Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III.

Von

Hans Kniep.

Mit Tafel 2 und 20 Abbildungen im Text.

LIBRARY NEW YORK BOTANICAL GARDEN.

Über die konjugierten Teilungen und die phylogenetische Bedeutung der Schnallenbildungen.

Die vorliegende Abhandlung schließt sich an meine beiden 1913 erschienenen Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte der Hymenomyceten an. Ich habe seitdem eine größere Anzahl von Basidiomyceten kultiviert und untersucht und mich dabei bemüht, namentlich über einen Punkt volle Klarheit zu gewinnen, über den ich damals zu keiner definitiven Entscheidung gelangen konnte. Er betrifft die Natur der eigenartigen Körperchen, die sich vorwiegend in jungen Schnallenbildungen finden. Über diese Körperchen habe ich in Beitrag II, S. 616ff. näheres mitgeteilt. Meine damalige Annahme ging dahin, daß die Körperchen, die in ganz jungen Schnallen manchmal den Eindruck von kleinen Kernen erwecken, keine Kerne sind. Gestützt wurde diese Annahme u. a. dadurch, daß eine Einwanderung der Körperchen in die Schnallen ebensowenig wie ein Überwandern von der Schnalle in die Basalzelle beobachtet werden konnte. In verschiedenen einwandfrei gefärbten Präparaten ließen sich Degenerationsstadien der Körperchen, die in alten Schnallen fehlen, erkennen (a. a. O. Taf. 4, Fig. 10 bei b). Da ferner die Kernzahl in den über und unter der Schnalle gelegenen Zellen keine konstante war (s. z. B. a. a. O. Taf. 4, Fig. 4, 7, 11), so gelangte ich zu der Auffassung, daß die Körperchen, selbst wenn sie Kerne wären, mit der Entstehung der typischen, durch konjugierte Teilung sich vermehrenden Kernpaare nichts zu tun haben.

Meine neuen, auf breiterer Grundlage fußenden Untersuchungen haben nun gezeigt, daß diese Deutung nicht haltbar ist. Die damaligen Beobachtungen sind zwar richtig; es hat sich aber ergeben, daß gerade Coprinus nycthemerus für die Entscheidung der erwähnten Fragen ein sehr ungünstiges Objekt ist, weil er hinsichtlich der Schnallenbildung und der damit im Zusammenhang stehenden Kernverhältnisse zahlreiche Unregelmäßigkeiten zeigt, die das Erkennen des bei anderen Pilzen realisierten typischen Entwicklungsverlaufs außerordentlich erschweren. Dadurch, daß ich diese Abweichungen vom Typus nicht richtig bewertet habe, kam ich zu Schlußfolgerungen, die sich im Verlaufe der neuen Untersuchungen als unrichtig herausgestellt haben.

Als Resultat der letzteren nehme ich vorweg, daß die Doppelkörperchen in den jungen Schnallen tatsächlich Kerne (Nukleolus und Kerngerüst) sind, und zwar Kerne, die sich durch konjugierte Teilung vermehren, also echte Paarkerne. Insofern sind allerdings meine damaligen Angaben vollkommen richtig, als diese Kerne als solche nicht in die jungen Schnallen einwandern, sondern in diesen entstehen. Auch können sie da degenerieren, doch geschieht das nur in Ausnahmefällen, nämlich meist dann, wenn die Schnallenanlage mit der nächstunteren Zelle nicht oder erst abnorm spät zur Verschmelzung kommt. Die Regel ist, daß der kleine Kern nach Verschmelzung der Schnallen mit der Basalzelle in diese überwandert. Da diese Wanderung offenbar sehr schnell erfolgt, erfordert es langes Suchen, bis man gerade das Stadium des Übertritts findet. Neben diesem direkten Beweise, über den ich unten berichten werde, gibt es aber noch indirekte, aus denen ohne Zweifel hervorgeht, daß im normalen Entwicklungsgang ein solcher Übertritt stattfindet.

Bei Coprinus nycthemerus wiegen im Schnallenmycel, das gewöhnlich schon in den wenige Tage alten Keimlingen auftritt, die zweikernigen Zellen vor (a. a. O. S. 617 und 632). Dazwischen kommen einzeln oder in Zügen einkernige Zellen vor. Andrerseits sind in den jungen, noch keine Schnallen führenden Mycelien die einkernigen Zellen vorherrschend. Doch wurden hier auch zwei, gelegentlich auch mehrere Kerne in

einer Zelle beobachtet. Die Untersuchung anderer Basidiomyceten, deren Mycel gleichfalls Schnallenbildungen zeigt, ergab nun, daß die Zweikernigkeit der durch Schnallen verbundenen Zellen die Regel ist. Die meisten dieser Pilze haben ausnahmslos oder wenigstens von ganz seltenen Ausnahmen abgesehen im Schnallenmycel zweikernige bzw. paarkernige Zellen. Auch darin verhält sich also Coprinus nycthemerus abnorm, daß im Schnallenmcyel einkernige Zellen vorhanden sind; der Pilz ist wegen dieser Abweichung vom Typus für das Stadium der Kernverhältnisse im Schnallenmycel sehr wenig geeignet, obgleich seine Kerne relativ groß und leicht färbbar sind — ein Umstand, der mich seiner Zeit neben der leichten Fruchtkörperbildung des Pilzes in der Kultur dazu geführt hatte, ihn als Untersuchungsobjekt zu wählen.

Es sollen hier zunächst die neuen Ergebnisse geschildert werden; erst später werde ich auf Coprinus nycthemerus kurz zurückkommen.

Es gibt unter den Hymenomyceten zahlreiche Formen, bei denen aus der keimenden Basidiospore zunächst ein Mycel mit typisch einkernigen Zellen hervorgeht. Auch einfach organisierte, keinen eigentlichen Fruchtkörper bildende Typen gehören hierher. Erst nachdem das aus einkernigen Zellen bestehende Mycel eine mehr oder weniger große Mächtigkeit erreicht hat, treten Hyphen mit Schnallen auf, deren Zellen die charakteristischen Kernpaare enthalten. Ich will zunächst auf den Modus der Kernteilungen im Schnallenmycel näher eingehen und wähle hierfür als Beispiele zwei Pilze aus der Gattung Corticium: C. varians nov. spec. und C. serum (Pers.)[1]. Beide Pilze sind ihrer äußeren Gestalt nach dem früher von mir untersuchten Hypochnus terrestris (Corticium terrestre) ähnlich, namentlich der letztere. Sie weichen aber insofern von diesem ab, als die Zweikernigkeit nicht schon in der Spore entsteht, sondern erst später, nachdem aus der Spore ein

[1]) Beide Pilze gehören der Untergattung Hypochnus an, da sie ein mehr oder weniger flockiges Hymenium entwickeln. Da ich mich durch die Untersuchung einer größeren Anzahl von Formen aus der Gattung überzeugt habe, daß sich die Gattungen Corticium s. str. und Hypochnus nicht scharf trennen lassen, so schließe ich mich der Ansicht verschiedener neuerer Mykologen an und lasse Hypochnus als Sondergattung fallen.

Mycel mit einkernigen Zellen hervorgegangen ist. Nach meinen bisherigen Untersuchungen ist dieser Modus der häufigere; ich habe ihn auch bei solchen Formen beobachtet, deren Sporen im reifen Zustand zwei Kerne enthalten [z. B. Kneiffia gigantea (Fries)]. Bei der Keimung wandert dann gewöhnlich einer der Kerne in den Keimschlauch und dieser gliedert sich darauf von der Spore durch eine Querwand ab, so daß zwei einkernige Zellen entstehen, die dann durch Fortwachsen und Verzweigung einem mehr oder weniger ausgedehnten Mycel mit einkernigen Zellen den Ursprung geben. Corticium varians und C. serum gehören nicht zu dieser Gruppe. Ihre Sporen besitzen im reifen Zustand nur einen Kern, der sich erst nach der Keimung teilt. Ich erwähne noch, daß C. varians sich von C. serum und C. terrestre dadurch unterscheidet, daß seine Basidien nicht regelmäßig vier-, sondern vier bis achtsporig sind[1].

Im Schnallenmycel trifft man bei beiden Formen regelmäßig zwei Kerne in der ausgebildeten Zelle an (s. Fig. 14, Taf. 2, die Haupthyphe); das junge, schnallenfreie Mycel besteht aus einkernigen Zellen. Nur ausnahmsweise finden sich hier meist in sehr großen, inhaltreichen Zellen zwei oder auch drei Kerne. Wie die Schnallen sich bilden, hat bereits Brefeld (1877) annähernd richtig angegeben. Es entsteht an der Hyphe eine

[1]) Die Beschreibungen von Winter (Rabenhorsts Kryptogamenflora I, 1, S. 328) und Schroeter (Kryptogamenflora von Schlesien III, 1, S. 417) passen gut auf die von mir in den Vogesen an Baumstümpfen gefundenen Exemplare von Corticium serum (Pers.). Ich will daher den Pilz unter diesem Namen führen. — Corticium varians nov. spec. steht C. subcoronatum v. Höhnel und Litschauer (1907, S. 822), und C. coronatum (Schroeter) zweifellos sehr nahe. Es unterscheidet sich von beiden u. a. durch die reinweiße Farbe des Hymeniums und durch die Sporengröße, von letzterem durch das Vorhandensein von Schnallen und ist als besondere Art anzusehen. Ich gebe nachstehend eine Beschreibung des Pilzes: Pilz zarte, weiße, schimmelige bis flockig-krümelige Überzüge bildend. Hyphen locker verflochten, nicht sehr häufig anastomosierend, mit typischen Schnallenbildungen. Breite der subhymenialen Hyphen 3 bis 5 μ. Breite der Basidien an der Ursprungsstelle der Sterigmen 3,5 bis 5,5 μ. Basidien mehr oder weniger keulenförmig, nach der Basis zu oft nur wenig verschmälert. 4 bis 8 (meist 6 oder 7) gebogene Sterigmen. Sporen 3,4 bis 5μ lang, 2,4 bis 3,0 μ breit, oval, an den Enden abgerundet. Inhalt der Sporen homogen. Die Entwicklung der viersporigen Basidien, die sehr selten sind, wurde cytologisch nicht verfolgt. In den anderen Fällen scheinen immer durch dreifache Kernteilung 8 Kerne zu entstehen, von denen bei den fünf bis siebensporigen

kleine seitliche Ausstülpung, die basalwärts in einem von der Hyphe aus gesehen konkaven Bogen wächst. Die Spitze der Auszweigung vereinigt sich dann unter Auflösung der trennenden Wände wieder mit der Hyphe. Ehe das geschieht, bildet sich direkt unterhalb des Ursprungs der Schnalle in der Hyphe eine Querwand. Auch die Schnalle selbst trennt sich von der Hyphe durch eine an ihrer Ursprungsstelle liegende, schräg zur Hyphenquerwand vorlaufende Querwand ab.

So viel läßt sich bereits am ungefärbten Präparat beobachten. Wie verhalten sich nun die Kerne? Die langgestreckten, gewöhnlich inhaltreichen Endzellen der Hyphen des vielfach verzweigten Schnallenmycels bergen etwa in der Mitte, in einiger Entfernung voneinander, zwei Kerne. Ehe diese Kerne sich zur Teilung[1] anschicken, die stets eine konjugierte ist, sieht man bereits die Anlage der jungen Schnalle als kleine, bogenförmige Ausstülpung, meistens in der Mitte zwischen beiden Kernen[2] (Fig. 1, Taf. 2). Bei den Verzweigungen der Hyphen verhält sich die Sache im Prinzip genau so (Fig. 2, Taf. 2). Nachdem der aussprossende Seitenzweig eine gewisse Länge erreicht hat, wandern die beiden Kerne an die Verzweigungsstelle. Der eine wandert ein Stück weit in den Seitenzweig hinein, der andere bleibt entweder zunächst in der Ursprungsstelle oder begibt sich in den basalen Teil des Zweiges. Zwischen beiden wird dann die Schnalle des

Basidien die entsprechende Zahl in die Sporen wandert, die übrigen in der Basidie zurückbleiben. Die Sporen sind stets einkernig. Erst nach der Keimung findet Teilung des Kernes statt.

Ich fand den Pilz Ende Dezember 1912 in Ottenhöfen (Baden) auf aufgestapeltem Kiefernholz. — Die Bezeichnung varians habe ich wegen der schwankenden Sporenzahl gewählt. In der Kultur ist der Pilz sehr anspruchslos. Er wächst gut auf Kiefernholzdekokt-Agar, ebenso auf angefeuchteten, sterilisierten Sägespänen. In Reinkultur ist er leicht zur Basidienbildung zu veranlassen. An den mit Wasser beschlagenen Wänden der Erlenmeyer-Kolben wächst das Mycel in die Höhe und bildet nach einigen Wochen weiße, flockige Hymenien, die reichlich Sporen produzieren. Für die cytologische Untersuchung ist es zweckmäßig, den Pilz auf dünnen Agarhäutchen oder auf Collodiumhäutchen wachsen zu lassen; die Mycelien breiten sich dann schön in einer Ebene aus und können in toto fixiert und gefärbt werden.

[1]) Die Kernteilung ist bei den beiden Corticien nicht an eine bestimmte Tageszeit gebunden.

[2]) Die Angabe Brefelds (1877), daß die Schnalle sich direkt oberhalb einer Querwand ausstülpe, ist unkorrekt. Die Querwand, die Brefeld im Auge hat, entsteht erst später.

Seitenzweigs angelegt. Der Fall, daß die beiden Kerne erst nach Anlage der Schnalle die Stellung dies- und jenseits derselben annehmen, ist ziemlich selten.

Das nächste Stadium besteht darin, daß die Kerne in die Prophase der Teilung eintreten. Dabei oder kurz zuvor nähert sich der der Spitze der Hyphe näher liegende Kern der Schnallenausstülpung und wandert in dieselbe ein (Fig. 3 bis 7, Taf. 2). Beide Kerne machen nun völlig synchron die weiteren Phasen der Mitose durch. Die Teilung der Chromosomen in der Äquatorialplatte, die zweifellos vorhanden ist, läßt sich wegen der außerordentlichen Kleinheit dieser Körper nicht beobachten. Wie groß die haploide Zahl der Chromosomen ist, wage ich ebenfalls nicht bestimmt zu entscheiden. Sie ist jedenfalls größer als zwei. Ich muß es dem Leser überlassen, sich an der Hand der Figuren (5 bis 12, Taf. 2) selbst ein Urteil zu bilden. Von diesen Figuren gehören 5, 6, 12 zu Corticium varians, 7 bis 11 zu C. serum. Man ersieht aus ihnen deutlich, daß die beiden Spindelachsen einen spitzen Winkel miteinander bilden. Die eine verläuft in der Richtung der Hyphe, die andere schräg in die Schnallenausstülpung hinein. Was die Nucleoli der Mutterkerne anlangt, so bleiben sie ziemlich lange erhalten, bei C. serum anscheinend etwas länger als bei C. varians. Man sieht sie neben oder in der Nähe der Spindeln liegen, in mehr oder weniger deformiertem Zustand (Fig. 8 bis 12, Taf. 2). Es ist wohl anzunehmen, daß sie allmählich zerfallen oder aufgelöst werden, und daß die Tochterkerne neue Nucleoli bilden[1]. Noch ehe die vier Kerne das Stadium der Telophase völlig durchgemacht haben, entfernen sie sich voneinander, in der Weise, daß zwei in der Richtung nach der Hyphenspitze, einer basalwärts wandert, während der vierte in der Schnalle verbleibt. Bei der weiteren Ausgestaltung zu ruhenden Kernen erreichen die drei ersteren ungefähr die Größe der Mutterkerne, aus denen sie hervorgegangen sind, der in der Schnallenanlage befindliche wird dagegen wesentlich kleiner, da der beschränkte Raum hier die Erreichung der normalen Größe nicht gestattet

[1]) Im jungen, aus einkernigen Zellen bestehenden Mycel findet man Kernteilungsbilder, die ganz mit den bei Paarkernen beobachteten übereinstimmen. Das geht aus einem Vergleich von Fig. 13 (Taf. 2) mit den anderen Figuren hervor.

(Fig. 14 bis 17, Taf. 2). Kurz darauf werden Querwände gebildet. Die eine entsteht direkt unterhalb des Ursprungs der Schnallenausstülpung und trennt die fortwachsende Endzelle von der Basalzelle ab. Die andere, welche mit ersterer einen apikalwärts geöffneten stumpfen Winkel bildet, gliedert die Schnallenausstülpung von der Endzelle ab. Den genauen Zeitpunkt der Entstehung dieser letzteren Querwand habe ich nicht bestimmen können. Es ist ungemein schwer, zarte, soeben angelegte Querwände zu erkennen. Mehrfach ließ sich sicher feststellen, daß die Wand schon vor der Verschmelzung der Schnalle mit der Basalzelle angelegt ist (Fig. 14 bis 16, Taf. 2), ich wage aber nicht zu behaupten, daß das immer so ist. Im allgemeinen gewinnt man den Eindruck, daß die Querwand in der Haupthyphe etwas früher als die die Schnalle abgrenzende Scheidewand gebildet wird.

Noch ehe das Ende der Schnallenausstülpung mit der Basalzelle verschmilzt, verlängert sich die Spitzenzelle mehr oder minder, und ihre beiden Kerne ordnen sich gewöhnlich so, daß der Mittelpunkt ihrer Verbindungslinie annähernd mit dem Mittelpunkt der Zelle zusammenfällt. Sogleich nach der Verschmelzung der Schnalle mit der Basalzelle wandert der kleine Kern in die letztere über. Der Kernübertritt geht, wie ich schon bemerkte, sehr schnell vor sich; ich habe das Stadium erst nach langem Suchen gefunden (s. Fig. 18, Taf. 2). Daß er stattfindet, folgt außerdem unzweifelhaft aus dem Studium derjenigen Bilder, die die vorletzte Zelle der Hyphe nicht allzulange nach der Fusion der Schnalle zeigen (Fig. 20, Taf. 2 bei a, s. auch Fig. 19). Hier sieht man deutlich, daß die Kerne verschieden groß sind. Der kleine liegt apikalwärts vom größeren; er stammt aus der Schnalle. Allmählich wächst er zur normalen Größe heran, doch kann es ziemlich lange dauern bis beide Kerne gleich groß sind. Es kommt jedenfalls vor, daß man auch noch in der, von der Hyphenspitze gerechnet, dritten Zelle einen deutlichen Größenunterschied wahrnimmt.

Gelegentlich beobachtet man von dem geschilderten Entwicklungsverlauf kleine Abweichungen. So kommt es vor, daß die Verschmelzung der Schnalle mit der Basalzelle sich ver-

spätet und auch dann noch nicht eingetreten ist, wenn die Spitzenzelle bereits eine oder sogar mehrere Teilungen erfahren hat. Wenn dann die Fusion der Schnalle ganz ausbleibt, sieht man Bilder, die auf Degeneration des kleinen Kernes schließen lassen. Bei den beiden Corticien ist diese Abnormität recht selten. Häufiger kommt sie bei Coprinus nycthemerus vor, was ich schon eingangs erwähnt habe, und was zu der unrichtigen Deutung der ganzen Erscheinung Anlaß gegeben hat. Eine Nachuntersuchung des Pilzes hat übrigens gezeigt, daß die Degenerationsstadien im jungen Schnallenmycel, das ich seinerzeit hauptsächlich untersucht habe, besonders häufig sind. In den Hyphenenden älterer Schnallenmycelien finden die Fusionen mit größerer Regelmäßigkeit statt. Auch die konjugierten Teilungen verlaufen bei Coprinus nycthemerus nach genau demselben Typus, und ich habe mich neuerdings auch überzeugt, daß in Schnallenmycelien, die schon längere Zeit fortgewachsen, also nicht erst vor kurzem angelegt sind, die charakteristischen Hyphenenden mit dem kleinen Kern in der Schnallenanlage ziemlich häufig anzutreffen sind. In diesen Fällen war dann die zweitletzte Zelle so gut wie immer einkernig. Die Bilder stimmten also mit der Fig. 4 auf Taf. 4 meiner früheren Arbeit (1913) und mit den auf Taf. 2 dieser Arbeit wiedergegebenen, auf Corticium varians bezüglichen Fig. 14 bis 17 überein. Wie es kommt, daß gerade das jung angelegte Schnallenmycel von Coprinus so zahlreiche Abweichungen vom Typus zeigt, vermag ich nicht anzugeben. Ich hatte die Möglichkeit, daß die Körperchen in den Schnallenanlagen Kerne sind, die überwandern könnten, schon damals in Erwägung gezogen, war aber davon zurückgekommen, hauptsächlich weil sich kein konstantes Verhältnis zwischen der Kernzahl der Spitzenzelle und der basalwärts von ihr liegenden finden ließ. Wie sich das Zustandekommen der Fig. 7 bis 11 (Taf. 4 der früheren Arbeit) wiedergegebenen Stadien im einzelnen erklärt, darüber lassen sich auch heute nur Vermutungen äußern. Bei Fig. 7 und 8 dürfte der Schnallenkern schon degeneriert gewesen sein, ehe die Schnalle mit der Basalzelle zur Verschmelzung kam. Man sieht hier in den Schnallen noch kleine, dunkle Körperchen, die vermutlich die letzten Reste dieser Kerne sind.

In Fig. 9 ist die Schnalle noch nicht fusioniert. Trotzdem hat die basale Zelle zwei Kerne. Vielleicht hat hier der ursprünglich einfache Kern unter dem Einfluß der seitlich hervorsprossenden Verzweigung eine vorzeitige Teilung erfahren. Die Abnormitäten in Fig. 10 sind möglicherweise zum Teil durch unregelmäßigen Verlauf der konjugierten Teilung zustande gekommen. Was schließlich Fig. 11 anlangt, so finden sich hier in den beiden abgebildeten Zellen je ein Kern mehr als man erwarten sollte. Es müssen also auch hier im Teilungsmodus Unregelmäßigkeiten vorgekommen sein.

Auf eine Erscheinung hatte ich seinerzeit bei Coprinus besonderes Gewicht gelegt, nämlich die, daß hier in dem vorwiegend aus zweikernigen Zellen bestehenden Schnallenmycel oft einkernige Zellen oder Gruppen solcher eingestreut sind. Ich habe damals daraus geschlossen, daß im Schnallenmycel regelmäßige konjugierte Teilungen und entsprechende darauffolgende Abgliederung der Zellen (in zweikernige oder solche, die ein Multiplum von zwei Kernen enthalten) im Schnallenmycel nicht vorliegen können (a. a. O. 1913, S. 622). Diese Schlußfolgerung ist auch richtig, sofern der Ton auf regelmäßig gelegt und sie nicht in dem Sinne ausgedehnt wird, daß die konjugierten Teilungen im Schnallenmycel überhaupt nicht oder nur ausnahmsweise vorkämen. Sie finden bei den beiden Corticien durchaus regelmäßig statt und bilden somit einen wesentlichen Charakterzug des Schnallenmycels, und auch bei Coprinus nycthemerus liegt es prinzipiell nicht anders. Die beobachtete Zwischenschaltung einkerniger Zellen ist hier vermutlich ein sekundärer Vorgang, vielleicht dadurch entstanden, daß nachträglich die Paarkerne durch Querwände voneinander getrennt werden und sich vor- oder nachher unabhängig voneinander (nicht synchron) teilen. Mit dieser Annahme steht es in Einklang, daß sich bei Coprinus nycthemerus nicht an allen Querwänden des Schnallenmycels Schnallen finden (vgl. z. B. Fig. 15, 18, 19 auf Taf. 5 des II. Beitrages [1913]).

Um nun zu zeigen, daß der geschilderte Modus der konjugierten Teilungen und seine Beziehung zur Schnallenbildung eine für die Hymenomyceten typische Erscheinung ist, genügt die Untersuchung so weniger Formen nicht, zumal Corticium

varians und C. serum vermutlich nahe miteinander verwandt sind. Ich habe daher einige andere Formen zum Vergleich herangezogen und überall die oben beschriebenen Verhältnisse gefunden. Diese Formen sind: Panus stypticus Fr. Clitocybe flaccida Gillet, Polyporus destructor Schrad. Ich halte es nicht für nötig, die einzelnen Stadien der konjugierten Teilungen und der Schnallenbildung bei diesen drei Pilzen abzubilden, da die Bilder sich vollkommen mit denen der beiden Corticien decken würden. In den durch ausgebildete Schnallen begrenzten Zellen wurden ausnahmslos zwei Kerne gefunden. Das beweisen z. B. Fig. 21 und 22 (Taf. 2), die sich auf Polyporus destructor beziehen. Fig. 21 stellt das Ende einer Hyphe dar. Die in der Richtung der Pfeile sich verlängernden Zellen in Fig. 22 enthalten auch je ein Kernpaar[1]. Sofern die Schnalle mit der Basalzelle noch nicht verschmolzen war, war letztere einkernig. Ich habe übrigens bei den drei Pilzen mehrfach mit voller Sicherheit erkennen können, daß die kernhaltige Schnalle bereits in diesem Stadium an der Spitzenzelle durch eine Wand abgegliedert war, in anderen Fällen ließ sich die Existenz dieser Wand vor der Fusion nicht mit absoluter Sicherheit feststellen.

Es kann danach wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Zellen des Schnallenmycels bei den Hymenomyceten typische, sich konjugiert teilende Kernpaare enthalten. Wenn bei Coprinus nycthemerus und vielleicht noch bei anderen Formen Unregelmäßigkeiten auftreten, so ist das nur von nebensächlicher Bedeutung gegenüber der Tatsache, daß die Zweikernigkeit in den durch Schnallen begrenzten Zellen durchaus die Regel ist. Wenn ich angesichts dieser Ungleichmäßigkeiten bei Coprinus nycthemerus besonderes Gewicht darauf legte, daß die jungen Anlagen der Fruchtkörper ganz regelmäßig zweikernige Zellen enthalten und den Beginn der eigentlichen Paarkerngeneration

[1]) Levines (1913) Fig. 5 und 6 seiner Taf. 5, die sich auch auf Polyporus destructor beziehen, sind insofern sicher unkorrekt, als an den apikalen Enden der oberen Zellen keine Schnallenverbindungen eingezeichnet sind. Ich habe bei diesem Pilz ein derartiges Verhalten niemals beobachtet, vielmehr waren im typischen Paarkernmycel ohne Ausnahme Schnallen festzustellen. Auch fehlen an zwei der von Levine gezeichneten Schnallen die Wände, die sie von der apikalwärts liegenden Zelle abtrennen und die in dem von Levine gezeichneten Stadium stets ausgebildet sind.

von diesen Stadien an datierte, so war das mit Rücksicht auf das damals vorliegende Material begreiflich, läßt sich heute aber nicht mehr aufrecht erhalten. Die Paarkerngeneration entsteht vielmehr unabhängig von der Anlage der Fruchtkörper. Bei Coprinus nycthemerus pflegt sie früher als diese zu entstehen. Daß die von mir früher beschriebenen Fruchtkörperanlagen teilweise aus einkernigen Zellen des Mycels entspringen, ist auf das erwähnte abnorme Verhalten dieses Pilzes zurückzuführen. Da in diesem Mycel, wie Fig. 14 bis 19 und 22 auf Taf. 5 meiner früheren Arbeit (1913) zeigen, Schnallen vorkommen, so beginnt die eigentliche Paarkerngeneration schon vor Anlage der Fruchtkörper. Ob das bei allen Hutpilzen der Fall ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Da Levine bei verschiedenen Formen Schnallenbildungen vor Entstehung der Fruchtkörper beobachtet hat, ist anzunehmen, daß diese sich ebenso verhalten, und die von Levine aufgestellte, von mir aus den erwähnten Gründen seinerzeit zurückgewiesene Hypothese, daß der zweikernige Zustand fixiert ist, ehe die Pilze zur Fruchtkörperbildung schreiten, dürfte zu Recht bestehen. Bewiesen hat allerdings Levine diese Hypothese ebensowenig wie er konjugierte Kernteilungen gesehen und erkannt hat, daß gerade die Zellen des Schnallenmycels typisch zweikernig sind.

Nach alledem drängt sich von neuem die Frage auf: wo entsteht die Zweikernigkeit bei denjenigen Formen, deren Basidiosporenkeimlinge aus schnallenfreien Hyphen mit einkernigen Zellen bestehen? Ich werde hierüber in dem demnächst erscheinenden IV. Beitrag näher berichten und teile hier vorgreifend nur so viel mit, daß die Paarkerngeneration ohne Vermittlung von Sexualorganen entsteht.

Hier soll noch die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Schnallen kurz erörtert werden. Brefeld (1877) spricht die Schnallen als eine Art Anastomosen an. Dagegen läßt sich an sich nichts einwenden, nur darf man nicht soweit gehen, die Schnallen als den gewöhnlichen Anastomosen homologe Gebilde anzusehen. Daß das unrichtig wäre, wird sich aus der folgenden Betrachtung ergeben.

Es bedarf heute keiner weiteren Diskussion, daß Ascus und Basidie als homologe Organe aufzufassen sind. Kein Zweifel

besteht auch darüber, daß bei den Basidiomyceten eine mehr oder weniger ausgedehnte Paarkerngeneration (Synkaryophyt) vorhanden ist, in deren Zellen die Kerne sich durch konjugierte Teilung vermehren, und die jeweils einen Abschluß in der Basidie findet, wo die Paarkerne miteinander verschmelzen.

Die Paarkerne sind haploid. Wenn auch die exakte Chromosomenzählung wegen der Kleinheit der Kerne auf große Schwierigkeiten stößt, so liegt doch keinerlei Grund vor, die haploide Natur der Paarkerne anzuzweifeln, um so weniger als bei denjenigen Basidiomyceten, deren vollständiger Entwicklungsgang bekannt ist, von keinem Beobachter außer der Kernverschmelzung in der jungen Basidie, Teleutospore oder Brandspore noch eine zweite gesehen worden ist, und als auch bei den unvollständig bekannten Formen in der Basidie immer nur eine einzige Reduktionsteilung, niemals Anzeichen einer zweiten beobachtet worden sind.

Soweit dürfte also alles klar liegen. Bekanntlich kommen nun auch bei den Ascomyceten Kernpaare vor, und zwar in den ascogenen Hyphen. Die Auffassung, daß diese ascogenen Hyphen der Paarkerngeneration der Basidiomyceten homolog sind, hat zur Voraussetzung, daß ihre Kerne ebenso wie bei diesen haploid sind. Bekanntlich herrscht über letzteren Punkt noch keine völlige Einigkeit, da es immer noch einige Forscher gibt (Fraser und ihre Schule), die in Übereinstimmung mit Harpers Angabe (1900) und entgegen Claussens neueren Ergebnissen (1907, 1912) annehmen, daß im Ascogon eine Verschmelzung männlicher und weiblicher Kerne stattfindet und im Ascus eine doppelte Reduktion der Chromosomenzahl gesehen zu haben glauben. Abgesehen davon, daß eine solche doppelte Reduktion sehr wenig innere Wahrscheinlichkeit für sich hat und die Bilder, die sie beweisen sollen, keineswegs eindeutig sind, mehren sich in neuerer Zeit die Stimmen[1], die sich auf Grund von Untersuchungen verschiedener, nicht nahe miteinander verwandter Ascomyceten für die allgemeine Gültigkeit von Claussens Anschauung für diese Pilzgruppe erklären. Ich habe schon früher hervorgehoben, daß keinerlei

[1]) Vgl. Nienburg (1914), S. 393, dort weitere Literatur. Daß im Ascogon keine Kernverschmelzung, sondern nur Kernpaarung eintritt, ist vermutungsweise wohl zuerst von Sands (1905, S. 735) geäußert worden.

Grund besteht, an der Richtigkeit von Claussens Angaben zu zweifeln und trage darum kein Bedenken, die ascogenen Hyphen der Ascomyceten und die Paarkernhyphen der Basidiomyceten für homologe Gebilde, also für einen Ausdruck der natürlichen Verwandtschaft beider Pilzgruppen zu halten.

Wenn dem nun so ist, so entsteht die Frage: gibt es für die Schnallen, die ja ausschließlich im Paarkernmycel vorkommen, ein Homologon bei den Ascomyceten? Meiner Überzeugung nach gibt es ein solches, und zwar sind es die charakteristischen Hakenbildungen der ascogenen Hyphen, die den Schnallen entsprechen oder vielmehr als Vorläufer derselben im phylogenetischen Sinne anzusehen sind. Zur Erleichterung des Verständnisses gebe ich hier einige Abbildungen aus Claussens Arbeit über Pyrenema confluens (1912) wieder (s. S. 382), da dieser Pilz von allen Ascomyceten am eingehendsten untersucht worden ist. Textfig. 1 zeigt die Hakenbildungen. In dem einzelligen Seitenzweig links liegt ein Kernpaar; beide Kerne teilen sich, wie sich aus Textfig. 2 ergibt, konjugiert, und dann bilden sich zwei Querwände, die den einkernigen Hakenstiel und die einkernige Hakenspitze von dem zweikernigen Hakenbogen absondern (Textfig. 1 rechts). Die beiden Kerne des letzteren können miteinander verschmelzen und dann wird aus dem Hakenbogen ein Ascus. Es kann aber auch der Hakenbogen zu einem neuen Haken auswachsen, wobei das Kernpaar sich wieder konjugiert teilt, und dieser Prozeß kann sich mehrfach wiederholen (vgl. Claussen 1912, S. 26). Von besonderer Wichtigkeit ist nun ein zweiter Punkt: die kleine einkernige Hakenspitzenzelle tritt mit der Stielzelle in Kommunikation, wodurch eine basale Zelle mit einem Kernpaar zustande kommt. Dieses Kernpaar ist nun zu weiterer konjugierter Teilung befähigt; sie tritt ein, nachdem die Zelle einen Seitenzweig getrieben und diesen in der üblichen Weise hakenförmige Gestalt angenommen hat. Der Ort, an dem der Seitenzweig aussproßt, ist verschieden. Meistens treibt letzterer an der Stelle der ursprünglichen Hakenspitzenzelle aus [in diesem Falle wandert der Kern des Hakenstiels in die Spitze ein (s. Textfig. 3)], oder an einem anderen Punkte, der aber, nach Claussens Abbildungen zu urteilen, immer oder wenigstens vorwiegend am apikalen Pole der Zelle

liegt [dann wandert der »Spitzenkern« zuerst in die Stielzelle und beide begeben sich gemeinsam in die Auszweigung (Text-

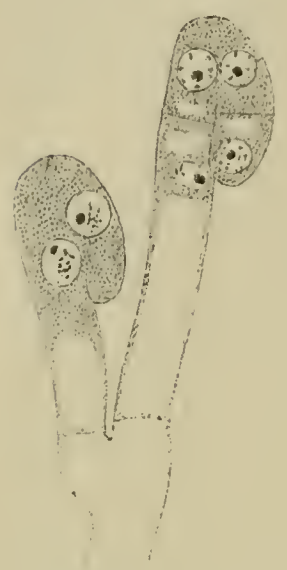


Fig. 1 = Claussens Fig. 56, Taf. 4.

Fig. 2 = Claussens Fig. 52, Taf. 4.

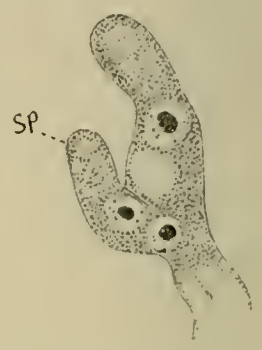


Fig. 3 = Claussens Fig. 59, Taf. 4.

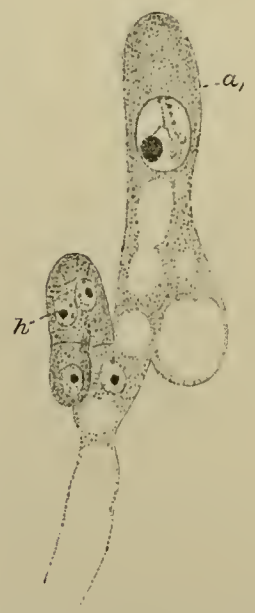


Fig. 4 = Claussens Fig. 68, Taf. 4 (z. T.).

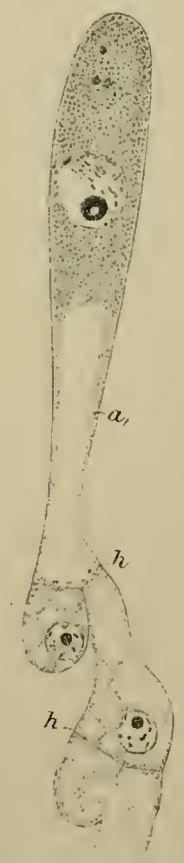


Fig. 5 = Claussens Fig. 69, Taf. 5.

Fig. 1 bis 5. Pyronema confluens nach Claussen (1912).

fig. 4)]. Die nunmehr entstandenen zweikernigen Hakenbogenzellen können wieder neue Haken bilden, ihre Kerne sich konjugiert teilen usf.

Wenn wir diese Verhältnisse überschauen, so ergibt sich in der Tat ein ganz auffallender Parallelismus zwischen der Entstehung der Hakenkrümmungen der Ascomyceten und den Schnallenbildungen der Basidiomyceten. Wir brauchen uns einzig und allein vorzustellen, daß der Hakenbogen eine starke Verlängerung erfährt, dann erhalten wir Bilder, die ganz dem Verhalten des Schnallenmycels entsprechen. Die Hakenbogenzelle ist die Endzelle einer Haupt- oder Seitenhyphe. Die Schnalle ist nichts anders als die Hakenspitzenzelle. Wir haben gesehen, daß diese mit der Basalzelle (= Hakenstielzelle) in offene Verbindung tritt; daß letztere sich weiterhin verzweigt (und zwar vorzugsweise durch Aussprossung in der Nähe ihres Apikalpoles) ist ebenfalls ein häufiges Vorkommnis. Zwar entspringen die Auszweigungen meist aus der ursprünglichen »Stielzelle« (wenigstens bei Corticium varians und C. serum), doch ist das keineswegs immer der Fall. Fig. 20 (Taf. 2) zeigt z. B. einen aus der Schnalle hervorgehenden Seitenast. Bei Coprinus nycthemerus und auch bei anderen Basidiomyceten habe ich dasselbe beobachtet (vgl. Beitr. II, Fig, 20 auf Taf. 5), Nichols (1904, S. 47) gibt es für Coprinus ephemerus an, v. Höhnel und Litschauer bilden es für Corticium molle Fr. ab (1908, S. 1104); die Angaben ließen sich noch vermehren. Es ist möglich, daß es Hymenomyceten gibt, wo dieses Verhalten die Regel ist, aber auch wenn das nicht der Fall wäre, würde man diesem Häufigkeitsverhältnis wohl kaum irgendwelche wesentliche Bedeutung zuschreiben können. — Ein vollkommener Parallelismus besteht auch in dem Verhalten der Kerne. Man braucht nur die Bilder der konjugierten Teilungen im Schnallenmycel (Fig. 8 und 9, Taf. 2) anzusehen und sie mit Textfig. 2 (nach Claussen) zu vergleichen, um das zu erkennen. Der in der Schnallenanlage entstehende Kern (Fig. 11 bis 17, Taf. 2) entspricht danach dem Kern der Hakenspitzenzelle, die Basalzelle ist ebenso wie die Hakenstielzelle einkernig, bevor die Schnalle bzw. Hakenspitzenzelle mit ihr verschmilzt. Auch insofern ist völlige Übereinstimmung, als die beiden nunmehr wieder in einer Zelle vereinten Kerne nicht Schwesterkerne sind. — Schließlich wäre hervorzuheben, daß sich auch die eigentümliche Anordnung der Querwände an der Schnalle, die einen apikalwärts

geöffneten stumpfen Winkel miteinander bilden, bei den Ascomyceten wiederfindet. Ein Blick auf Claussens Fig. 69 (Textfig. 5) zeigt dies. Eine kleine Differenz scheint nur hinsichtlich der zeitlichen Anlage dieser Querwände zu bestehen. In den ascogenen Hyphen bilden sie sich anscheinend ungefähr zur gleichen Zeit, unmittelbar nach der konjugierten Teilung der Kerne[1]. Bei den Hymenomyceten entsteht die die Schnalle abgrenzende Wand vermutlich meist etwas später als die eigentliche Querwand, vielleicht zum Teil erst nach Kommunikation der Schnalle mit der Basalzelle, in vielen Fällen aber sicher bereits vorher (vgl. z. B. Fig. 14 bis 16, Taf. 2). Wie schon oben bemerkt, bin ich mir über den Zeitpunkt des Entstehens dieser Wand nicht völlig ins Klare gekommen.

Nach alledem besteht meines Erachtens guter Grund zu der Annahme, daß es sich hier nicht um eine zufällige Übereinstimmung handelt, sondern daß sich in dem Verhalten tatsächlich eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen Ascomyceten und Autobasidiomyceten ausdrückt.

Von besonderer Bedeutung ist nun begreiflicherweise die Frage, ob echte Schnallenbildungen etwa auch im Mycel der Ascomyceten, ehe dieses zur Fruchtkörperbildung schreitet, vorkommen. Da die Zellen dieses Mycels bekanntlich keine Paarkerne enthalten, so würde die Bejahung dieser Frage allerdings die obige Theorie sehr zweifelhaft erscheinen lassen. Es müßte dann zum mindesten angenommen werden, daß die Schnallen keine ausschließlich dem Paarkernmycel angehörenden Gebilde sind, und daß die Kernverhältnisse bei und während ihrer Ausbildung eventuell auch andere als die oben für Basidiomyceten beschriebenen sein können.

Über das Vorkommen von Schnallen bei Ascomyceten gibt es nun eine Angabe in de Barys vergleichender Morphologie

[1]) Von diesem Verhalten scheint es allerdings Ausnahmen zu geben. Faull (1905, S. 19) führt einige Formen an (Genea hispidula, Podospora anserina, P. setosa, Sordaria fimicola, S. humana, Geoglossum ophioglossoides, G. hirsutum, Geogl. spec., Verpa conica, Gyromitra sphaerospora, Leptoglossum luteum, Leptogl. spec., Mitrula phalloides, Leotia lubrica, L. chlorocephala, Phyllachora graminis, Discina venosa), wo die Bildung der die Hakenspitzenzelle abtrennenden Wand unterbleibt bzw. nur ausnahmsweise stattfinden soll.

und Biologie der Pilze (1884). In der ersten Ausgabe dieses Werkes (1866) wird Peziza Sclerotiorum als ein Pilz mit Schnallenbildungen angeführt, doch wird diese Angabe in der zweiten Auflage (1884, S. 19) wieder in Zweifel gezogen. Dort wird betont, daß nach den vorliegenden Daten Schnallen fast nur bei den Basidiomyceten vorkommen, außerdem bei Tuberaceen. Diese letztere Notiz stützt sich wohl auf de Barys eigene Untersuchungen über Tuberaceen (1863), wo S. 28 folgende Bemerkung zu finden ist: »Am häufigsten findet sich noch die Erscheinung (welche bei T. aestivum und T. melanospermum sehr oft vorkommt), daß der Faden, welcher als Stiel den Ascus trägt, dicht unter diesem eine der Wand desselben sich fest anlegende Aussackung treibt. Die Aussackung grenzt sich an ihrer Ursprungsstelle entweder durch eine Scheidewand zu einer besonderen Zelle ab, oder sie bleibt mit ihrer Stammzelle in offener Kommunikation. Sie entspricht hiernach vollkommen den an Pilzfäden so häufigen sogenannten Schnallenzellen, es wäre daher bedenklich, sie für eine Antheridie zu halten, auch wenn sie, was keineswegs der Fall ist, immer vorhanden wäre.«

Die hier als Schnallen angesprochenen Bildungen finden sich also bei den ascogenen Hyphen, und somit ist in diesem Passus bereits die hier vertretene Auffassung im Keime enthalten, denn es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß de Bary mit der Aussackung die Hakenspitzenzelle gemeint hat. Wenn er deren Zustandekommen nicht ganz richtig beschreibt, so ist das verzeihlich mit Rücksicht auf die Hilfsmittel der damaligen Zeit, zu der man ja auch über die Entstehungsweise der im fertigen Zustande fälschlicherweise Schnallenzellen genannten Schnallenbildungen noch nicht genauer unterrichtet war.

Angaben über das Vorkommen von Schnallen im haploiden Mycel der Ascomyceten sind mir nicht bekannt; die aus Sporen oder Konidien kultivierten Ascomycetenmycelien, die mir im Laufe der Zeit durch die Hände gegangen sind, zeigten niemals schnallenähnliche Bildungen. Sonach bestehen in dieser Richtung für die Theorie keine Schwierigkeiten.

Wir fragen nun nach der Verbreitung der beiden homologen Gebilde, zunächst der Hakenbildungen in den ascogenen Hyphen

der Ascomyceten. Sie scheint eine sehr weite zu sein. Die einfachsten Formen, wie Saccharomyceten, Eremascus usw., scheiden natürlich von vornherein aus, denn sie besitzen überhaupt keine eigentliche Paarkerngeneration. Die Discomyceten verhalten sich anscheinend fast alle so wie Pyronema. Das geht wenigstens daraus hervor, daß Claussen (1912, S. 31) 17 Formen anführt, die in diesem Punkte miteinander übereinstimmen und das Gleiche auch bei einer Reihe anderer nicht namentlich zitierter Arten beobachtet hat. Zahlreiche, von anderen Autoren beschriebene Fälle ließen sich anreihen; ich verzichte darauf, sie hier alle aufzuzählen, bemerke nur noch, daß auch ein paar Angaben existieren, nach denen der Ascus nicht aus der vorletzten Zelle der ascogenen Hyphe (als solche wäre die Hakenbogenzelle anzusprechen), sondern aus der letzten entstehen soll. Nienburg (1908) führt hierfür die Discomycetenflechten Baeomyces und Sphyridium an, Guilliermond (1905) in Übereinstimmung mit Maire (1903, 1905) Galactinia succosa, ferner Acetabula leucomelas. Was Nienburgs Figuren anlangt, so sind sie nicht ganz streng beweisend. Fig. 24 seiner Taf. III (auf Baeomyces bezüglich) spricht z. B. eher dafür, daß eine Hakenkrümmung und Abgliederung einer normalen Spitzenzelle existiert, die nach der Vereinigung mit der Stielzelle erneut zur Ascusbildung geschritten ist, nach einem der von Claussen für Pyronema beschriebenen Typen. Guilliermond, der bei einer ganzen Reihe von Discomyceten die normale Hakenbildung beobachtet hat[1] (1904 a, S. 53, 60; 1904 b, S. 133, 136) gibt an, daß bei Galactinia succosa und Acetabula leucomelas die Hakenbildung ausbleibt und die zweikernige Endzelle des ascogenen Fadens zum Ascus wird. Die Bilder Guilliermonds (1905), Taf. XII, Fig. 84 und 85, ebenso die von Maire (1905, Taf. III, Fig. 2 und 3), lassen in der Tat kaum eine andere Deutung zu, und ich bezweifle um so weniger, daß solche Ausnahmen vorkommen, als sie auch bei anderen Ascomyceten beobachtet worden sind. So gibt Faull (1904) dasselbe an für die Discomyceten Verpa bohemica und Urnula craterium und

[1]) Es sind das: Ascobolus marginatus, Guilliermondia saccoboloides, Aleuria cerea, Al. olivea, Al. amplissima, Acetabula vulgaris, Helvella sulcata, Helv. elastica, Helv. crispa, Ciboria echinophila, Bulgaria inquinans, Otidea onotica, Peziza (Humaria) rutilans.

die Perisporiacee Anixia spadicea. Diese Formen sind außerdem dadurch ausgezeichnet, daß anscheinend jede Zelle der ascogenen Hyphe zum Ascus auswachsen kann, was übrigens, nach Claussens Abbildungen zu schließen (1912, Textfig. 7, 8, 9), unter Vermittelung der Hakenbildung möglicherweise auch für die anderen Formen gilt[1]. Nach Harper (1905, S. 18) gehört auch die Erysiphacee Phyllactinia corylea hierher. Die Fig. 29 Harpers (Taf. II) schaltet allerdings nicht alle Zweifel aus, ob nicht doch der Ascus durch Hakenbildung zustande kommt. Wie Claussen (1912, S. 26) hervorhebt, sind an Schnittpräparaten Täuschungen leicht möglich, »weil oft von Haken, die nicht in die Schnittebene fallen, besonders solchen, die senkrecht zur Schnittebene stehen, die Spitzen abgeschnitten werden«. Aus diesem Grunde bedarf wohl auch Peziza Stevensoniana Ellis, wo nach Harper (1895, S. 70) beide Modi der Ascusentstehung (aus der Hakenbogenzelle und aus der nicht eingekrümmten Endzelle) vorkommen sollen, einer nochmaligen Untersuchung.

Die Entwicklungsgeschichte der Pyrenomyceten ist noch zu unvollkommen bekannt, als daß sich über die Verbreitung der Hakenbildungen in dieser Gruppe ein Überblick gewinnen ließe. Vorkommen tut sie sicher, das beweisen die Bilder, die Brooks (1910) von Gnomonia erythrostoma gibt (Fig. 24 und 25 der Taf. 49). Auch Sordaria fimicola ist wohl hierher zu zählen (Faull, 1904), während Ruhlands (1900) Fig. 6 (Taf. I) dafür spricht, daß Diatrype disciformis nach dem Galactiniatypus Asci bildet. Unter den Plectascineen ist Monascus als sicher bekanntes Beispiel zu erwähnen (Schikorra, 1909), auch bei Aspergillus scheinen die ascogenen Fäden Haken zu bilden. Über Aspergillus herbariorum sagen Fraser und Chambers (1907, S. 419): »The ascus frequently arises from the penultimate cell of its parent hyphae, bot this does not appear to be invariably the case.« Dale (1909) gibt für Aspergillus repens Entstehung des Ascus aus der vorletzten Zelle (Hakenbogenzelle) der ascogenen Hyphen an (vgl. Fig. 23 auf Taf. III in Dales Arbeit).

Bei den Tuberaceen schließlich ist schon von de Bary, wie oben (S. 385) erwähnt wurde, die Hakenspitzenzelle gesehen

[1]) Vuillemin (1908, S. 97) ist der Meinung, daß die »Synkaryocyten« (Paarkernzellen) der Ascomyceten alle »virtuelle« Asci sind.

worden. Faull hat neuerdings (1905) die Ascusentwicklung bei einer anderen Tuberacee (Hydnobolites spec.) genauer untersucht und hier ebenfalls Hakenbildung beobachtet. Er gibt allerdings an (S. 82), daß der Ascus auch aus der letzten Zelle der ascogenen Hyphe, also ohne daß eine Hakenspitzenzelle abgegliedert wird, entstehen könne. Auch hier wird wohl erst die Nachuntersuchung feststellen müssen, ob nicht vielleicht die Hakenspitzenzelle im letzteren Falle übersehen worden ist.

Wie dem auch sei, das eine dürfen wir den bisherigen Untersuchungen wohl als Ergebnis entnehmen, daß der Ascus in der Mehrzahl der Fälle unter Vermittelung der Hakenbildung entsteht, daß aber bei einigen Formen diese Hakenbildung unterbleibt und der Ascus aus der zweikernigen Endzelle der ascogenen Hyphe hervorgeht.

Wir wenden uns jetzt der Verbreitung der Schnallen zu, und zwar soll die Diskussion zunächst auf die Hymenomyceten beschränkt bleiben. Ein schon mehrfach hervorgehobener quantitativer Unterschied zwischen Ascomyceten und Basidiomyceten ist der, daß die Paarkerngeneration bei ersteren durchgehends eine geringe, bei letzteren im allgemeinen eine sehr große Ausdehnung hat. Wenn daher bei den Ascomyceten Hakenbildungen auftreten, so ist es von vornherein gar nicht anders möglich, als daß diese zum mindesten in großer Nähe der Asci entstehen, die Einschaltung eines größeren Mycels ohne Hakenbildung vor Entstehung der Asci ist ausgeschlossen[1]. Immerhin wäre es denkbar, daß der Ascus selbst ohne Hakenbildung zustandekommt, während die ihm vorausgehenden Zellen der ascogenen Hyphe die charakteristischen Fusionen zeigen. Ein solcher Fall ist aber bis jetzt nicht bekannt geworden. Vielmehr erwecken die bisherigen Untersuchungen den Eindruck, daß die Haken eine gerade für die Ascusentstehung charakteristische Erscheinung sind. Ob die Fälle, in denen auch weiter basalwärts Haken vorkommen (Pyronema), häufig sind oder nicht, läßt sich vorläufig noch nicht übersehen, da eben kein anderer der höheren Ascomyceten in bezug auf diesen Punkt so genau untersucht ist wie Pyronema und man sein Hauptaugenmerk

[1]) Damit soll natürlich nicht die Möglichkeit bestritten werden, daß dies eventuell auf experimentellem Wege erzielt werden könnte.

vielfach nur auf die Enden der ascogenen Hyphen und die Ascusbildung gerichtet und die Beobachtung der basalen Partien vernachlässigt hat. Da aber aus Browns (1911) Untersuchung hervorgeht, daß bei Lachnea scutellata die ascogenen Hyphen unter Hakenbildung fortwachsen und sich verzweigen, so daß eine ziemlich ausgedehnte Paarkerngeneration entsteht, so wäre es wohl möglich, daß die Erscheinung eine weitere Verbreitung hat.

Bei der Ausdehnung, die das Schnallenmycel bei den Hymenomyceten erlangt hat, ist nun offenbar die enge Beziehung zwischen den den Hakenbildungen homologen Schnallen und den den Asci entsprechenden Basidien nicht immer erhalten geblieben. Es scheint wenigstens Formen zu geben, die typisches Schnallenmycel besitzen, bei denen sich aber die Schnallenbildung nicht bis zur Entstehung der Basidien erhält. Von einem bestimmten Entwicklungsstadium ab müßten dann Zellen mit Kernpaaren auftreten, die nicht durch Schnallen verbunden sind. Ich habe dieses Verhalten bei Coprinus nycthemerus beobachtet (Beitr. II, 1913). Die konjugierten Teilungen verlaufen hier vermutlich nach dem Typus, den Ruhland (1901) für Lepiota cepaestipes (Taf. VII, Fig. 8) und ich (Beitr. I, 1913, Taf. III, Fig. 22 und 23) für Hypochnus terrestris beschrieben haben[1]. Harper (1902) gibt von Hypochnus subtilis eine Reihe von Abbildungen (Taf. I, Fig. 2, 5, 7, 10), die an den Basidien selbst keine Schnallen erkennen lassen, dagegen sind im Mycel und in den subhymenialen Zellen (Fig. 3 und 4) welche vorhanden. Ob auch bei denjenigen Formen, deren gesamtes Fruchtkörpergewebe nachweislich frei von Schnallen ist, diese Bildungen vorübergehend im Entwicklungsgang auftreten, läßt sich bei unserer mangelhaften Kenntnis der Entwicklungsgeschichte dieser Pilze nicht sagen. Wenn von einigen Hymenomyceten angegeben wird, daß bei ihnen keine Schnallen vorkommen, so

[1]) Maire (1902, Taf. III, Fig. 26) bildet konjugierte Teilungen in einer Zelle von Fistulina hepatica ab, die von einer Schnalle begrenzt ist. Die Achsen der Kernteilungsfiguren laufen hier parallel der Längsachse der Zelle, keine von beiden endigt in der (fertig ausgebildeten) Schnalle. Mir ist ein solches Bild niemals zu Gesicht gekommen und ich möchte auch bezweifeln, ob Maires Bild wirklich Mitosen darstellt. Möglich wäre es allerdings, daß in Zellen, die im fertigen Zustand mehrere Kernpaare enthalten, solche Erscheinungen auftreten.

ist dabei immer zu berücksichtigen, daß sich das nur auf die untersuchten Entwicklungsstadien bezieht, die niemals eine völlig geschlossene Reihe bilden. Es scheint unter den Corticieen tatsächlich eine Anzahl solcher Formen zu geben (vgl. z. B. die

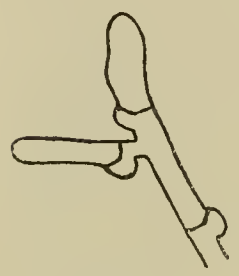


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

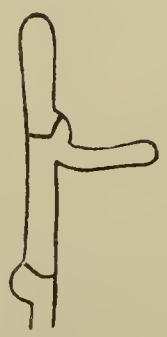


Fig. 9.

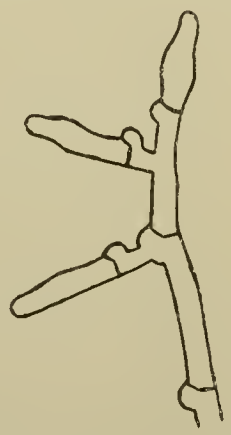


Fig. 10.

Fig. 11.

Corticium varians.

Fig. 6 bis 10. Junge Basidien bzw. Basidienstände. Vergr. 600.
Fig. 11. Ausgebildete Basidie mit 7 Sporen. Vergr. 750.

Bilder von Brefeld (1889, Taf. 1 und die Diagnosen von v. Höhnel und Litschauer 1906, 1907, 1908); wie es mit den Hutpilzen steht, entzieht sich vorläufig noch der Beurteilung.

Andererseits gibt es nun zweifellos viele Hymenomyceten, bei denen sich die Schnallen bis zur Bildung der Basidien erhalten. In solchen Fällen ist die Ähnlichkeit zwischen Basidien- und typischer Ascusbildung gar nicht zu verkennen. Ein Beispiel dafür ist Corticium varians. Die Textfig. 6 bis 11 stellen junge

Basidien des Pilzes dar und lassen überall die Schnallen klar erkennen. Auch der Verzweigungsmodus der Basidienstände ist deutlich zu sehen. Er entspricht im allgemeinen der Verzweigungsweise der Hyphen des vegetativen Schnallenmycels mit dem Unterschiede, daß die seitlich entstehenden Basidien häufiger aus Schnallen entspringen (Textfig. 9, 10) als im Schnallenmycel, wo der Taf. 2, Fig. 20, abgebildete Fall ziemlich selten ist. Diese Tatsache ist deshalb bemerkenswert, weil bei den Ascomyceten (Pyronema) dieser Verzweigungstypus, d. h. der Ursprung seitlicher Asci aus der mit der Stielzelle verschmolzenen Hakenspitzenzelle besonders häufig zu sein scheint (vgl. oben S. 381 und die zahlreichen Figuren in Claussens Arbeit [1912]). — Das von Lyman (1907) untersuchte Corticium alutaceum (Schrad.) Bres.[1] gehört demselben Typus an. Ich verweise auf Lymans Fig. 22, Taf. 19, aus der das Vorhandensein von Schnallen an der Basis der Basidien hervorgeht. Dort ist auch ersichtlich, daß aus diesen Schnallen Auszweigungen entstehen, die zu neuen Basidien heranwachsen.

Eine Durchsicht der umfangreichen Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Basidien läßt die auffallende Tatsache erkennen, daß diese Arbeiten fast alle damit beginnen, nach Feststellung der Kernzahl in der abgegliederten Basidie das weitere Schicksal dieser Kerne, ihre Verschmelzung, Reduktionsteilung usw. zu verfolgen. Die Abbildungen beschränken sich meist darauf, nur einen Teil der Basidie (das Endstück) darzustellen; darüber wie die Basidie ihrer Basalzelle aufsitzt und wie letztere beschaffen ist, erfahren wir nur wenig. Ebenso verhält es sich mit der Abgliederung der Basidie. Es beruht das wohl zum Teil darauf, daß es an Mikrotomschnitten in der Tat nicht leicht ist, die Basidien bis zu ihrem Ursprung zu verfolgen. Sorgfältig hergestellte Quetschpräparate, eventuell unter Zuhilfenahme von Chloralhydrat und Jodjodkalium, führen hier viel besser zum Ziele.

Eine Untersuchung dieser Punkte scheint mir nun durchaus nicht belanglos zu sein. Ich bin überzeugt, daß es eine große Reihe von Hymenomyceten gibt, die sich hinsichtlich der

[1]) Nach der Beschreibung, die Lyman von dem Pilze gibt, scheint mir die Identität mit Corticium alutaceum (= C. radiosum Fr.) nicht ganz sicher zu sein.

Basidienbildung so wie Corticium varians und C. alutaceum verhalten. Einige Stichproben, die ich gemacht habe, lassen das annehmen. So besteht z. B. bei Hypholoma fasciculare das ge-

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 12 und 13. Basidien von Hypholoma fasciculare. Vergr. 62.

Fig. 14.

Fig. 14. Basidie von Polyporus versicolor. Vergr. 620.

Fig. 15.

Fig. 15. Basidie von Clavaria pistillaris. Vergr. 300.

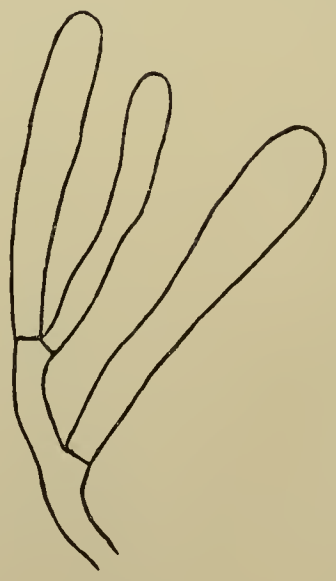


Fig. 16.

Fig. 16. Junger Basidienstand von Lactarius piperatus. Vergr. 600.

samte Gewebe des Hutes aus Zellen, die Schnallen besitzen, und auch die Basidien machen davon keine Ausnahme. Das beweisen Textfig. 12 und 13. Auch hier ist der Fall sehr häufig, daß seitenständige Basidien durch Aussprossung der Schnallen entstehen (Textfig. 12). Ganz ebenso verhalten sich Polyporus versicolor L.

(Textfig. 14), Trametes rubescens Fr., Clavaria pistillaris L. (Textfig. 15), Hydnum repandum L., Cantharellus cibarius Fr., Psalliota campestris L., während bei Lactarius piperatus Scop. (Textfig. 16), Tricholoma imbricatum Quel. und Amanitopsis vaginata Roze keine Schnallen gefunden wurden. Bei einem nicht näher bestimmten Agaricus, der in einer Kristallisierschale auf abgestorbenen Eichenblättern auftrat, und von welchem in Textfig. 17 bis 20 verschiedene Entwicklungsstadien der Basidien abgebildet

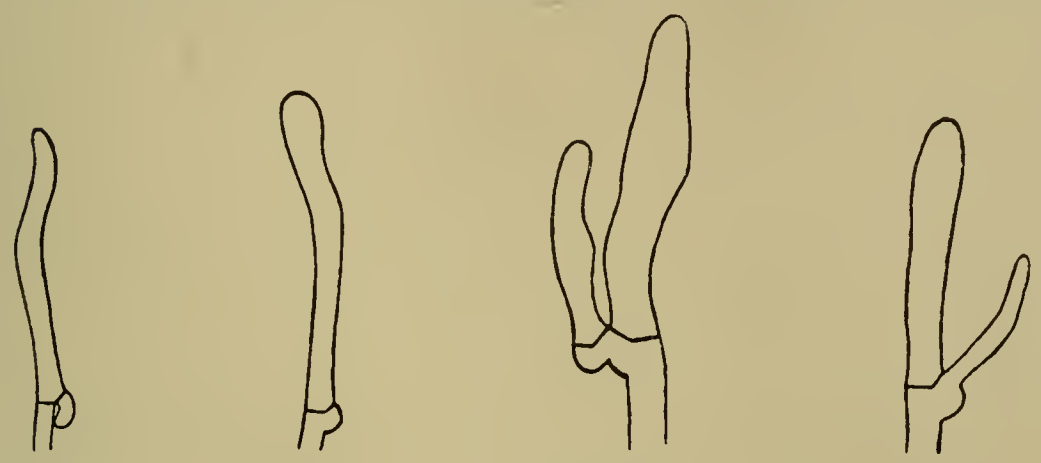


Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20.

Fig. 17 bis 20. Agaricus spec. Basidien in verschiedenen Entwicklungsstadien. Fig. 17 und 19: Vergr. 750. Fig. 18 und 20: Vergr. 600.

sind, wurden auch im Mycel, aus dem die Fruchtkörper entstanden, Schnallen nachgewiesen. Es handelt sich also in diesen Fällen vermutlich um eine Kontinuität der Schnallenbildungen, die wahrscheinlich von ihrer ersten Entstehung ab bis zur Fruchtkörperbildung erhalten bleiben. Vielleicht gehören in diese Kategorie auch Nyctalis asterophora Fr. und Fistulina hepatica Schaeff., wo Brefeld (1889) in den Fruchtkörpern Schnallenhyphen beobachtet hat. Hierüber und über die sich anschließenden Fragen werden erst weitere Untersuchungen Aufklärung schaffen können. Soviel scheint aber heute schon sicher zu sein, daß die Entstehung der Basidien unter Vermittelung von Schnallen eine ziemlich verbreitete Erscheinung ist, und daß Maire Unrecht hat, wenn er sagt (1903, S. 770): »La formation de l'asque est donc ici[1] semblable à celle d'une baside.« Insofern wenigstens

[1]) Bei Galactinia succosa, wo keine Hakenbildung gefunden wurde, sondern die zweikernige Endzelle der ascogenen Hyphe direkt zum Ascus wird (vgl. oben S. 386).

ist das nicht zutreffend, als Maire von der Voraussetzung ausgeht, die Basidien entständen ganz allgemein so, wie es oben, für Lactarius piperatus, Tricholoma imbricatum und Amanitopsis vaginata angegeben wurde. Wir haben vielmehr bei den Hymenomyceten zwei Entstehungsweisen der Basidienbildung zu unterscheiden, die mit Schnallenbildung, die der Ascusentstehung mit Hakenbildung homolog ist, und die ohne solche, die der nach dem Galactiniatypus erfolgenden Ascusentstehung entspricht. Es ist von vornherein nicht ausgeschlossen, daß beide Modi bei einer Species, bzw. verschiedenen Rassen derselben, verwirklicht sein können. Bei Coprinus nycthemerus habe ich ja seinerzeit (1913) eine Fruchtträger bildende Kultur beobachtet, in der keine Schnallen auftraten, ein Umstand, der neben anderen damals der Grund war, daß ich die Bedeutung der Schnallenbildungen und ihrer Beziehung zur konjugierten Teilung der Kernpaare nicht richtig eingeschätzt habe.

Über die Verbreitung der Schnallen bei den Hymenomyceten können, wie erwähnt, nur ausgedehnte Kulturversuche entscheiden. Da von vielen Formen die Sporenkeimung noch nicht gelungen ist, so ist es zurzeit nicht möglich, eine Übersicht zu geben. Brefeld (1889) führt einige Formen an, bei denen er in der Kultur keine Schnallenbildungen beobachtet hat (Tomentellaarten, Pachysterigma fugax und violaceum, Stereumarten, Irpex obliquus, I. paradoxus, Coprinus ephemerus, Lentinus lepideus, Polyporusarten, Heterobasidion annosum), bei der Mehrzahl der untersuchten Arten traten die Bildungen dagegen auf (Pachysterigma rutilans, Corticiumarten, Kneiffia setigera, Grandinia crustosa und mucida, Phlebia (4 Arten), Panaeolus campanulatus, Stropharia semiglobata, Psilocybe spadicea, Psathyra spadiceogrisea und conopilea, Pholiota marginata, mutabilis und squamosa, Galera conferta, Claudopus variabilis, Tricholoma sordidum, Clitocybe metachroa, Mycena (4 Arten), Pleurotus ostreatus, Collybia maculata, Camarophyllus virgineus, Coprinus stercorarius, lagopus und ephemeroides, Marasmius epiphyllus und languidus, Panus stypticus, Schizophyllum lobatum, Lenzites heteromorpha und abietina, Nyctalis asterophora und parasitica, Solenia poriaeformis, Merulius (4 Arten), Daedalea unicolor und quercina, Trametes serialis, viele Polyporusarten, Fistulina he-

patica). Daraus darf wohl geschlossen werden, daß die Arten, bei denen Schnallen vorkommen, vorwiegen, wenn auch erst ein relativ kleiner Teil bisher untersucht ist. Im allgemeinen wurden die Schnallen da vermißt, wo die jungen, aus Sporen gezüchteten Mycelien reichlich Oidien oder Konidien bildeten. Diese Nebenfruktifikationen scheinen also vielfach für das aus einkernigen Zellen bestehende Mycel charakteristisch zu sein[1]. Wenn in den in die Luft ragenden Hyphen Schnallen auftraten, pflegte die Oidienbildung aufzuhören.

Wenn wir die Hymenomyceten von Ascomyceten ableiten, deren ascogene Hyphen die charakteristischen Hakenbildungen besitzen, so würde das Ausbleiben der Schnallenbildung als eine sekundäre Erscheinung auzufassen sein.

Auf phylogenetische Spekulationen über die Verwandtschaft der übrigen Basidiomyceten mit den Hymenomyceten einerseits und mit den Ascomyceten will ich mich hier noch nicht einlassen. Nebenbei mag nur erwähnt sein, daß Brefeld (1888, 1889) bei den Tremellineen, Auricularieen (außer Pilacre!) und Dacryomyceten keine Schnallen fand, sie dagegen bei Nidularieen feststellte.

Zusammfassung.

Die Zellen des Schnallenmycels der Hymenomyceten enthalten Paare sich konjugiert teilender Kerne. Die jungen Schnallen entstehen etwa in der Mitte zwischen den in einiger Entfernung voneinander liegenden beiden Kernen der Endzelle als kleine seitliche Ausstülpungen. Der apikal gelegene Kern wandert vor der Teilung zum Teil in die Schnalle ein. Die Phasen der Teilung verlaufen bei beiden Kernen völlig synchron. Von den vier entstehenden Tochterkernen kommen zwei in das spitzenwärts von der Schnallenanlage liegende Zellende, einer in das basalwärts liegende und einer in die Schnalle selbst zu liegen. Spitzenende und Basalteil der Zelle werden durch eine direkt unterhalb des Schnallenursprungs liegende Querwand voneinander getrennt. Ebenso wird die Schnalle durch eine schräg ver-

[1]) Für Coprinus ist bekanntlich nachgewiesen, daß die Stäbchenkonidien, die bei verschiedenen Arten im jungen Mycel auftreten, einkernig sind.

laufende Wand von dem Spitzenteil (Endzelle der Hyphe) abgegliedert. Nachdem die Schnalle mit der Basalzelle verschmolzen ist, wandert ihr Kern in diese über. Er ist hier noch einige Zeit nach dem Übertritt an seiner geringen Größe zu erkennen und wächst langsam zur Größe des anderen Kernes heran.

Die Schnallenbildungen sind den Hakenbildungen in den ascogenen Hyphen der Ascomyceten homolog.

Würzburg, Botanisches Institut. April 1915.

Zitierte Literatur.

de Bary, A. (1863), Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig.

— (1884), Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.

Brefeld, O. (1877), Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III. Heft: Basidiomyceten I. Leipzig.

— (1888), Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. VII. Heft. Basidiomyceten II. Leipzig.

— (1889), dasselbe. VIII. Heft. Basidiomyceten III.

Brooks, F. T. (1900), The development of Gnomonia erythrostoma. Ann. of Bot. **24**, 285.

Brown, W. H. (1911), The development of the Ascocarp of Leotia scutellata. Bot. Gazette. **52**, 275.

Claussen, P. (1907), Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. Ber. d. d. bot. Ges. **25**, 586.

— (1912), Zur Entwicklungsgeschichte d. Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot. **4**, 1.

Dale, El. (1909), On the Morphology and Cytology of Aspergillus repens de By. Ann. Mycologici. **7**, 215.

Faull, J. H. (1905), Development of ascus and spore formation in Ascomycetes. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. **32**, No. 4, 77.

Fraser, H. C. J., and Chambers, H. S. (1907), The Morphology of Aspergillus herbariorum. Ann. Mycologici. **5**, 419.

Guilliermond, A. (1904a), Contrib. à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasma des Ascomycètes. Rev. gén. de Bot. **16**, 49.

— (1904b), Recherches sur la Karyokinèse chez les Ascomycètes. Ebenda, 130.

— (1905), Remarques sur les Karyokinèses des Ascomycètes. Ann. Mycologici. **3**, 343.

Harper, R. (1895), Zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. d. bot. Ges. **13**, (67).

— (1900), Sexual Reproduction in Pyronema confluens and the Morphology of the Ascocarp. Ann. of Bot. **14**, 321.

— (1902), Binucleate cells in certain Hymenomycetes. Bot. Gazette. **33**, 1.

Harper, R. (1905), Sexual Reproduction and the organisation of Nucleus in certain Mildews. Publ. Carnegee Inst. of Washington. Sept. 1915.

Höhnel, F. v., und Litschauer, V. (1906), Beiträge zur Kenntnis der Corticieen I. Sitzgsber. d. math.-nat. Kl. d. Wiener Akad. d. Wiss. **115**, Abt. 1, S. 1549.

— (1907), Dasselbe II. Ebenda. **116**, Abt. 1, S. 739.

— (1908), Dasselbe III. Ebenda. **117**, Abt. 1, S. 1081.

Kniep, H. (1913), Beitr. z. Kenntnis der Hymenomyceten. I—II. Zeitschr. f. Bot. **5**, 593.

Levine, M. (1913), Studies in the Cytology of the Hymenomycetes, esp. the Boleti. Bull. Torrey bot. club. **40**, 137.

Lyman, G. R. (1907), Culture studies on Polymorphism of Hymenomycetes. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. **33**, No. 4, 125.

Maire, R. (1902), Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse. Paris.

— (1903), Recherches cytologiques sur le Galactinia succosa. Compt. rend. de l'Acad. d. Scienc. Paris. **137**, 769.

— (1905), Rech. cytolog. sur quelques Ascomycètes. Ann. Mycologici. **3**, 123.

Nichols, S. P. (1904), The nature and origin of the binucleated cells in some Basidiomycetes. Transact. of the Wisconsin Acad. of Sciences. **15**, 30.

Nienburg (1907), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. Flora. **98**, 1.

— (1914), Zur Entwicklungsgeschichte von Polystigma rubrum. Zeitschr. f. Bot. **6**, 369.

Ruhland, W. (1900), Unters. zu einer Morphologie der stromabildenden Sphaeriales. Hedwigia. **39**, 1.

Ruhland, W. (1901), Zur Kenntnis der intrazellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Ztg. **59**, 187.

Sands, M. C. (1904), Nuclear structure and Spore formation in Microsphaera alni. Transact. of the Wisconsin Acad. of Scienc. **15**, 735.

Schikorra, W. (1909), Über die Entwicklungsgeschichte von Monascus. Zeitschr. f. Bot. **1**, 379.

Vuillemin, P. (1908), Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progr. rei botanicae. **2**, 1.

Figurenerklärung.

Tafel 2.

Vergrößerungen:

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 12, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22: 750 (Zeiß Apochr. 2 mm num. Apert. 1,3, Komp. Ok. 6).

Fig. 6, 10: 1000 (Zeiß Apochr. 2 mm num. Apert. 1,3, Komp. Ok. 8).

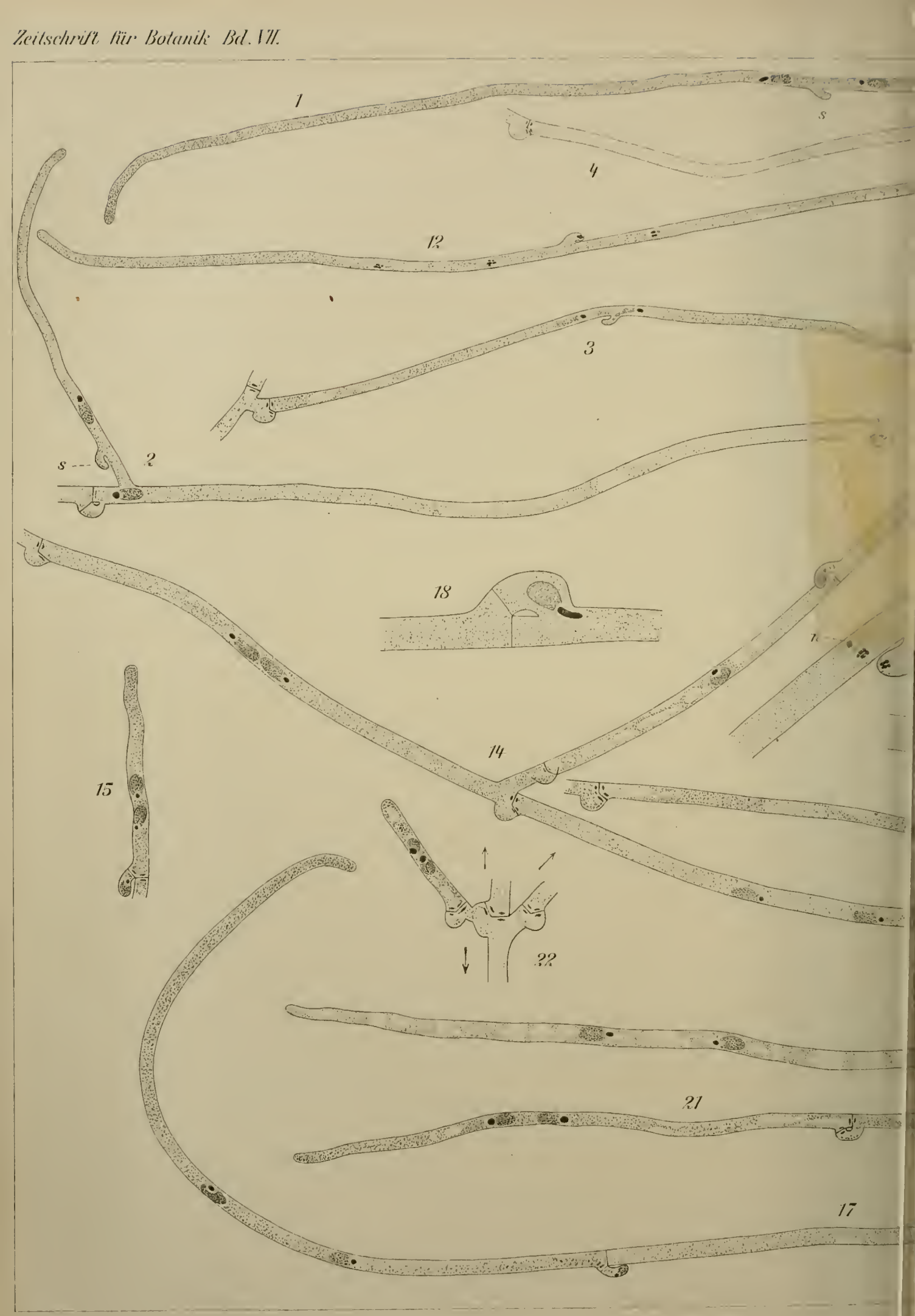
Fig. 7, 13, 18: 1500 (Zeiß Apochr. 2 mm num. Apert. 1,3, Komp. Ok. 12).

Sämtliche Figuren wurden mit Abbes Zeichenapparat gezeichnet.

1. Corticium varians. Endzelle einer Hyphe des Schnallenmycels mit erster Anlage einer Schnalle (s) zwischen den beiden Kernen.
2. Corticium varians. Seitenzweig einer Hyphe des Schnallenmycels mit Anlage einer Schnalle (s).
3. Corticium varians. Schnallenanlage, in welche der eine Kern zum Teil eingewandert ist.
4. Corticium varians. Die beiden Kerne in der Prophase der konjugierten Teilung.
5. Corticium varians. Seitenzweig im Schnallenmycel. Prophase der konjugierten Teilung etwas weiter fortgeschritten.
6. Corticium varians. Dasselbe wie Fig. 5.
7. Corticium serum. Schnallenanlage in der Endzelle einer Hyphe. Beginn der Spindelbildung.
8. Corticium serum. Die beiden Kernspindeln. Bei n die Nukleolen der in Teilung befindlichen Kerne.
9. Corticium serum. Etwas weiter fortgeschrittenes Stadium. n Nukleolen.
10. Corticium serum. Dasselbe wie Fig. 9.
11. Corticium serum. Telophase der konjugierten Teilung. Spindelfasern nur noch undeutlich. n Nukleolen.
12. Corticium varians. Telophase etwas weiter fortgeschritten. Nukleolen nicht mehr vorhanden. s Schnalle in Aufsicht.
13. Corticium serum. Mitose in einer Endzelle des schnallenfreien, aus einkernigen Zellen bestehenden Mycels. Nucleolus in Zerfall.

14—16. Corticium varians. Die vier Tochterkerne sind ausgebildet; zwei liegen in der Endzelle, einer in der Schnalle, einer in der Basalzelle (Fig. 14 und 16). Zwischen End- und Basalzelle hat sich eine Querwand gebildet; auch die Schnalle ist durch eine (weniger deutliche) Wand von der Endzelle abgetrennt.

17. Corticium varians. Dasselbe Bild; kernhaltige Schnalle am Ende und an einem jungen Seitenast einer Hyphe.
18. Corticium serum. Die Schnalle ist mit der Basalzelle verschmolzen, der Kern im Begriff überzuwandern.
19. Corticium serum. Folgendes Stadium: der Kern ist soeben übergewandert.
20. Corticium varians. Ursprung eines Seitenasts aus der Schnalle (bei m). Die Schnalle des Seitenasts ist mit der Basalzelle noch nicht in offene Verbindung getreten, der Kern folglich noch nicht übergewandert; daher die Basalzelle einkernig. Die in der Richtung des Pfeils anschließende Zelle ist die Endzelle der Hyphe. Der Kern a, der erst vor kurzem aus der Schnalle übergetreten ist, ist noch deutlich kleiner als der neben ihm liegende.
21. Polyporus destructor. Ende einer Hyphe des Schnallenmycels. In jeder Zelle ein Kernpaar.
22. Polyporus destructor. Junger Seitenzweig einer Hyphe des Schnallenmycels, der aus einer Schnalle durch Ausstülpung entstanden ist. Die in der Richtung der Pfeile sich verlängernden Zellen enthalten je ein Kernpaar.



H Zmop gez

Verlag von Gu

B. Lange lith. Inst. Berlin.

scher in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 7

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

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III. 369-398