

Zur Entwicklungsgeschichte von *Polystigma rubrum* DC.

Von
Wilhelm Nienburg.
Mit 17 Abbildungen im Text.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Einleitung und Methodisches.

Polystigma rubrum hat jahrzehntelang in der Mycologie eine gewisse Berühmtheit genossen, weil es nach den Untersuchungen von Fisch und Frank aus den Jahren 1882 und 1883 der einzige reine Ascomycet war, der dieselben Befruchtungsverhältnisse aufzuweisen schien, wie sie Stahl für die Flechtenascomyceten entdeckt hatte. Wie Stahl für *Collema*, bildete Fisch für *Polystigma* ein vielzelliges, schraubig gewundenes Askogon ab, das sich in eine fadenförmige Trichogyne verlängerte. Diese trat durch die Spaltöffnungen der Wirtspflanze nach außen und an ihrer freien Spitze sah Fisch häufig die in krugförmigen Spermogonien gebildeten Spermastien kleben. Frank glaubte sogar eine deutliche Kopulation zwischen Spermastium und Trichogynspitze gesehen zu haben. Die Trichogyne stirbt dann später ab, worauf aus den Askogonzellen die askogenen Hyphen hervorsprossen.

Diese Angaben fanden fast allgemeine Anerkennung, bis im Jahre 1912 Blackmann und Welsford mit einer Arbeit hervortraten, in der sie zu Resultaten kamen, die den älteren stark widersprechen. Ein schraubig gewundenes Askogon fanden sie zwar auch, aber die Trichogyne, die viel unregelmäßiger gebaut ist als Fisch sie gezeichnet hat, konnten sie niemals bis an die Oberfläche verfolgen. Angeklebte oder gar kopulierte Spermastien sind dementsprechend nicht zu beobachten. Ihr Kern zeigt zudem Zeichen von Degeneration. Von einem

Befruchtungsvorgang im Sinne von Stahl kann also gar keine Rede sein.

Blackmann und Welsford stellen aber überhaupt die Mitwirkung des Archikarps an der Perithecieentwicklung in Abrede. Alle Zellen sollen zugrunde gehen, ehe die askogenen Hyphen aus rein vegetativem Gewebe entstehen. Das ist der Punkt, in dem ich mit den beiden englischen Autoren nicht übereinstimme. Schon bevor ihre Arbeit erschien, war ich zu ganz bestimmten Vorstellungen über den Bau des Archikarps gekommen, die mir ihre Angaben als unvollständig erscheinen ließen. Das gab mir Veranlassung, meine Untersuchungen weiter zu verfolgen, bei denen es sich herausstellte, daß doch ein typischer Sexualakt bei *Polystigma* auftritt.

Polystigma rubrum DC. ist der Erreger der roten Fleckenkrankheit der Pflaumenblätter. Die Entwicklung der Perithecieen von der keimenden Askusspore bis zum reifen Askus dauert ungefähr ein Jahr. Die im Frühjahr auf jungen Blättern keimenden Sporen erzeugen in 5—6 Wochen die das Stroma bildenden orangeroten Flecken. Als bald entstehen die Spermogonien und etwas später im Juli und August die Archikarprien. Deren Entwicklung geht zunächst sehr langsam vor sich, erst im Dezember erfolgt in den abgestorbenen und am Boden liegenden Blättern die Befruchtung. Die askogenen Hyphen entwickeln sich dagegen ziemlich schnell, schon im Februar findet man junge Asci und im März sind die Sporen ausgebildet.

Da die Einzelheiten dieses Lebensganges nicht bekannt waren, mußte ich während der ganzen Vegetationszeit in regelmäßigen Abständen Material sammeln. Ich habe das in den Jahren 1910 und 1911 durchgeführt, so daß mir für den Zeitraum von Mitte Juli bis Mitte März in Abständen von 14 Tagen fixiertes Material zur Verfügung stand. Es stammte aus Ferch bei Werder a. d. Havel, wo die Krankheit in den Obstgärten sehr häufig ist, und wo auch Frank sein Material sammelte. Nachdem sich im ersten Winter gezeigt hatte, daß es Schwierigkeiten macht, unter den abgefallenen und halb verrotteten Blättern die Stromata des Pilzes am Boden zu finden, brachte ich im Herbst 1911 ein größeres Quantum kranker und schon abgefallener Blätter in meinen Garten in Frohnau i. d. Mark.

Dort wurden die Blätter in große leere Blumentöpfe gelegt, wobei immer nur der Boden des Topfes von Blättern bedeckt war. Von dem so im Freien überwinterten Material konnte ich regelmäßig ohne Schwierigkeiten, unabhängig vom Schneefall und dgl. fixieren. Daß sich der Pilz unter diesen Bedingungen normal entwickelte, zeigte sich daran, daß er reichlich Askosporen erzeugte, mit denen im Frühjahr 1912 zwei junge Pflaumenbäume künstlich infiziert werden konnten. An *Polystigma* kranke Bäume gibt es in der weiteren Umgebung meines Gartens sonst nicht. Nachdem die infizierten Pflaumenblätter im Sommer 1912 vor dem Abfallen sorgfältig abgelesen und vernichtet waren, zeigte sich 1913 keine Spur der Krankheit wieder. Ein neuer Beweis dafür, daß sich der Pilz nur durch die Askussporen verbreitet und nicht etwa in den Knospen überwintert.

Fixiert wurde mit Zinkchlorid-Eisessig-Alkohol nach Juel, der schwächeren Flemmingschen Flüssigkeit und Chromessigsäure, von denen sich die Juelsche Flüssigkeit am besten bewährte. Eingebettet wurde in Paraffin, und gefärbt meistens mit Hämatoxylin-Eisenalaun-Orange.

Die Vergrößerung der Figuren beträgt ca. 1300 $\times$.

Bau und Entwicklung des Archikarps.

Die Keimung der Askussporen ist von Fisch richtig beschrieben worden, wie ich mich durch eigene Beobachtungen überzeugt habe. Das Wachstum des vegetativen Mycel, sowie den Bau der Spermogonien und Spermastien haben Blackman und Welsford eingehend geschildert. Ich wüßte ihren Angaben nichts Wesentliches hinzuzufügen und gehe deshalb gleich zur Darstellung der Archikarpientwicklung über.

Diese werden erst angelegt, wenn das Stroma des Pilzes schon eine ziemliche Dicke erreicht hat. Fig. 1 stellt ein solches Stadium dar. Die Zellen des Pflaumenblattes sind durch die Hyphen weit auseinander gedrängt, nur die obere und untere Epidermis bilden noch eine geschlossene Schicht. Von dem Mesophyll dagegen findet man nur hin und wieder einzelne meistens abgestorbene Zellen. Nur selten, wie in der Zelle links unten in Fig. 1a, sind Plasmareste und ein Kern erhalten. In

dem gleichmäßig hellgefärbten Mycel fallen die jungen Archikarprien als kleine plasmareiche und dunkler gefärbte Hyphenknäuel auf. Der Bau dieser unregelmäßig schraubigen Hyphe

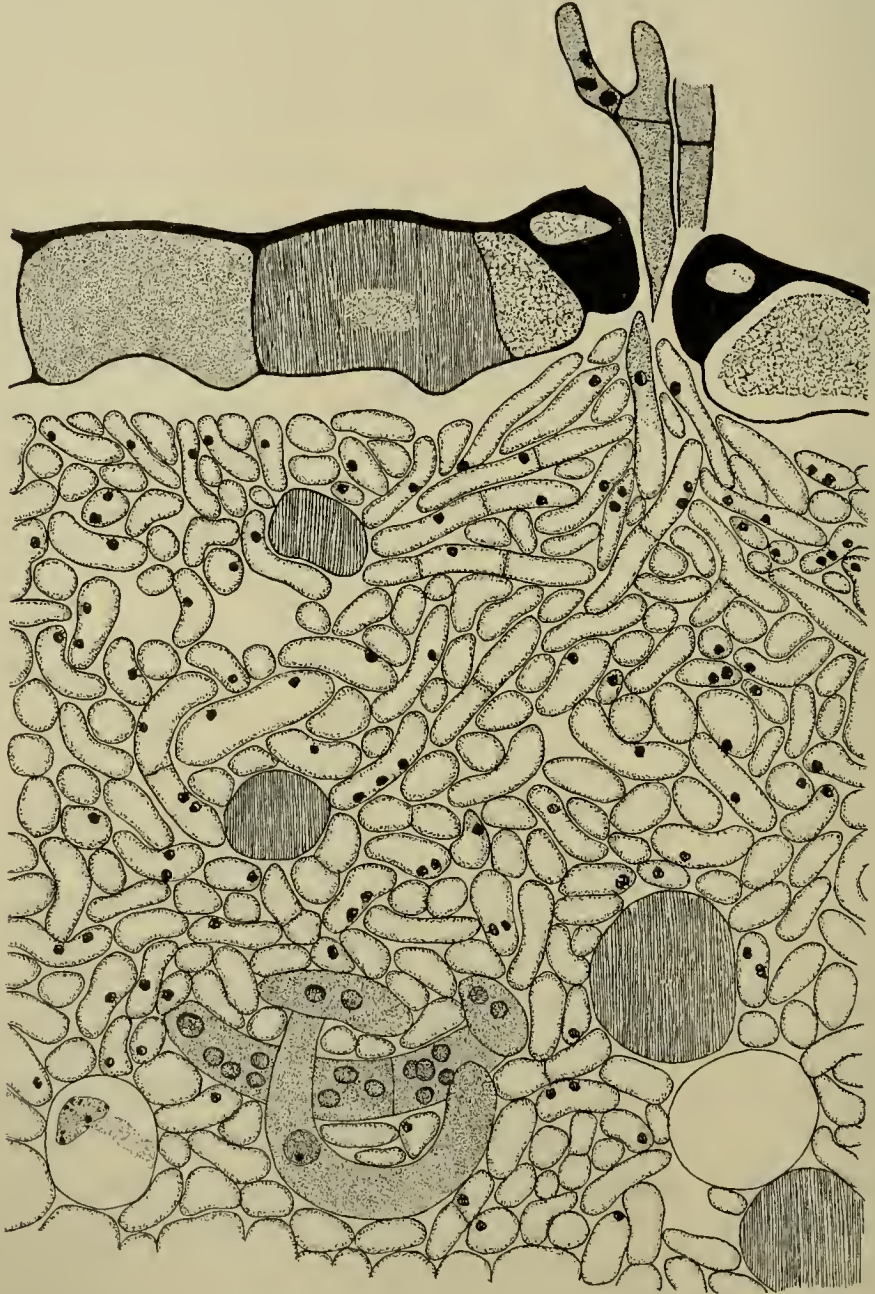


Fig. 1a. Schnitt durch ein jungliches Stroma von Polystigma. Untere Epidermis des Pflaumenblattes nach oben gerichtet. Unten links die Anfänge des Archikarps. Aus der Spaltöffnung kommen vegetative Hyphen.

ist auf den jüngeren Stadien sehr schwer zu erkennen. Fig. 1a und 1b stellen zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch eine derartige junge Anlage dar. Mit Sicherheit läßt sich nur sagen,

daß man Zellen mit zahlreichen kleinen und solche mit wenigen großen Kernen feststellen kann. Weiter ist es sicher, daß auf diesem Stadium noch keine Trichogyne vorhanden sind. Die Hyphen, die auf Fig. 1a aus der Spaltöffnung hervorragen, sind rein vegetativer Natur. Das zeigt sich nicht nur daran, daß sie keine Verbindung mit dem Archikarp haben, sondern vor allem dadurch, daß sie schon da sind, wenn noch gar keine Archikarprien zu finden sind. Das wird auch von Blackman und Welsford betont und mit Abbildungen belegt. Die Hyphen haben offenbar ein großes Sauerstoffbedürfnis und drängen sich überall, wo es möglich ist, d. h. durch die Spaltöffnungen, an die Oberfläche.

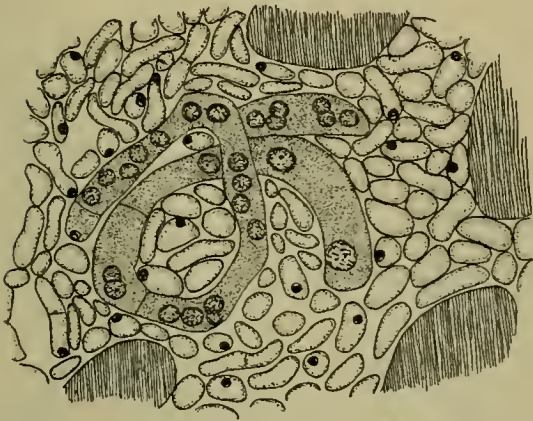


Fig. 1b. Nebenschnitt der Fig. 1a mit dem Rest des Archikarpanfangs.



Fig. 2. Junges Archikarp, in dem bis auf die Trichogyne schon alle wesentlichen Teile ausgebildet sind.

Das vegetative Mycel trägt in der Fig. 1 noch deutlichen Hyphencharakter, erst wenn es sich durch gegenseitigen Druck in ein Plektenchym verwandelt hat, ist auch das junge Archikarp so weit herangewachsen, daß man seine wichtigsten Teile nunmehr deutlich erkennen kann (Fig. 2). Wir finden jetzt eine Schraube, die mit einer kurzen, wenigkernigen Zelle aus dem Mycel entsteht (oben Mitte). Daran schließt sich (nach links) eine langgestreckte Zelle mit vielen kleinen Kernen. Es folgt eine ähnlich gebaute Zelle, die aber nur einen großen Kern enthält. Auch die nächste hat nur einen ziemlich großen Kern, ist aber sehr viel kürzer als die beiden vorhergehenden. Es

kommen nun zwei Zellen mit je zwei kleinen Kernen und dann geht die Schraube in Zellen mit einer unregelmäßigen Zahl kleiner Kerne über. Charakteristisch dafür ist, daß die Zahl der Kerne erst ansteigt und dann allmählich wieder sinkt. Ferner ist charakteristisch, daß der Nucleolus, der in den beiden einkernigen Zellen sehr groß und deutlich ist, in den kurzen

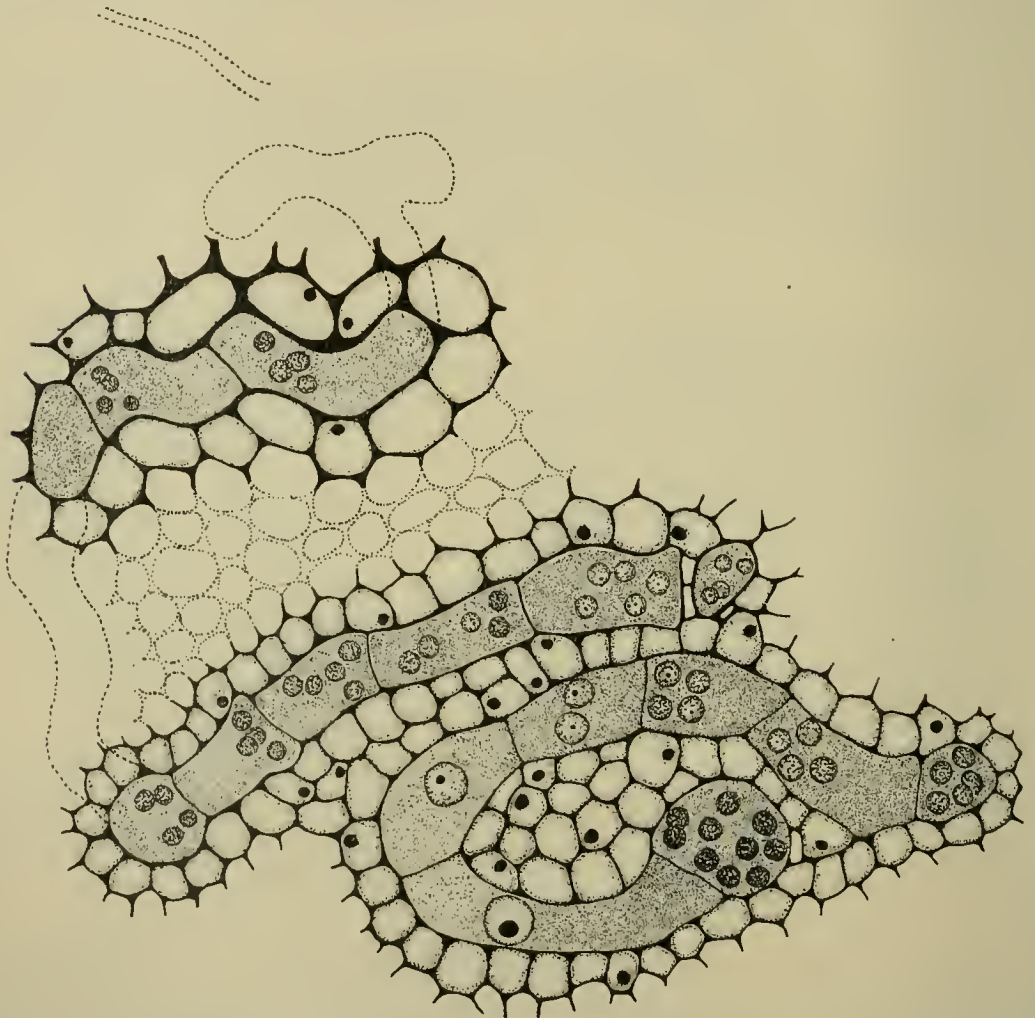


Fig. 3. Archikarp, das noch nicht völlig ausgewachsen ist, aber schon die Trichogyne gebildet hat.

Zellen mit den kleinen Kernen allmählich immer undeutlicher wird. Auch in der langen Zelle mit den vielen kleinen Kernen ist er schwer zu differenzieren, aber immer vorhanden. Das Ende der Schraube (Fig. 2 rechts oben) verliert sich wieder im vegetativen Gewebe, eine Trichogyne ist auch jetzt noch nicht zu finden. Wir haben also schon auf diesem Stadium drei Zellen, die in jedem Archikarp, welchen Alters es auch sei, in

der gleichen Anordnung auftreten: die lange Zelle mit vielen kleinen Kernen, die lange Zelle mit einem großen und die kurze Zelle mit einem großen Kern.

In Fig. 3 ist ein solches Archikarp etwas weiter entwickelt dargestellt. Wir haben wieder die langgestreckte einkernige Zelle (unten Mitte), ausgezeichnet durch einen Kern mit großem Nucleolus. Rechts davon ist die lange vielkernige Zelle angeschnitten. Sie ist senkrecht zu der einkernigen orientiert und deshalb nur quer geschnitten. Auf der anderen Seite schließt sich an die lange einkernige die kurze einkernige Zelle, dann eine zweikernige, worauf die unregelmäßig gebauten Zellen folgen. Diese sind jetzt zahlreicher als in den früheren Stadien und setzen sich nach oben in die sogenannte Trichogyne fort. Diese ist immer unregelmäßig hin und her gebogen, weshalb es sehr schwer ist, größere Stücke davon zu verfolgen. Bei dem in Fig. 3 gezeichneten Archikarp sind die nicht im Schnitt befindlichen Verbindungsstücke durch punktierte Linien bezeichnet. Auf den Bau der Trichogyne will ich erst eingehen bei der Schilderung des einzigen Falles, wo sie sich in ihrer ganzen Ausdehnung in demselben Schnitt befand. Es fällt in der Fig. 3 noch auf, daß die Zellen des vegetativen Mycel größer geworden sind, und daß das Archikarp keine regelmäßige Schraube wie in Fig. 2 bildet, sondern unregelmäßig hin und her gewunden ist.

Die drei bisher geschilderten Stadien fanden sich alle in Material, das Ende Juli oder Anfang August gesammelt war. Um diese Zeit sind also bei den meisten Archikarprien schon alle Elemente ausgebildet, was natürlich nicht ausschließt, daß besonders an den Rändern der Stromata noch ganz junge Stadien zu finden sind. Im Spätsommer und Herbst verändern sich die Archikarprien im allgemeinen nur insofern, als alle Zellen und entsprechend ihre Kerne größer werden. Im Dezember sind sie ausgewachsen. Fig. 4 zeigt, welche Größe sie dann erreicht haben und der Vergleich mit der ebenso orientierten Fig. 3 läßt ferner erkennen, daß dabei hauptsächlich die Breitenausdehnung der Zellen zunimmt. Hand in Hand damit geht eine Vergrößerung der vegetativen Zellen, was seinerseits wieder ein bedeutendes Dickerwerden des Stroma zur Folge hat.

Die Einzelheiten des Baues eines reifen Archikarps mögen die Figg. 5—7 illustrieren. Fig. 5 gibt eine gute Vorstellung davon, wie sich die Schraube aus dem vegetativem Gewebe differenziert. Wir sehen da die lange Zelle mit den vielen und kleinen Kernen. Ihre Kerne sind gegenüber dem Stadium der Fig. 2 nicht wesentlich gewachsen, sie haben aber jetzt einen deutlichen Nucleolus, der immer ganz dicht an die Kernmembran gedrückt ist. Manchmal ragt er sogar ein Stückchen über sie

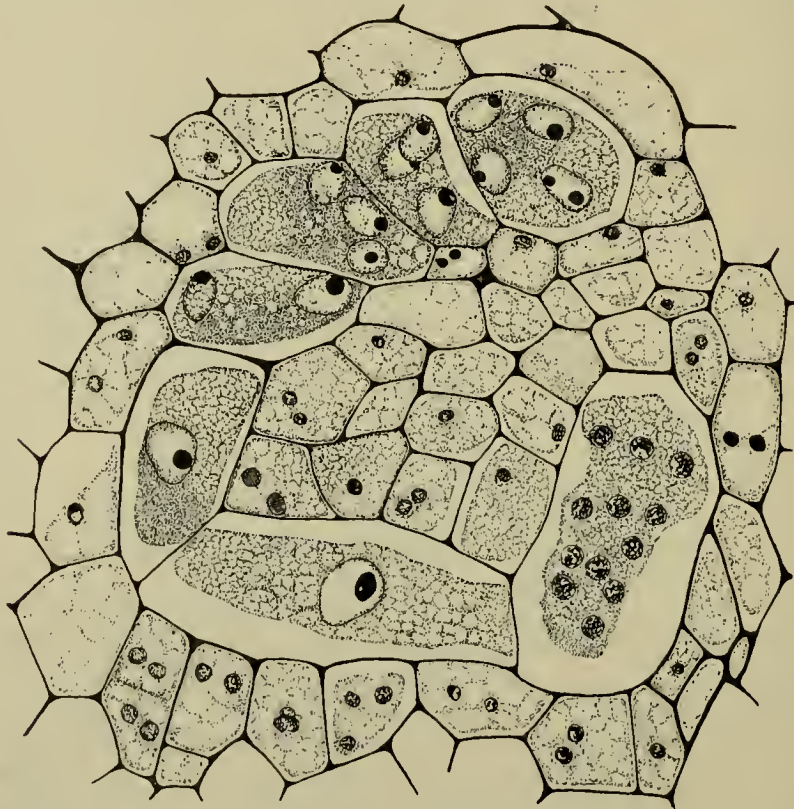


Fig. 4. Mittlerer Teil eines reifen Archikarps. Zellinhalt geschrumpft.

hinaus. Ob das auf mangelhafte Fixierung zurückzuführen ist, will ich dahingestellt sein lassen, möchte aber doch darauf hinweisen, daß ein solches Verhalten für die Pilzkkerne charakteristisch sein könnte. Man vergleiche nur die Bilder zu Harpers *Phyllactinia*arbeit. Der Übergang der langen Zelle in das vegetative Gewebe wird durch eine Zelle vermittelt, die in ihrer Gestalt den vegetativen, in ihrem reichen Plasmagehalt und der Größe ihrer Kerne aber der langen vielkernigen gleicht (Fig. 5 links oben). An diesen Kernen fällt die birnenförmige Gestalt auf, wobei der Nucleolus immer in der Spitze sitzt. Diese

Kernform trifft man häufig in den vegetativen Zellen (Fig. 12 und 16a). Auch solche birnenförmigen Kerne sind in der mykologischen Literatur häufig abgebildet, z. B. bei Kniep.

Unten in der Mitte in Fig. 5 sieht man die lange vielkernige Zelle sich verschmälern und mit dem schmalen Ende an die lange einkernige Zelle ansetzen. Diese ist median getroffen in Fig. 6 dargestellt. Sie hat immer eine spindelförmige Gestalt: an beiden Enden verschmälert, in der Mitte etwas angeschwollen und dabei fast immer leicht gekrümmt. So ist sie in ausge-

wachsenen Archikarpin, wenn der Schnitt nur einigermaßen median gegangen ist, gar nicht zu verkennen. In der angeschwollenen Mitte liegt der große Kern, der im Gegensatz zu den kleinen Kernen der vielkernigen Zelle arm an Chromatin ist. Sonst ist seine Struktur, abgesehen davon, daß der Nucleolus auch hier immer an die Kernmembran gedrückt zu sein scheint, sehr variabel. Das Chromatin kann zu

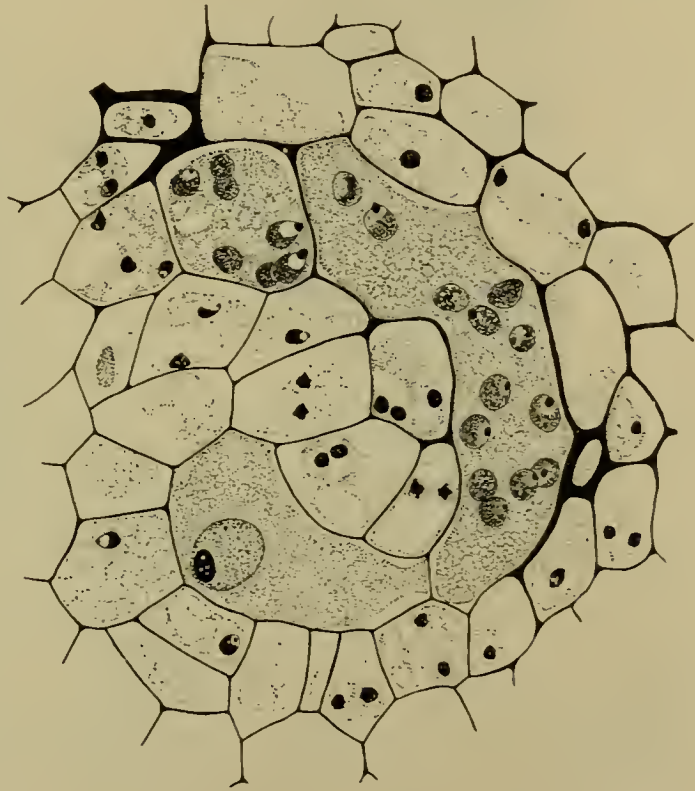


Fig. 5. Die Anfangszellen eines reifen Archikarps.

zarten Fäden ausgesponnen, es kann körnerförmig über die ganze Kernhöhle verbreitet, oder auf die Nähe der Kernmembran beschränkt sein. Ob sich die Struktur gesetzmäßig ändert, habe ich nicht ermittelt.

An die lange einkernige Zelle schließt sich nun regelmäßig eine kürzere einkernige (Fig. 6 oben, Fig. 4 Mitte links). In bezug auf den Kern sind beide nicht zu unterscheiden, die kürzere weist aber nie die charakteristische Spindelgestalt der langen Zelle auf. Die auf die zweite einkernige Zelle folgenden

werden immer kürzer und dicker (Fig. 4, 6, 7 a). Ihre Kernzahl ist schwankend. Gewöhnlich ist die nächste gleich zweikernig (Fig. 4, 6, 7 a), nicht selten folgen aber auch noch mehrere einkernige, so daß im ganzen bis zu fünf einkernige Zellen vorhanden sein können. Wieviel man davon aber auch zählen mag, immer wird die Reihe von einkernigen Zellen abgeschlossen durch eine, die zwei Kerne enthält. Von dieser Regel wüßte ich keine einzige Ausnahme zu nennen. Die zweikernige Zelle ist gewöhnlich nur einmal vertreten (Fig. 4). An sie schließen

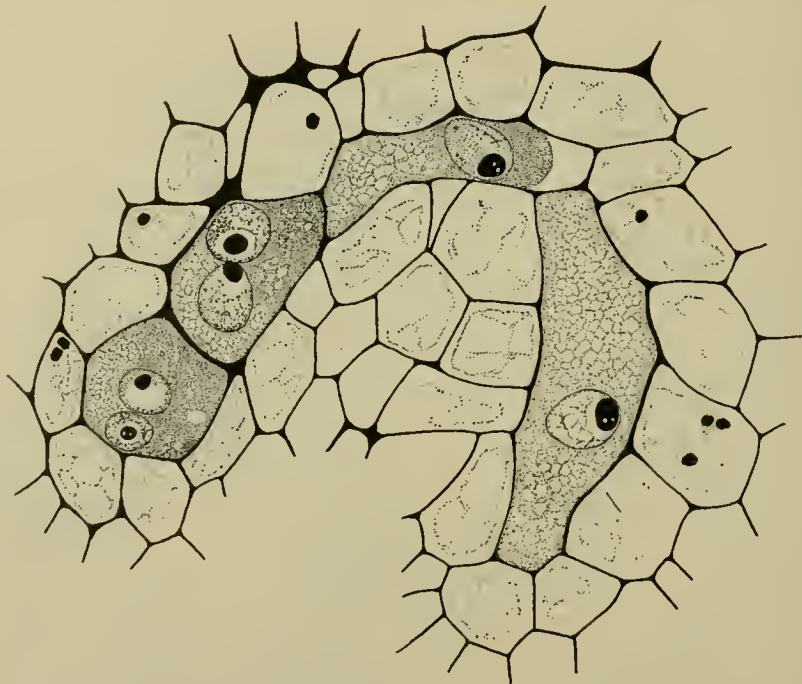


Fig. 6. Der Teil eines reifen Archikarps, der sich an den in Fig. 5 dargestellten Teil anschließt. Die einkernige Zelle rechts entspricht der einkernigen Zelle in Fig. 5.

sich breite, tonnenförmige Zellen an, deren Kernzahl unregelmäßig, aber um so größer ist, je weiter die betreffende Zelle von den einkernigen entfernt liegt (Fig. 4 und 7 a).

Die Fig. 7 a stellt denjenigen Teil eines reifen Archikarps dar, von dem die Trichogyne abgehen. Oben rechts sieht man die letzte einkernige Zelle, auf die eine zweikernige, eine dreikernige usw. folgen. Man sieht ferner, daß die Kerne um so kleiner werden, je zahlreicher sie auftreten. An der Stelle, wo die Kerne annähernd so klein geworden sind wie die in der langen vielkernigen Zelle (vgl. Fig. 7 a mit 5), verzweigt sich

das Archikarp, ein Ast geht nach links oben und einer zweigt unten in der Mitte ab. Der linke Ast wurde nur wenige Zellen weit verfolgt, sie zeigen, daß seine Zellen sehr schnell schmaler werden. Der untere Ast, von dem in Fig. 7 a nur eine Zelle getroffen ist, konnte in dem danebenliegenden Schnitt fast seiner ganzen Länge nach verfolgt werden (Fig. 7 b und c).

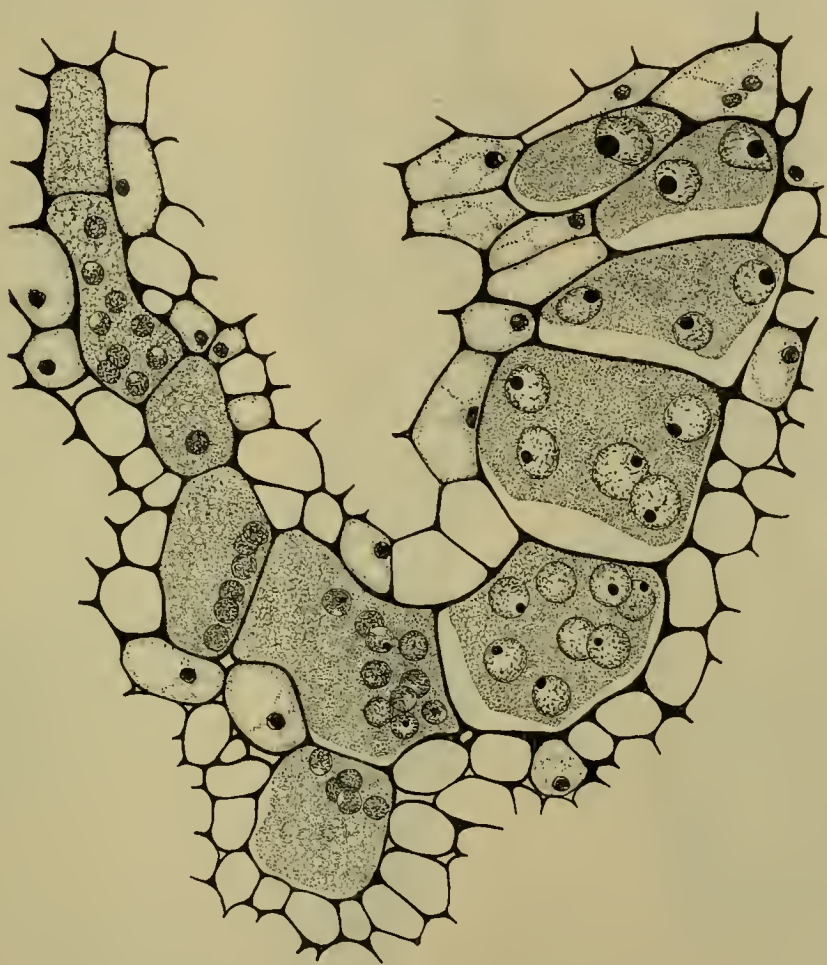


Fig. 7 a. Der Teil eines reifen Archikarps, von dem die Trichogyne ausgehen. Die wenigkernigen Zellen rechts oben schließen sich an solche Zellen an, wie sie in Fig. 6 links dargestellt sind. Die Trichogynäste sieht man nach links oben und nach unten abgehen.

In Fig. 7 b ist oben noch einmal die Zelle angeschnitten, von der in Fig. 7 a die beiden Trichogyne ausgehen. Darauf kommen die eigentlichen Trichogynezellen, die immer schmaler werden, je mehr sie sich der Blattoberfläche nähern. Fig. 7 c ist nur des Platzmangels wegen von 7 b getrennt. In dem betreffenden Schnitt setzt sich die Zelle 7 c oben direkt an die Zelle 7 b

unten. Fig. 7c zeigt, daß sich die Trichogyne noch einmal verzweigt, der Lauf des neuen Seitenzweiges konnte aber nur



Fig. 7b.



Fig. 7c.

Die in Fig. 7a nach unten abgehende Trichogyne.

gerichtet war. Was der Grund für diese Ausnahme, die ich nur dies eine Mal beobachtet habe, war, kann ich nicht sagen.

auf kurze Strecke festgestellt werden. Auch der Hauptast verlief sich dicht unter der Epidermis, ohne daß ich sein Ende hätte beobachten können. Gleichwohl stellt dieser Fall die deutlichste Trichogyne dar, die mir zu Gesicht gekommen ist. Das liegt hauptsächlich an ihrer geraden Gestalt, während siesonstimmerhin und her gewunden sind (Fig. 3). Eine weitere Schwierigkeit besteht gewöhnlich darin, daß neben der Trichogyne noch eine Reihe anderer Hyphen zu der Spaltöffnung hinstreben, von denen sie meistens gar nicht zu unterscheiden ist. In dem abgebildeten Falle nun wuchs die untere Trichogyne nicht nach einer Spaltöffnung hin, sondern hatte sich nach der Blattoberseite hingewandt, während die linkenormalnach unten

Jedenfalls hatte das den Vorteil, daß die zarte Trichogyne sich von dem vegetativen Gewebe gut abhob, weil dieses hier plektenchymatisch ausgebildet war mit stark gequollenen Wänden. Was die Kerne der Trichogyne anbelangt, so sind sie klein, ohne deutlichen Nucleolus, liegen fast immer zu mehreren in einer Zelle und häufig in der Nähe der zum Archikarp hinggerichteten Querwand (s. auch Fig. 3). In den meisten Fällen gehen, wie in Fig. 7 a, mehrere Tricho-

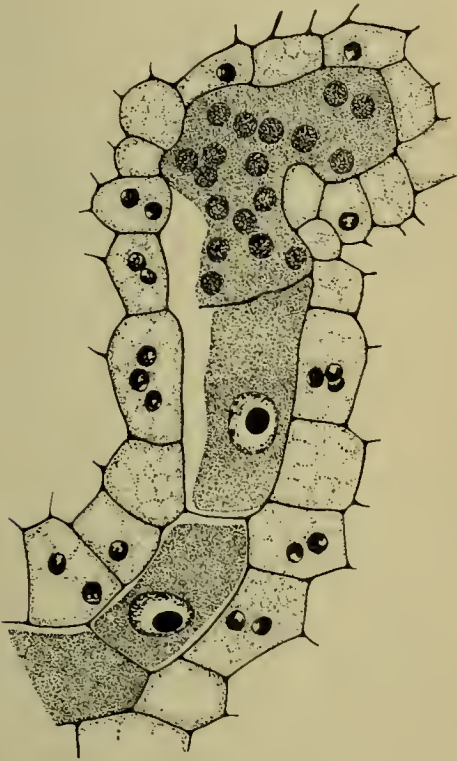


Fig. 8. Antheridium und Askogonium mit einer dünnen Stelle in der trennenden Wand.

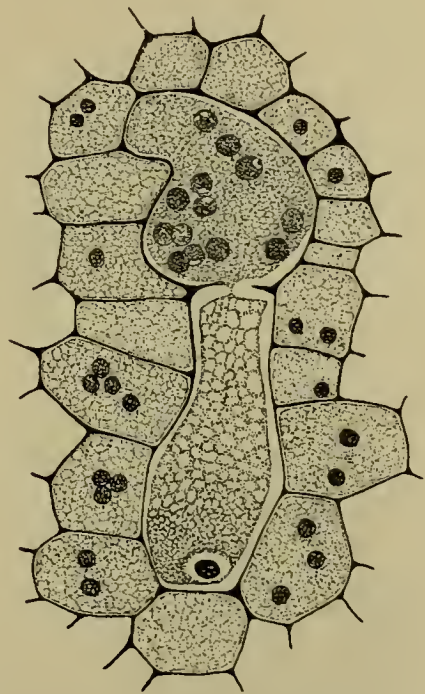


Fig. 9. Wand zwischen Antheridium und Askogonium ist durchbohrt.

gyne von einem Archikarp aus und diese sind häufig noch wieder verzweigt (s. auch Fig. 3). Ich betone das ausdrücklich, weil Blackman und Welsford die verzweigte Trichogyne für eine Ausnahme halten.

Im übrigen kann ich mich ihrer Meinung, daß die Trichogyne als Befruchtungsorgan keine Bedeutung haben, nur anschließen. Während aber die genannten Autoren für ihre Behauptung nur negative Gründe anführen können — sie konnten die Trichogyne nur sehr selten bis an die Oberfläche verfolgen,

sie haben in den Spermarien Anzeichen von Degeneration entdeckt, und nichts beobachtet, was auf eine Befruchtung hindeutete — glaube ich im folgenden zeigen zu können, wo die Befruchtung in Wirklichkeit vor sich geht.

Befruchtung und Entwicklung der askogenen Hyphen.

Für den Sexualakt sind nur die beiden Zellen von Wichtigkeit, die ich als die lange vielkernige und die lange einkernige

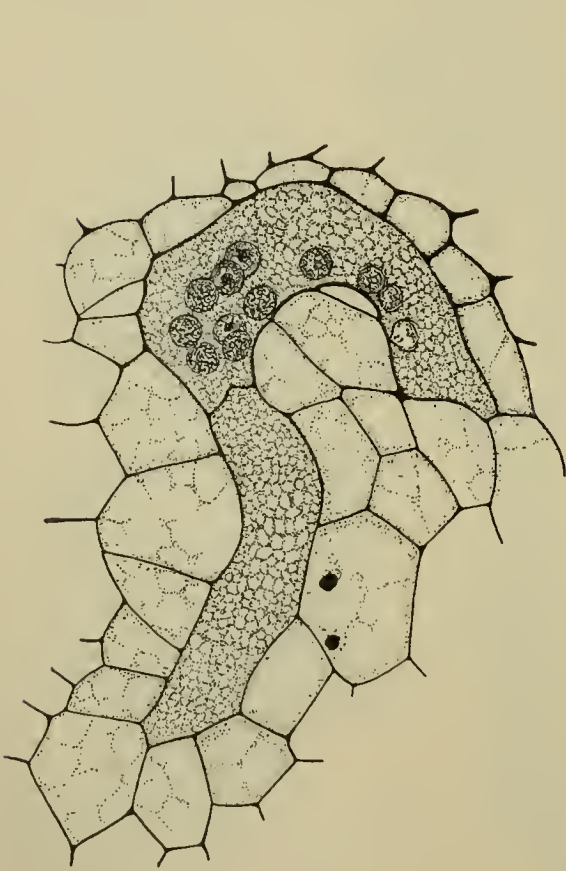


Fig. 10a.

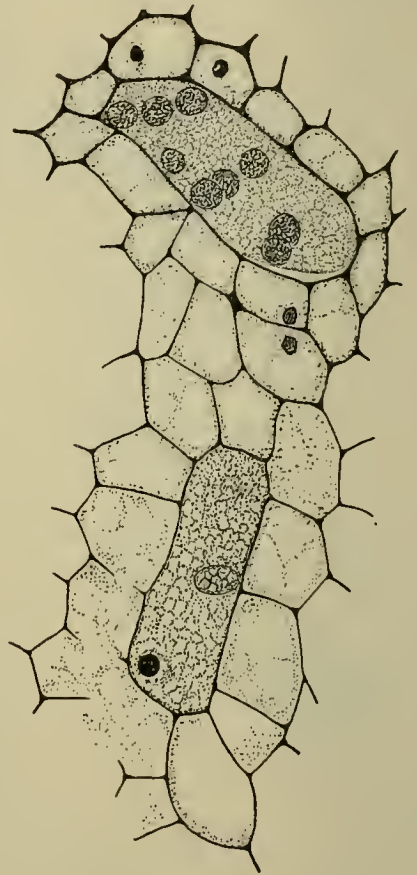


Fig. 10b.

Zwei nebeneinander liegende Schnitte durch das Askogonium und Antheridium kurz nach dem Eintritt des männlichen Kerns.

bezeichnet habe. Ich werde sie fortan ihrer Funktion entsprechend als Antheridium und Askogonium bezeichnen. Wenn man die Wand, die diese beiden Zellen trennt, auf einem Querschnitt, der sie genau senkrecht getroffen hat und der außerdem gerade durch ihre Mitte gegangen ist, zu Gesicht bekommt, so findet man in ihr eine dünne Stelle. Fig. 8 stellt ein solches Bild dar. Das Archikarp ist noch nicht völlig ausgewachsen,

was man besonders daran erkennt, daß das Askogon noch nicht die bezeichnende spindelförmige Gestalt angenommen hat. Die Wand zwischen Askogon und Antheridium ist auf der linken Seite durch das Messer losgerissen, sonst aber unversehrt und man sieht die Wandverdünnung in ihrer Mitte sehr deutlich.

An dieser vorgebildeten Stelle tritt dann bei Beginn des Sexualaktes eine Öffnung auf (Fig. 9). Der Zellinhalt ist in dem betreffenden Präparat leider etwas geschrumpft, aber es ist doch ein vom Antheridium ins Askogonium verlaufender Plasmastrang klar zu erkennen.

Von den zahlreichen Kernen des Antheridiums wandert nun ein einziger auf dieser Plasmabrücke in das Askogon. Ein Präparat, in dem der männliche Kern gerade in der Wandöffnung lag, habe ich nicht gefunden. In der Fig. 10a und b ist nach zwei nebeneinander liegenden Schnitten das jüngste Stadium der Kerneinwanderung wiedergegeben, das ich zeigen kann. In Fig. 10a sieht man oben das stark gekrümmte Antheridium und unten die Umrisse des Askogons. Die beiden Sexualkerne lagen im Nebenschnitt (Fig. 10b), wo oben noch ein Teil des Antheridiums zu sehen ist und unten der Teil des Askogons, der die Kerne enthält. Welches der weibliche und welches der männliche Kern ist, dürfte nicht zweifelhaft sein. An dem großen Nucleolus ist der weibliche Kern deutlich zu erkennen. Seine ungewohnte Lage im hinteren Ende des Askogons, während er vorher immer in der Mitte lag, ist ein Charakteristikum des Stadiums der Kerneinwanderung. In Fig. 9, 10b und 11 findet sich immer wieder die Erscheinung, daß der weibliche Kern an der dem Antheridium abgewandten Wand liegt. Eine weitere Eigentümlichkeit dieses Stadiums ist, daß seine Kernmembran undeutlich wird. Schon in Fig. 9 ist das zu konstatieren, in Wirklichkeit noch besser, als das in der Zeichnung wiedergegeben werden konnte. Im Augenblick der Einwanderung des männlichen Kernes ist von der Kernhöhle überhaupt kaum etwas zu erkennen (Fig. 10b). Erst allmählich wird dann die Kernwandung neu gebildet (Fig. 11 und 12). Auch die Kerne des Antheridiums zeigen im Augenblick der Kerneinwanderung auffällige Veränderungen. Sie sind etwas vergrößert und zeigen eine viel deutlichere Ausbildung ihrer

Chromatinelemente. Vorher war ihre Struktur immer punktförmig. Jetzt kann man einzelne dickere Fäden unterscheiden. Dafür ist der Nucleolus nicht mehr sicher zu erkennen, aber wohl nur, weil er von den Chromatinfäden verdeckt ist, denn später (Fig. 11, 12) tritt er wieder auf. Diese Veränderungen zeigen alle Antheridiumkerne gleichmäßig. Das scheint mir darauf hinzudeuten, daß sie alle gleichwertig, d. h. alle zur

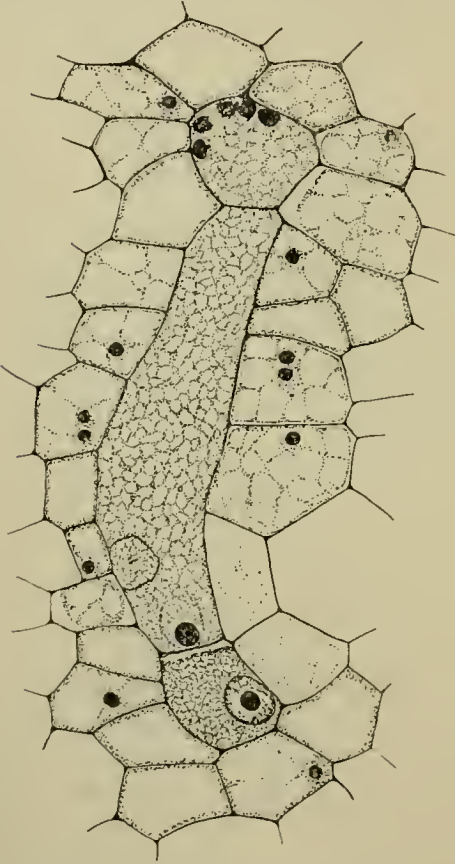


Fig. 11.

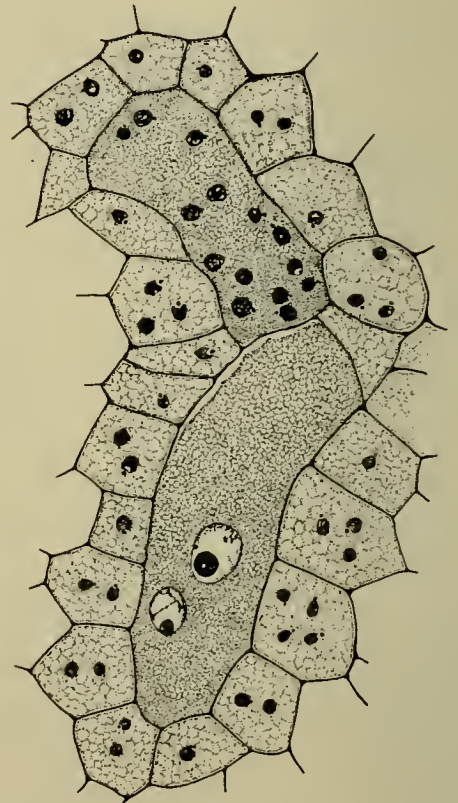


Fig. 12.

Zwei weitere Stadien der Befruchtung.

Befruchtung befähigt sind. Welchem von den männlichen Kernen es gelingt, in das Askogon einzudringen, dürfte allein vom Zufall abhängen. Sobald die Einwanderung erfolgt ist, wird, wie es scheint, die Wandöffnung sofort geschlossen. Wenigstens ist in Fig. 10a, b, von der ich glaube, daß der männliche Kern erst vor ganz kurzer Zeit eingewandert ist, schon wieder eine ununterbrochene Wand vorhanden. Daß sie ganz frisch gebildet ist, zeigt sich daran, daß sie nicht durch Orange-G gelb gefärbt ist, sondern durch das Hämatoxylin

dunkelblau. Außerdem hat sie noch eine etwas körnige Struktur, was in der Zeichnung allerdings nicht recht zum Ausdruck kommt. Der männliche Kern ist in Fig. 10b noch nicht viel größer als seine im Antheridium zurückgebliebenen Geschwister. Er hat eine ovale Gestalt angenommen, wodurch sein einer Durchmesser länger und sein anderer etwas kürzer wird. Seine Struktur ist lockerer geworden, aber er ähnelt seinen Geschwistern noch darin, daß er einen sehr undeutlichen Nucleolus besitzt.

In Fig. 11 ist der Antheridiumkern ganz dicht an den weiblichen Kern herangerückt und dabei erheblich gewachsen. Von dem Nucleolus sieht man erst ein paar Körnchen, die sich in der Mitte zu sammeln beginnen und in einem zartmaschigen Chromatinnetz liegen. Die Kernmembran ist deutlich ausgebildet, aber nicht ganz gleichmäßig gewölbt. Der weibliche Kern liegt noch an derselben Stelle, fängt aber schon wieder an, eine Kernhöhle auszubilden. Die Wand zwischen Askogon und Antheridium ist völlig wieder hergestellt. Die Fig. 11 zeigt weiter, daß die auf das Askogon folgende einkernige Zelle ihren Kern noch ganz unverändert enthält. Dasselbe war in allen anderen Archikarprien der Fall, bei denen ich zweikernige Askogone getroffen habe. Außerdem habe ich niemals zwischen Askogon und der nächsten einkernigen Zelle eine Öffnung oder eine dünne Wandstelle gesehen, noch habe ich in der zweiten einkernigen Zelle eine Teilung beobachtet. Ich halte deshalb die Möglichkeit, daß der zweite Askogon aus dieser und nicht aus dem Antheridium stamme, für ausgeschlossen.

Das nächstältere Stadium ist in Fig. 12 dargestellt. Die beiden Askogonkerne befinden sich wieder auf der Wanderung nach der Mitte. Diesmal ist der weibliche Kern voran, er hat jetzt seine alte Größe und seine deutliche Membran wieder bekommen. Der männliche Kern ist noch etwas kleiner, aber er hat schon einen deutlichen Nucleolus und auch sonst eine ähnliche Struktur wie der weibliche Kern. Die im Antheridium zurückgebliebenen Kerne sind bald, nachdem die Öffnung zwischen Antheridium und Askogon geschlossen ist, wieder kleiner geworden (vgl. Fig. 10 mit 11—13).

Auffallend ist die Veränderung, die mit dem Plasma des Askogons jetzt vor sich geht. Seine Struktur war in jüngeren

Stadien sehr dicht, fast körnig (s. Fig. 3 und 8). Im reifen Archikarp wird sie dann wabig mit ziemlich großen Maschen (Fig. 6, 9, 10, 11). Erst in dem Stadium der Fig. 12, wenn die Einwanderung des männlichen und die damit verbundenen Veränderungen beendet sind, werden die Plasmamaschen wieder kleiner. Dieselbe Erscheinung zeigt sich in den vegetativen Zellen, wo gleichzeitig auch die Kerne in neue Teilungen einzutreten scheinen (vgl. Fig. 11 und 12). Während man die Auflockerung des Plasmas in der Reifezeit des Archikarps un-

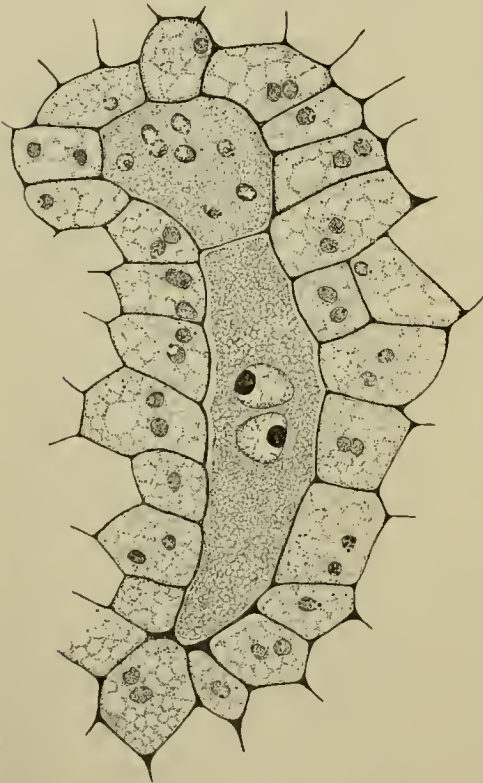


Fig. 13. Das Askogonium und Antheridium nach völliger Ausbildung des konjugierten Kernpaares.

gezwungen durch das Größerwerden der Zellen erklären wird, kann man das Dichterwerden des Plasmas, verbunden mit den Kernteilungen bei gleichbleibendem Zelldurchmesser, nur als ein Zeichen erhöhter Lebenstätigkeit auffassen. Da diese nach einer langen Ruheperiode gleich nach der Wanderung des männlichen Kernes in das Askogon eintritt, dürfte man nicht fehlgehen, wenn man beide Ereignisse in einen ursächlichen Zusammenhang bringt: Der Sexualakt regt nicht nur das Askogon, sondern auch die vegetativen Zellen, aus denen später die Paraphysen hervorgehen, zu neuem Wachstum an.

In Fig. 13 ist nun endlich der männliche Kern so stark herangewachsen, daß man ihn von dem weiblichen nicht mehr unterscheiden kann. Beide liegen nebeneinander in der Mitte des Askogons. Das Bild unterscheidet sich sonst nicht wesentlich von dem Stadium der Fig. 12. Das einzige, was zu erwähnen wäre, ist daß die Kerne im Antheridium teilweise wie korrodiert erscheinen. Vielleicht ist das schon ein Anfang der Degeneration. Es folgt nämlich jetzt das Stadium, in dem alle Zellen des Archikarps bis auf das nunmehr zweikernige Askogon zugrunde gehen.

Blackman und Welsford sind, wie ich in der Einleitung erwähnte, der Ansicht, daß das ganze Archikarp degeneriert. Diese Auffassung ist nur verständlich durch die großen Lücken, die ihre Darstellung enthält. Die beiden Autoren sind sich vor allem über den Bau des Archikarps gar nicht klar geworden. Sie bilden zwar die einzelnen Zellen fast alle ab, aber ohne ihren Zusammenhang zu erkennen. So zeigen sie in Fig. 15 das Antheridium und ein Stück des Askogons, von dem der Kern weggeschnitten ist. In Fig. 16b findet man einige der kurzen einkernigen Zellen. In Fig. 12 und 13 ist ungefähr der Teil des Archikarps wiedergegeben, den man in meiner Fig. 7a abgebildet findet. Über den Bau des ganzen führen sie aber, nachdem sie sich über die Trichogyne eingehend verbreitet haben, nur folgendes aus: »The number and size of the cells which make up the ascogonium is very variable, but the majority of the cells are multinucleate, a few uninucleate cells being occasionally found. The basal cell, which connects the ascogonium (so nennen B. und W. das ganze Archikarp) with an ordinary vegetative hypha, is commonly larger than the others and contains a number of small nuclei (Fig. 15); the majority of the other cells contain about four nuclei.« Es ist ihnen also entgangen, daß an das Antheridium — die von ihnen erwähnte »basal cell« — das vor der Befruchtung regelmäßig einkernige Askogon anschließt. Es konnte ihnen daher auch nicht auffallen, daß dieses später zweikernig wird, und der ganze Sexualakt mußte von ihnen unerkannt bleiben. Als sie dann auf späteren Stadien große Teile des Archikarps abgestorben fanden, lag die Annahme nahe, daß es sich dabei um alle Zellen handele, und daß die askogenen Hyphen völlige Neubildungen seien. Diese Vorstellung wird aber dadurch hinfällig, daß ich im folgenden zeigen kann, daß die askogenen Hyphen im deutlichen Zusammenhang mit den Resten des Archikarps stehen.

Schon auf dem Stadium der Fig. 13 machen einzelne von den mehrkernigen Zellen am Ende des Archikarps, die in den Nebenschnitten lagen, den Eindruck, als ob sie absterben wollten. Der Zellinhalt speichert begierig die Farbe, so daß sich die Kerne nicht mehr differenzieren lassen. Gleichzeitig findet man häufig Verquellung der Querwände zwischen den mehrkernigen

Archikarpzellen, so daß diese Wände auf dem Querschnitt ungefähr wie bikonvexe Linsen aussehen. Ähnliche Erscheinungen beobachtet man ja in der Trichogyne von *Collema* nach der Befruchtung. Dort geht aber immer ein Stadium voraus, in dem sämtliche Querwände der Trichogyne durchbohrt sind. Davon ist bei *Polystigma* nichts zu finden. Ich habe in keinem Archikarp irgendwo eine Öffnung in den Wänden gesehen, abgesehen von dem Loch zwischen Antheridium und Askogon. Ich kann darauf verzichten, solche degenerierten Archikarprien besonders abzubilden, weil Blackman und Welsford das schon



Fig. 14a. Askogonium beim Beginn der Paraphysenbildung.

Fig. 14b. Das anschließende Antheridium im Begriffe abzusterben.

getan haben. Das Absterben der Zellen schreitet von der Trichogyne nach dem Askogon zu fort. Das Stadium, in dem nur noch dieses übrig geblieben ist, findet sich in Fig. 14a und b dargestellt. In Fig. 14a sieht man das Askogon noch in seiner charakteristischen spindelförmigen Gestalt. Auffallend ist, daß sein Plasma noch dichter geworden ist, und daß die Membran der beiden Kerne wieder anfängt, undeutlicher zu werden. Nach wie vor sind sie voneinander getrennt, eine Verschmelzung der beiden Sexualkerne tritt im Askogon nicht ein. In seiner nächsten Umgebung macht sich bereits ein lebhaftes Wachstum bemerkbar. Die Membranen der vegetativen Zellen sind dort außerordentlich dünn, so daß sie an manchen Stellen

überhaupt nicht zu erkennen sind. Auch die Form der Zellen ist verändert, sie beginnen sich aus einem Plektenchym wieder in Hyphen zu verwandeln. In Fig. 14b ist der Nebenschnitt gezeichnet. Die langgestreckte degenerierte Zelle ist wahrscheinlich das Antheridium, wenn auch sein Zusammenhang mit

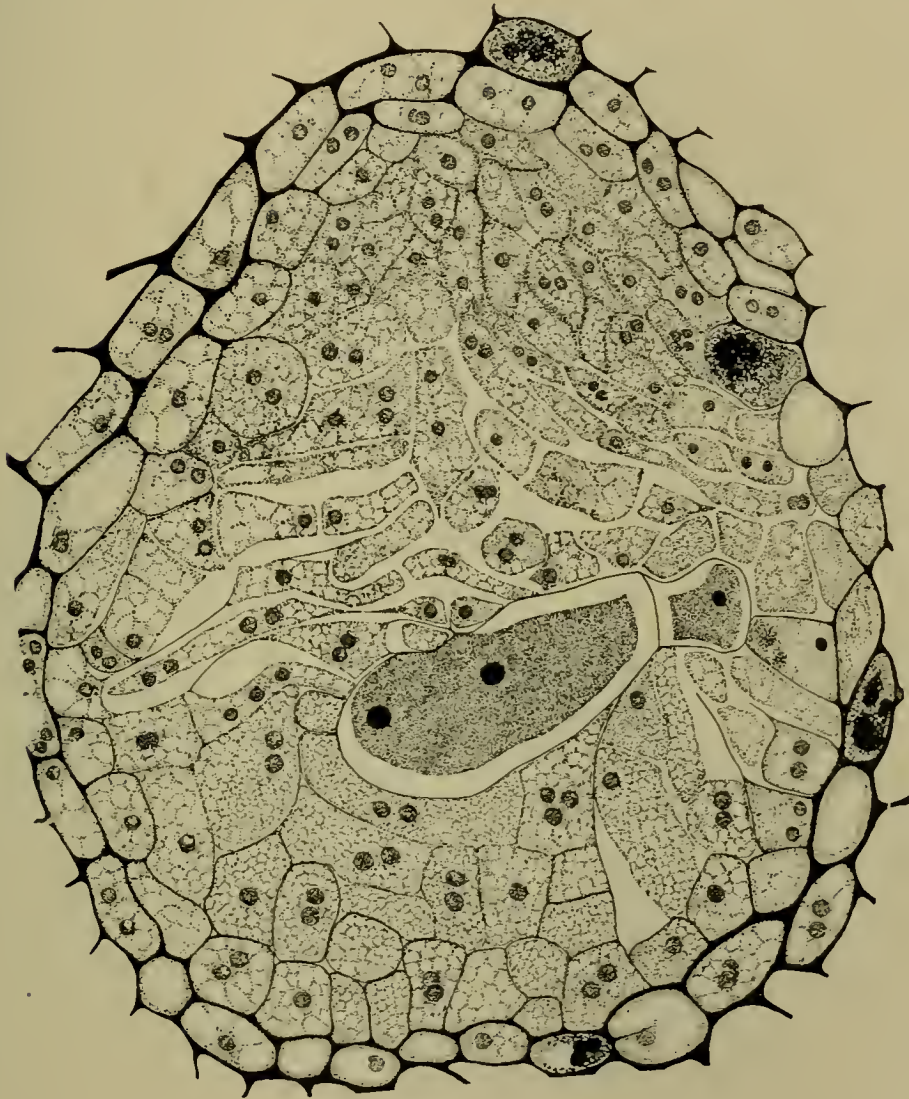


Fig. 15. Anfang der Perithezienbildung.

dem Askogon, von dem in Fig. 14b links noch ein Stück angeschnitten ist, nicht klar hervortritt. Reste von den anderen Zellen lagen in den übrigen Schnitten.

In der Umgebung des Askogons beginnen nun bald die vegetativen Hyphen sich in Paraphysen umzubilden. In Fig. 15 sieht man sie sich über dem Askogon wie die Sparren eines

Daches, oder die Finger einer gefalteten Hand ineinander schieben. Diese Wachstumstendenz ergreift allmählich immer höher liegende Teile und dabei stellen sich die Hyphen immer steiler senkrecht zur Oberfläche (Fig. 16a). Dadurch bekommt der das Archikarp umschließende vegetative Gewebekomplex, der vorher ziemlich gleichmäßig kugelig war, eine mehr birnförmige Gestalt. Das ist der Anfang der Peritheciumbildung, seine Erweiterung erfolgt dadurch, daß am Rande und vor allem oben immer neue Gewebeschichten aus ihrem plektenchymatischen Ruhezustande zu neuem Wachstum erweckt werden. Ihre dicken Membranen werden dünn, ihr Plasmagehalt nimmt zu, und ihre Kerne treten in Teilungen ein. So entwickelt sich die zunächst von Paraphysen erfüllte flaschenförmige Peritheciumhöhle, ohne daß Gewebeerreißungen dabei eintreten. Eine Folge des lebhaften Wachstums und der damit verbundenen Kernteilungen ist es, daß sich sehr häufig zwei Kerne in einer Zelle finden (Fig. 12—16).

Um die Entwicklung des vegetativen Fruchtteiles gleich erledigen zu können, habe ich das Schicksal des Askogons etwas vernachlässigt und muß noch einmal zurückgreifen auf Fig. 15. Hier liegt das Askogon noch in völliger Ruhe, trotzdem in seiner Umgebung die Paraphysenbildung schon eingesetzt hat. Es ist noch ausgezeichnet durch den starken Plasmagehalt und von den beiden Sexualkernen sieht man nur die großen Nukleolen. Schon in Fig. 14a war ja die Kernhöhle im Verschwinden begriffen, jetzt ist dieser Prozeß vollendet. Rechts von dem Askogon findet man eine kleine Zelle mit dem Rest eines Kernes. Das ist die, hier ausnahmsweise etwas länger erhaltene, auf das Askogon folgende einkernige Zelle. Reste von den übrigen Archikarpzellen findet man an vier Stellen, oben, unten und an der rechten Seite des Peritheciums.

Für das Studium der askogenen Hyphen und der jungen Asci ist *Polystigma*, wie schon Blackman und Welsford betonen, ein schlechtes Objekt. Leider war ich nicht so glücklich, die erste Kernteilung im Askogon aufzufinden. Daß sie wie alle folgenden in den askogenen Hyphen konjugierte Teilungen sein werden, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß ich in jungen Peritheciumanlagen häufig askogene Zellen mit je einem

Kernpaar gefunden habe. Aus verschiedenen Gründen ist es allerdings sehr schwierig, die askogenen Hyphen auf längere Strecken zu verfolgen. Vor allem, weil sie ganz unregelmäßig hin- und hergekrümmt sind. So mußte ich z. B. die in Fig. 16a und b dargestellte Hyphe aus vier aufeinander folgenden Schnitten

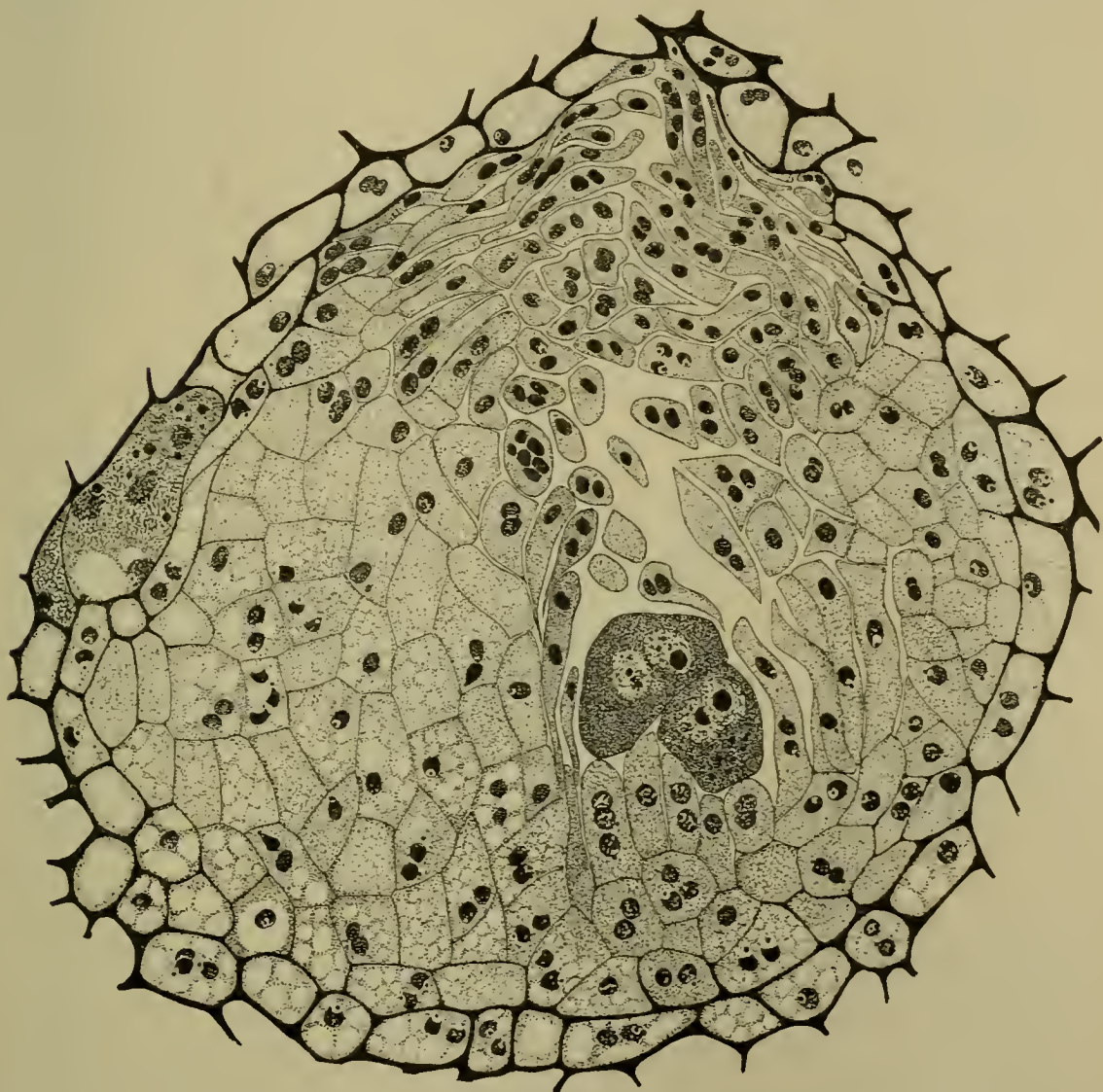


Fig. 16a. Askogene Hyphe in einem jungen Perithecium. Links in der Mitte das abgestorbene Antheridium.

kombinieren. In dem in Fig. 16a wiedergegebenen Schnitt sind die beiden Endzellen mit je zwei Kernen deutlich zu erkennen. Der von dem einen Kern fehlende Nucleolus findet sich in dem Nebenschnitt (Fig. 16b). In diesem Nebenschnitt liegt noch die rechte Hälfte der in Fig. 16b in der Mitte liegenden langen

Zelle. Das Messer hat diese Zelle in der Richtung der punktierten Linie 3 getroffen, so daß der Nucleolus des einen Kernes erst im dritten Schnitt zu sehen ist. Dieser geht bis zu der punktierten Linie 2. Von da bis zur Linie 1 reicht der vierte Schnitt, welcher noch eine kurze Zelle mit einem degenerierten und einem leidlich normalen Kerne enthält. Diese Zelle setzt an eine langgestreckte mit degeneriertem Inhalt an, die sich durch alle vier Schnitte verfolgen läßt. In Fig. 16b ist ihre Verbindung mit der askogenen Hyphe festzustellen. In Fig. 16a findet sie sich in der Mitte des linken Peritheciumrandes wieder. Sie enthält noch an verschiedenen Stellen deutliche Reste von vielen kleinen Kernen, was auch in Fig. 16a zu erkennen ist,

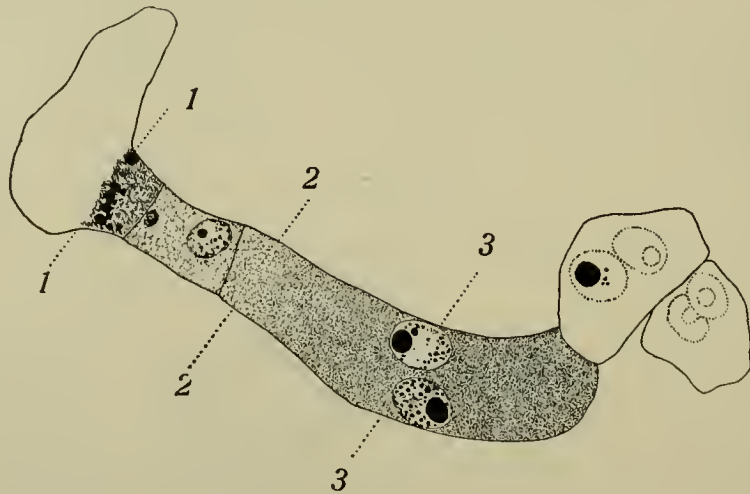


Fig. 16b. Verbindung zwischen dem Antheridium und den askogenen Zellen, die in Fig. 16a zu sehen sind.

und ist offenbar das abgestorbene Antheridium. Es läßt sich also mit Sicherheit feststellen, daß die in Fig. 16 wiedergegebene askogene Hyphe in Verbindung mit dem Archikarp steht. Damit dürfte die Vorstellung vom vegetativen Entstehen der askogenen Hyphen, wie sie Blackman und Welsford entwickelten, als unrichtig erwiesen sein.

Außer wegen ihrer unregelmäßigen Gestalt sind die askogenen Hyphen deshalb so schwer zu studieren, weil sie von hinten her entleert werden. Man findet sehr häufig junge Perithechien mit großen fast inhaltslosen Zellen, die sichtlich entleerte askogene Hyphen vorstellen. Die funktionierenden Zellen der askogenen Hyphen sucht man in solchen Perithechien nicht

selten vergeblich, da die Paraphysen aber lebenskräftig aussehen, so wird man annehmen dürfen, daß auch die askogenen Hyphen lebendig sind. Wahrscheinlich werden sie, während sie den Grund des Peritheciums durchwuchern, immer dünner, so daß man sie dann von dem vegetativen Gewebe nicht mehr unterscheiden kann. Ich sagte, daß die ersten Zellen der askogenen Hyphen beim Weiterwachsen der Spitzen entleert werden, sie erscheinen nämlich nicht wie die abgestorbenen Zellen des Archikarps mit dunklen Inhaltmassen erfüllt. Ich nehme deshalb an, daß die weiterwachsenden Hyphen den hinteren Zellen ihre Nährstoffe entziehen, und daß nur die Kerne absterben. Den Anfang dazu findet man in der ersten askogenen Zelle von Fig. 16b, wo ein Kern bereits degeneriert ist und der andere einen auffallend kleinen Nucleolus hat. Auch der Plasmahalt erscheint verringert zu sein. Wie schnell dann auf späteren Stadien die Zellen entleert werden, zeigt die Fig. 17, wo nur die letzte Zelle mit Plasma gefüllt ist und zwei Kernpaare enthält. Alle vorhergehenden sind bereits inhaltslos. Auch von den Kernen ist, vielleicht bis auf einen kleinen Rest in der vorletzten Zelle, nichts mehr zu sehen. Fast ebensowenig wie über die späteren Schicksale der askogenen Hyphen könnte ich über die Askusentwicklung vorbringen. *Polystigma* ist dafür, wie gesagt, ein sehr ungünstiges Objekt.



Fig. 17.
Spitze einer
askogenen
Hyphe.

Allgemeines.

Die Claußensche Ansicht, daß die sexuellen Ascomyceten einen in zwei Phasen zerlegten Geschlechtsakt aufweisen, ist noch immer nicht unbestritten. Jeder, der sich mit der Entwicklungsgeschichte der Ascomycetenfruchtkörper beschäftigt, wird sich deshalb in dieser Frage pro oder contra zu entscheiden haben.

Für *Polystigma* kann das nicht schwer fallen. Dadurch, daß in das ursprünglich einkernige Askogon nur ein einziger männlicher Kern tritt, ist die Frage, ob die Sexualkerne verschmelzen oder nicht, zweifelsfreier zu beantworten als z. B. für *Pyronema* mit seinen vielkernigen Sexualzellen. Die Verhältnisse

liegen in der Beziehung also ähnlich wie bei den Erysipheen. Während aber dort Harper und nach ihm Blackman und Fraser eine Verschmelzung deutlich gesehen zu haben glauben, ist bei *Polystigma* davon nichts zu finden. Der kleine männliche Kern wächst im Askogon ganz allmählich zur Größe des weiblichen heran und bleibt auch dann noch sicher lange Zeit getrennt von ihm. Die Möglichkeit, daß doch dicht vor der ersten Teilung im Askogon noch eine Verschmelzung eintreten kann, muß ich allerdings zugeben, weil ich die erste konjugierte Teilung nicht gefunden habe. Daß dies wirklich der Fall ist, scheint mir aber sehr unwahrscheinlich, wie sollte man sich dann z. B. die Kernpaare in den askogenen Zellen erklären? Es sind da nur zwei Modalitäten denkbar, entweder nach jeder Teilung des Verschmelzungskernes tritt auch eine Zellteilung ein und dann teilt sich der Kern jeder Zelle noch einmal, ohne daß wieder eine Zellteilung folgte. In diesem Falle können in jeder Zelle höchstens zwei Kerne liegen, und da in der Endzelle von Fig. 17 vier zu zählen sind, scheidet er aus. Oder der Verschmelzungskern teilt sich in zwei, ohne daß Zellteilung einträte. Darauf teilen sich die beiden Tochterkerne noch einmal und es bildet sich zwischen je zweien eine Wand. Die Endzelle würde dann mit konjugierten Teilungen weiter wachsen. Diese zweite Möglichkeit ist nicht ohne weiteres auszuschließen, da bei den höheren Basidiomyceten nach Kniep und bei den Laboulbeniaceen nach Faull die konjugierten Kernpaare tatsächlich durch Teilung eines Kernes entstehen können. Aber dort handelt es sich um Pilze mit einer völlig reduzierten Sexualität, für die es keine andere Möglichkeit gibt. Bei *Polystigma* dagegen ist ein völlig typisch ausgebildeter Sexualakt vorhanden, die Kernpaare können also ohne die zweifache Teilung eines Verschmelzungskernes gebildet werden, und die Verschmelzung wäre ein ganz zweckloser und unverständlicher Umweg.

Durch die Zellteilung, die bei *Polystigma* offenbar auf jede konjugierte Kernteilung folgt, sind die Verhältnisse hier eindeutiger als bei *Pyronema*, wo in den ersten Zellen der askogenen Hyphen eine ganze Reihe von Kernpaaren liegen. Ich betone das ausdrücklich, weil Fraser jüngst gegen Claußens

Arbeit folgenden Einwand gemacht hat: »It is very difficult to think of an attraction which, while not strong enough, to bring about fusion, yet holds a pair of sexual nuclei together in a multinucleate organ, where, to judge from Claußens figures they may be not even in contact and where they may be equally near to members of another.« Diese, von Fraser allerdings wohl überschätzte, Schwierigkeit fällt bei *Polystigma* fort. Ein weiterer Einwand, den Fraser auch in ihrer letzten Arbeit macht, ist der, daß nach ihren Untersuchungen im Askus zwei Reduktionsteilungen vorkämen, denen notwendig auch zwei Kernverschmelzungen gegenüberstehen müßten. Demgegenüber hat Claußen für *Ascobolus furfuraceus*, *Otidea aurantia*, und *Lachnea stercorea* ausdrücklich bestritten, daß in der dritten Teilung des Askus halb soviel Chromosomen zu zählen sind als in den vorhergehenden. Bedauerlicherweise hat Claußen aber seine Behauptung nicht mit Abbildungen belegt. Es steht jetzt Behauptung gegen Behauptung, da Fraser nach einer neuen Prüfung ihrer Präparate auf ihrem Standpunkt beharrt. Dieser wird auch vertreten in einer Untersuchung über *Collema* von Freda M. Bachmann. Ich habe diese Arbeit an anderer Stelle eingehend besprochen¹ und will hier nur erwähnen, daß sie zwar auch für die dritte Teilung halb soviel Chromosomen wie für die erste, daß aber diese Chromosomen ganz auffallend groß sind, viel größer als bei der ersten Teilung. Das ist unverständlich, denn die Chromosomen der ersten Teilung sollen nach der Fraserschen Theorie doch tetravalent und die der dritten Teilung univalent sein. Man wird deshalb bis auf weiteres wohl annehmen dürfen, daß in den Bachmannschen Präparaten der dritten Teilung die Chromosomen zu mehreren verklebt waren und so die Täuschung einer geringeren Zahl hervorriefen.

Wenn also auch noch eine Reihe von Schwierigkeiten und Widersprüchen zu lösen sind, so scheint mir doch die beste Aussicht vorhanden, daß die Mykologen sich über kurz oder lang auf den Claußenschen Standpunkt einigen werden.

Weit komplizierter als das Problem der Ascomycetenentwicklung im allgemeinen scheint mir die Frage zu sein, ob man

¹) S. Zeitschrift für Botanik. 1914. 6, 413.

die verschiedenen Typen der Fruchtkörperentwicklung auf ein gemeinsames Prinzip bringen kann. Fast jede neue Arbeit deckt da neue Verhältnisse auf, die sich oft in gar keine Beziehung zu bekannten Dingen bringen lassen. Die Folge davon ist, daß selbst Autoren, die noch vor einigen Jahren glaubten, in der Fruchtkörperentwicklung deutliche Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Askomyceten gefunden zu haben, heute erklären müssen: »For the moment, the value of the archicarp as a criterion is not quite clear« (Fraser). Ganz besonders gilt das von *Polystigma*, wo das Archikarp von einer einzigen Hyphe gebildet wird, in der zwei hintereinander liegende Zellen die Sexualorgane darstellen; ein einkerniges Askogon und darunter ein vielkerniges Antheridium. Bei keinem Askomyceten ist etwas ähnliches bekannt.

Will man trotzdem nach Anknüpfungspunkten suchen, wird zuerst zu entscheiden sein, ob man im Anschluß an die Vorstellungen von Fisch und Frank das Archikarp von *Polystigma* für ein rudimentäres Carpogon halten will, das sich mit dem von Collema vergleichen läßt. Die Spermogonien scheinen dafür zu sprechen. Dazu kommt, daß die Spermastien trotz vieler Versuche der verschiedenen Autoren niemals zur Keimung gebracht werden konnten, was bisher immer als ein Zeichen der generativen Funktion dieser Organe gedeutet wurde. Nach dieser Auffassung hätten wir dann bei *Polystigma* den schon lange gesuchten Fall, daß die verlorene Funktionsfähigkeit der Trichogyne durch einen anderen Sexualakt ersetzt ist. Dieser Gedanke ist verlockend, zumal die Verhältnisse bei *Polystigma* dann auch neues Licht auf die Sexualität der Rostpilze werfen würden. Bei diesen findet man ja gleichfalls funktionsunfähige Spermogonien und einen Sexualakt, der, wie wohl die Mehrzahl der Untersucher annehmen, an die Stelle einer früheren Trichogynbefruchtung getreten ist. Aber gerade der Vergleich mit den Uredineen zeigt, welche Schwierigkeiten einer solchen Deutung entgegenstehen. Bei ihnen sind es immer zwei einkernige Zellen, die als Sexualorgane dienen. Bei *Polystigma* dagegen ist nur die eine, die weibliche Zelle, einkernig, die männliche dagegen vielkernig, und von den vielen Kernen dieser Zelle wird nur einer zur Bildung des Kernpaares ver-

wandt. Kann man sich nun vorstellen, daß an die Stelle der Befruchtung durch ein einkerniges Spermatium die durch ein vielkerniges Antheridium getreten ist, bei dem von vornherein alle Kerne bis auf einen ohne Funktion gewesen sein müssen? Es ist das vielleicht möglich, wenn man annimmt, daß das jetzige Antheridium früher eine vegetative Tragzelle des Carpo-gons gewesen ist, die wie die übrigen vegetativen Zellen von *Polystigma* im Gegensatz zu den Askogonzellen mehrkernig war. Diese ehemalige Tragzelle unterscheidet sich aber so auffallend durch Größe und Inhalt von den übrigen vegetativen Zellen, daß auch in Erwägung gezogen werden muß, ob sie nicht etwa von jeher nichts anderes als ein Antheridium gewesen ist.

Wenn man diesem Gedanken näher treten will, wird man sich erinnern müssen, daß Claußen die Sexualvorgänge bei den Ascomyceten von den Oomyceten aus verständlich zu machen sucht. Er stellt das Askogon von *Pyronema* dem Oogon von *Saprolegnia* homolog und ebenso die beiderseitigen Antheridien. Dieser Auffassung erwächst daraus eine gewisse Schwierigkeit, daß bisher kein Ascomycet gefunden war, bei dem Askogon und Antheridium wirklich dieselbe Anordnung wie die entsprechenden Organe bei den Oomyceten haben, immer ist zwischen beide die Trichogyne eingeschoben. In diesem Zusammenhange ist es vielleicht von Interesse festzustellen, daß die Sexualorgane von *Polystigma* dieselbe Anordnung und einen ähnlichen Bau wie die der Oomycetengattung *Monoblepharis* aufweisen. Bei beiden haben wir ein einkerniges Asko- bzw. Oogonium und direkt darunter in derselben Hyphe ein vielkerniges Antheridium. Bei der im Wasser lebenden *Monoblepharis* enthält das Antheridium bewegliche Gameten, die ins Wasser entleert werden, und von denen einer durch eine Öffnung in der Membran von außen in das Oogonium schlüpft. Bei dem in ein plektenchymatisches Stroma eingebetteten Archikarp von *Polystigma* finden wir statt der freibeweglichen männlichen Gameten Gametenkerne und diese werden natürlich nicht nach außen entleert, sondern ein einziger tritt direkt in das einkernige Askogon.

Das Antheridium von *Polystigma* wäre also, falls man sich diese Auffassung zu eigen macht, ein rudimentäres Gametangium.

Die Schwierigkeiten, die sich bei der Deutung als ehemalige vegetative Tragzelle aus der großen Zahl der funktionslosen Kerne ergeben, fallen damit fort. Was sind dann aber die trichogynartigen Hyphen? Es könnten rein vegetative Organe sein. Ein Hinweis in dieser Richtung liegt in der Tatsache, daß sowohl Lagerheim wie Woronin bei *Monoblepharis* nicht nur terminale, sondern nicht allzuseiten auch interkalare Oogonien gefunden haben. Diesen Oogonien sitzen also noch vegetative Hyphen auf, gerade wie dem Askogon von *Polystigma* die Trichogyne aufsitzen. Daß diese letzteren nach den Spaltöffnungen hinwachsen, ist nicht besonders auffallend, da alle anderen vegetativen Hyphen es ebenso machen. Mit diesen haben sie außerdem die Mehrkernigkeit der einzelnen Zellen gemeinsam, während die Trichogynzellen von *Collema* einkernig sind. Ihren Plasmareichtum und ihre von den übrigen Hyphen etwas abweichende Gestalt könnte man als Folgeerscheinung einer besonderen Funktion, nämlich die Sexualorgane zu ernähren, auffassen.

Es fragt sich noch, ob man für die auf das Askogon folgenden ein- und mehrkernigen Zellen eine Erklärung finden kann. Auch hier läßt uns der Vergleich mit *Monoblepharis* nicht im Stich. Wir wissen, daß es *Monoblepharis*-arten gibt, wie *M. polymorpha* und *M. insignis*, die fünf, sechs ja zwölf Oogonien hintereinander tragen. Andererseits habe ich erwähnt, daß bei *Polystigma* bis zu fünf einkernige Zellen vorhanden sind, die alle mit dem Askogon große Ähnlichkeit haben. Was liegt da näher als der Gedanke, daß die auf das Askogon folgenden ein- und mehrkernigen Zellen bis etwa dahin, wo die »Trichogyne« abzweigen, dem Askogon homolog sind, und daß alle wieder der Oogonienkette von *M. polymorpha* entsprechen? Durch den Einschluß in das dichte Stroma sind bei *Polystigma* alle Oo-Askogone, die nicht direkt an das Antheridium grenzen, funktionslos geworden. Je weiter sie von dem Askogon entfernt liegen, um so mehr wandeln sie sich in vegetative Zellen um: ihre Kerne werden zahlreicher und kleiner und ihre Gestalt ähnelt immer mehr den rein vegetativen »Trichogynen« (Fig. 7 a).

Die Hauptschwierigkeit bei der Ableitung von *Monoblepharis* liegt in dem Vorhandensein der zahlreichen Spermatien bei Poly-

stigma. Sie sind heute offenbar funktionslos, denn alle Bemühungen, sie zur vegetativen Keimung zu bringen, blieben, wie erwähnt, bis heute vergeblich. Es ist aber nicht nötig, daraus zu schließen, daß sie früher männliche Befruchtungsorgane gewesen sind. Blackman und Welsford haben nämlich gefunden, daß der Kern der Spermatien schon degeneriert, bevor sie aus dem Spermogonium ausgetreten sind. Die Spermatien brauchen also nicht keimungsunfähig zu sein, weil sie einst eine sexuelle Funktion gehabt haben, sondern es ist auch möglich, daß sie früher Konidien waren, die aus irgendeinem Grunde heute degeneriert sind.

Die zunächst fremdartig erscheinenden Befruchtungsverhältnisse bei *Polystigma rubrum* lassen sich also auf zweierlei Weise verständlich machen. Einmal, indem man sie mit dem Carpogon von *Collema* vergleicht, oder indem man von den Oomyceten ausgeht, wovon die letzte Anknüpfung mir die zwanglosere scheint. Bestärkt werde ich in dieser Meinung noch dadurch, daß in letzter Zeit zwar verschiedentlich bei *Pezizaceen* Carpogone nach dem *Collematypus* gefunden sind (Dodge bei *Ascobolus* und Fraser bei *Lachnea*), daß aber außer *Polystigma* auch noch ein anderer *Pyrenomycet*, bei dem man früher sicher an eine Befruchtung durch Spermatien glaubte, nämlich *Gnomonia erythrostoma*, in dieser Beziehung enttäuscht hat (Brooks). Die Ableitung von *Monoblepharis* hat außerdem noch den Vorteil, daß sie sich gut einfügt in die zuletzt von Claußen entwickelte Theorie, nach der die Sexualzellen der Ascomyceten Gametangien und nicht einzelnen Gameten homolog sind.

Zitierte Literatur.

- Bachmann, The Origin and Developement of the Apothecium in *Collema pulposum* (Bernh.) Ach. Arch. f. Zellforsch. **10**, 369.
Blackman and Fraser, Fertilization in *Sphaerotheca*. Ann. of bot. **19**, 567.
—, and Welsford, The Developement of the Perithecium of *Polystigma rubrum*. Ebenda. **26**, 761.
Brooks, The Developement of *Gnomonia erythrostoma*. Ebenda. **24**, 585.
Claußen, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, *Pyronema confluens*. Zeitschr. f. Bot. **4**, 1.
Dodge, Methods of Culture and the Morphology of the Archicarp in certain species of the *Ascobolaceae*. Bull. Torrey bot. club. **39**, 139.

- Faull, The Cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum*. *Ann. of bot.* **26**, 325.
- Fisch, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Ascomyceten. *Bot. Zeitg.* **40**, 850.
- Frank, Über einige neue oder weniger bekannte Pflanzenkrankheiten. *Ber. d. d. bot. Ges.* **1**, 58.
- Fraser, The Development of the Ascocarp in *Lachnea cretea*. *Ann. of bot.* **27**, 553.
- Harper, Sexual Reproduction and the Organization of the Nucleus in certain Mildews. *Publ. Carnegie Inst. of Washington.* No. 37.
- Kniep, Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I. II. *Zeitschr. f. Bot.* **5**, 593.
- Lagerheim, Mykologische Studien. II. Untersuchungen über die Monoblepharideen. *Bih. till k. Svenska Vet. Akad. Handl.* **25**, Afd. 3, No. 8.
- Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft 1. Leipzig. 1877.
- Thaxter, New or peculiar aquatic fungi. 1. *Monoblepharis*. *Bot. Gaz.* **20**, 437.
- Woronin, Beitrag zur Kenntnis der Monoblepharideen. *Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. St. Pétersbourg.* 7 sér. **36**, No. 6.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Nienburg Wilhelm

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte von Polystigma rubrum DC.
369-400](#)