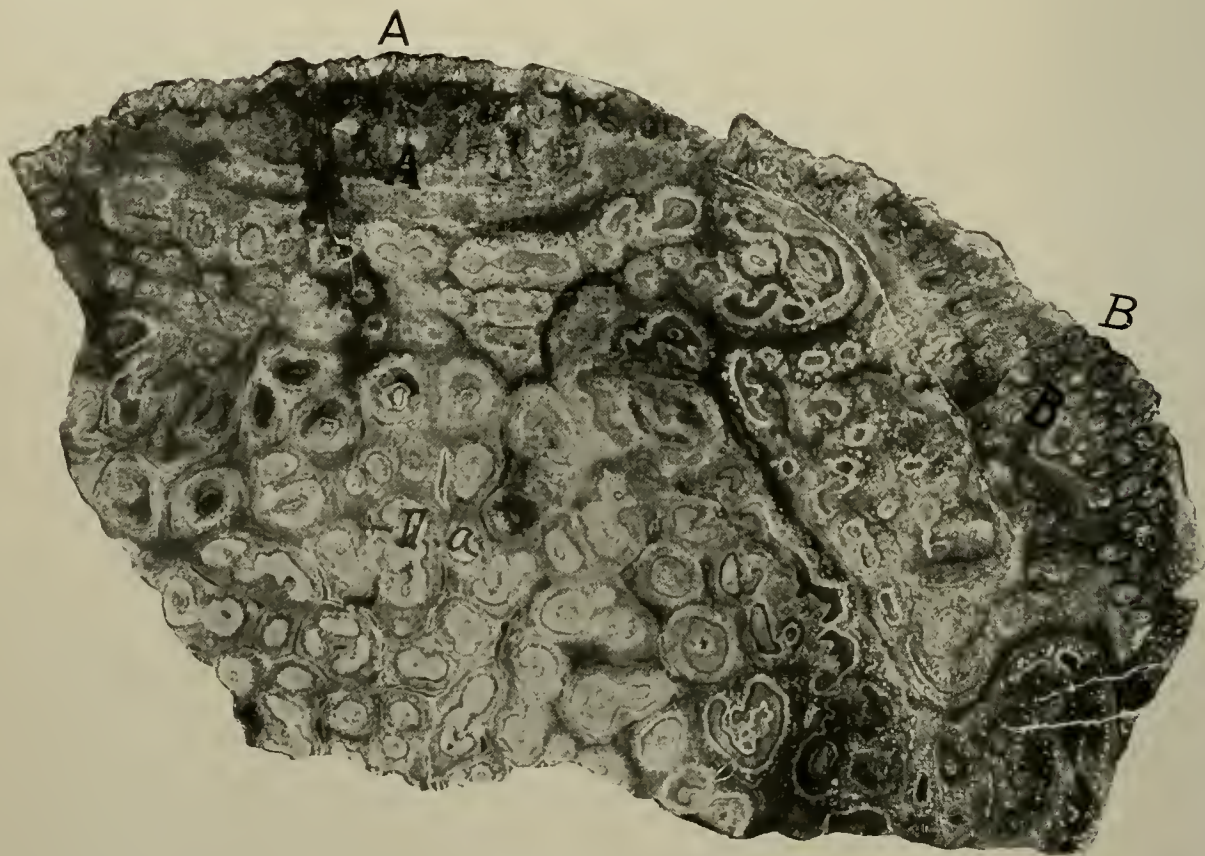


Fig. 6 (Fl. — IIa).

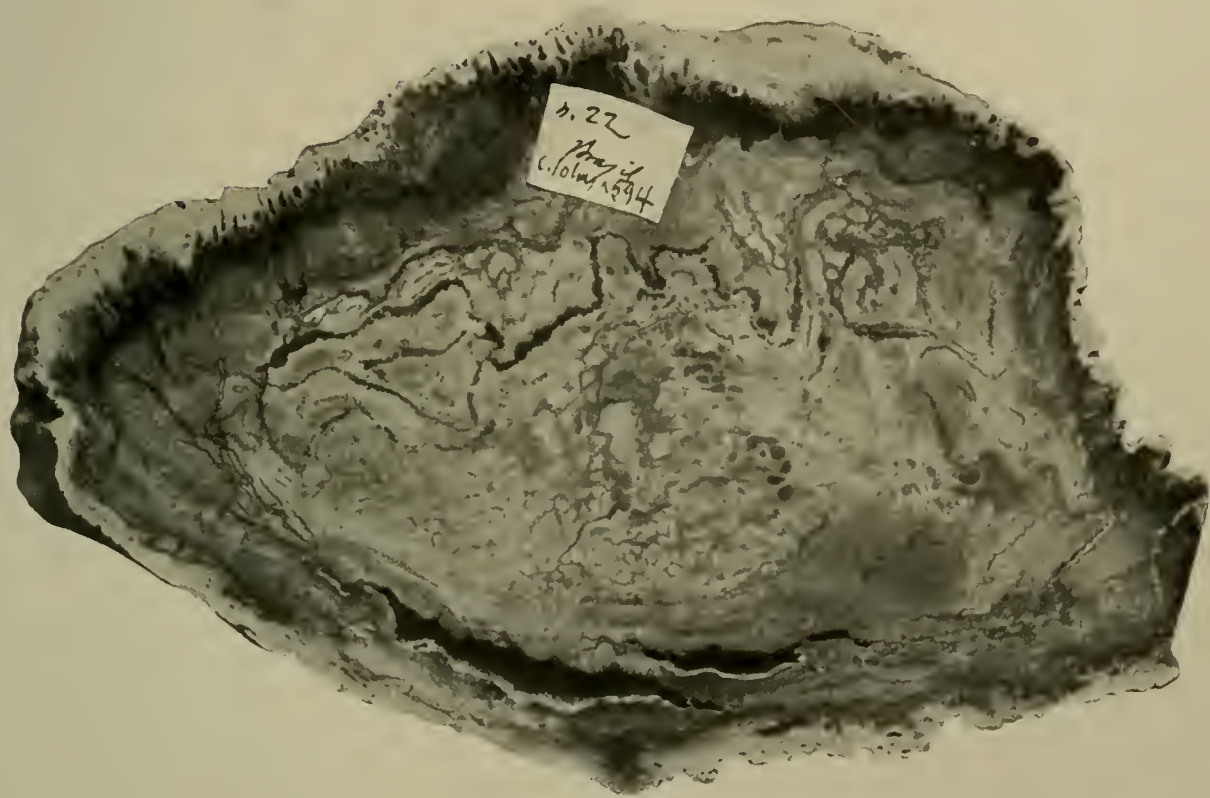


Fig. 7.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [5](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I. II. 593-637](#)