© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

IV. Abhandlungen.

Die Sexualität der Basidiomyceten.

Vortrag, gehalten zu Hildesheim in der gemeinsamen Sitzung des Niedersächsischen botanischen und des Niedersächsischen zoologischen Vereins am 4. Dezember 1910

von **H. Eddelbüttel** in Göttingen.

Die Bemühungen, die Sexualität der höheren Pilze aufzudecken, sind bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts zurückzuve folgen. Immer wieder wurde der Versuch gemacht, Kopulationsvorgänge zu entdecken, wie sie von Algen und Phycomyceten bekannt geworden waren. Die merkwürdigsten Resultate haben die auf dieses Ziel gerichteten Untersuchungen gezeitigt; Resultate, die stets weniger durch exakte Beobachtung als die Voreingenommenheit der Forscher gestützt wurden, und die nur geeignet waren, die Frage der Sexualität der höheren Pilze in Mißkredit zu bringen.

So berichtete der Däne Oersted[1]) im Jahre 1864 von der Auffindung echter Oogonien und Antheridien an dem Mycel eines Hutpilzes, des *Agaricus varius*. Das Ei des Oogoniums wurde befruchtet, und die Bildung der Fruchtkörperanlagen war eingeleitet. Ein Blick auf die von ihm gegebenen Abbildungen, die ein unseptiertes Mycel zur Darstellung bringen, lehrt, daß es sich hier nur um die Sexualorgane eines *Phycomyceten* und zwar eines *Cephalosporium* handeln kann. Diese Ähnlichkeit war Oersted auch aufgefallen und führte ihn, ohne einen Zweifel an der Richtigkeit seiner Entdeckung zu erregen, zu dem Schluß, daß jene bis dahin als *Cephalosporium* bekannte Peronosporee nicht als selbständige Art, sondern nur als Conidienfruchtform von *Agaricus variabilis* zu gelten habe. Diese Untersuchungen stützten sich

[1]) Oersted, A. S., Opdagelsen of de hidtil ukjendte Befrugtningsorganer hos Bladsvampene. Kjöbenhavn, Jagttagelser 1863—64.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

auf Material, das auf eine sehr primitive Art gewonnen worden war. Oersted ließ das Mycel des Pilzes, das sich auf der Erde eines Beetes ausbreitete, über eine Glasplatte wachsen, welche er unter das Mikroskop brachte.

1867 glaubte Karsten [1]) etwas Ähnliches an dem Mycel von *Amanita vaginata* gefunden zu haben. Er bildet ovale Bläschen und fadenförmige Gebilde ab, die er für Oogonien und Antheridien halten will, deren Kopulation aber ebenso unklar bleibt, wie der weitere Entwicklungsgang, der durch sie eingeleitet werden soll.

Condamy [2]) suchte die Entstehung der Fruchtkörper nicht in Sexualorganen desselben Mycels, sondern konstruierte geschlechtlich differenzierte Mycelien, von denen er das männliche in den Mykorrhizen der Bäume und Sträucher zu erkennen glaubte, während er das weibliche in dem dicht unter der Bodenoberfläche wachsenden Pilzmycel vermutete; durch Vereinigung beider sollten die Fruchtkörper entstehen.

Nicht minder phantastisch als diese Ansicht über einen Sexualakt bei den *Basidiomyceten* erscheint die von Smith u. a. geäußerte Vermutung, die oftmals sehr eigentümlich gestalteten und als Cystiden bezeichneten Zellen des Fruchtlagers seien Spermogonien, deren Spermatien die Kerne der Basidien, der Träger der 4 Sporen, befruchteten.

Erst Brefelds umfangreiche, auf Kulturen beruhenden Untersuchungen räumten gründlich auf mit allen diesen einen äußeren Kopulationsvorgang proklamierenden Entdeckungen. Der sichere Nachweis der völligen Ungeschlechtlichkeit der Basidiomyceten war damit, so sehr Brefeld diese Ansicht als eine unwiderlegliche Tatsache hinzustellen sich bemühte, bei weitem nicht erbracht. Auch die weiteren Arbeiten Brefelds konnten ihn niemals bringen, da sie die für die Entscheidung dieser Frage nach den neueren Erkenntnissen ausschlaggebende cytologische Untersuchung völlig unberücksichtigt ließen. Es ist im höchsten Maße zu bedauern, daß Brefeld Zeit seines Lebens das Verhalten der Kerne nie verfolgte. Das ausgezeichnete Material jeglicher Entwicklungszustände, die er an einer bedeutenden Anzahl von Basidiomyceten in seinen Kulturen erzielte, hätte, cytologisch untersucht,

[1]) Karsten, H., Zur Befruchtung der Pilze. Bot. Unters. I.

[2]) Condamy, Etude sur le mode de nutrition des champignons. Angoulême 1879.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Frage der Sexualität schneller und sicherer ihrer Lösung nahe führen können.

Seit Brefeld die Homologie des Promycels der *Ustilagineae* und *Uredineae* mit den Basidien der *Auriculariineae* und damit der eigentlichen *Basidiomycetes* oder *Eubasidiae* erkannte und diese beiden Familien als *Hemibasidiae* den *Basidiomycetes* anreihte, darf in einer Behandlung der Sexualität der Basidiomycetes über sie nicht mehr hinweggegangen werden, umsoweniger als gerade die *Uredineae* in ihrem Kernverhalten im Laufe ihres Entwicklungsganges Aufschlüsse gegeben haben, die für die Sexualität der *Eubasidiae* von weittragender Bedeutung geworden sind. Wir beginnen somit in der Betrachtung der cytologischen Befunde, soweit sie das Problem der Sexualität berühren, mit den *Ustilagineae,* gehen dann über zu den *Uredineae,* die die Verbindung darstellen mit den *Eubasidiae,* indem sie sich an deren erste Gruppe, die *Protobasidiomycetes,* anlehnen, um zu schließen mit deren zweiter Gruppe, den *Holo-* oder *Autobasidiomycetes*[1]). Die weiteren Ausführungen werden der Darlegung der an die erörterten Tatsachen sich knüpfenden Ansichten gewidmet werden.

Den Befruchtungsvorgang bei den *Ustilagineae* hat de Bary in der Vereinigung der Sporidien sehen wollen, also derjenigen Gebilde, die an dem Promycel der Brandspore entstanden, unter Zugrundelegung der Homologie von Brandspore und Basidium, den Sporen des letzteren gleich zu erachten und als Basidiosporen zu bezeichnen sind. Brefeld dagegen kam zu dem Schlusse, daß, da eine völlig regelmäßige Mycelentwicklung aus der Basidiospore (Sporidie) auch ohne Fusion mit einer Schwesterspore stattfände, hier nur ein vegetativer Vorgang erkannt werden könne. Die Schwierigkeiten, die sich durch die Kleinheit der Objekte insbesondere der Kerne den cytologischen Untersuchungen entgegenstellen, brachten es mit sich, daß im Jahre 1910 erst auf diesem Wege an die Lösung der Frage mit einigem Erfolg herangetreten wurde.

---

[1]) Basidiomycetes.

Hemibasidiae. — Eubasidiae.

Ustilagineae. Uredineae. — Protobasidiomycetes. Holobasidiom. (Autobasidiomyc.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

HARPER [1]) stellte durch sorgfältige Beobachtung fest, daß außer den Basidiosporen auch die Promycelzellen selbst durch Schnallenbildung fusionieren. Die Folge der Fusionen, die bei Basidiosporen wie bei Promycelzellen bei beginnendem Nahrungsmangel eintreten, ist, daß beide Gameten stark an Größe zunehmen. Hierauf und auf die Erscheinung, daß die fusionierten Zellen Nahrungsmangel besser überstehen, will HARPER seine Ansicht gründen, daß hier wenn auch keine echte Sexualität, wohl aber ein primitiver Typus sexueller Vereinigung vorliege, eine Ansicht, die angesichts des Verhaltens der Kerne, — sie bleiben, wie ausdrücklich hervorgehoben wird, unverändert in ihren Zellen, sodaß nur Plasmavermischung eintritt, — mit großer Vorsicht aufgenommen werden muß. Der Unterschied von den als rein vegetativ aufgefaßten Schnallen und Anastomosenbildung an den Mycelien der *Eubasidiae* ist nicht groß, und ein Vergleich mit diesen liegt sehr nahe. Dazu kommt weiter, daß diese Beobachtungen so ganz und garnicht mit den ungemein zahlreicheren an den *Uredineae* in Einklang zu bringen sind, denen die *Ustilagineae* morphologisch und auch biologisch so nahe stehen. Eine Übereinstimmung mit den Vorgängen bei den *Uredineae* will DANGEARD [2]), der seine Untersuchungen auf das Mycel ausdehnte, das die Brandsporen erzeugt, gefunden haben. Er konstatierte bis zu der Anlage der Spore in den Mycelzellen 2 Kerne, die in der reifenden Spore sich vereinigen, und in dieser Kernvereinigung sieht er einen sexuellen Vorgang. Seine Schlüsse sind jedoch teilweise als Analogieschlüsse nach den Verhältnissen bei den *Uredineae* aufzufassen und, da sie nicht wieder bestätigt wurden, nur von theoretischer Bedeutung.

Zu höchst bedeutsamen Resultaten haben die cytologischen Untersuchungen bei den *Uredineae* geführt. Die Kerne dieser Pilze sind bedeutend viel größer als die der *Ustilagineae* und sind von einer großen Zahl von Forschern in ihrem Verhalten im Laufe des Entwicklungsganges von der Spore bis zu den Fruchtkörpern verfolgt worden. Die *Uredineae* sind von jeher wegen ihrer als Spermogonien bezeichneten Fruchtbildung von großem Interesse

[1]) HARPER, ROB. A., Nuclear Phenomena in certain stages in the development of the smuts. Transactions of the Wiscons. Acad. Vol. XII., Part II, 1900.

[2]) DANGEARD, A., La reproduction sexuelle des champignons. Le Botaniste, 1900/1901. 7. sér.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewesen. Die in den Spermogonien erzeugten Zellen wurden als Spermatien gedeutet, und die Aecidien, die gleichzeitig mit den Spermogonien auftretende Fruchtform, sollten die weiblichen Zellen enthalten, die durch die Spermatien befruchtet werden sollten. Als Produkt der Kopulation galt die Aecidiospore. Diesen Theorien glaubte BREFELD endgültig ein Ende machen zu können mit der Proklamierung der völligen Ungeschlechtlichkeit der *Uredineae,* indem er sich auf DE BARYS und TULASNES Entdeckung stützte, von denen der erstere die Bildung der Aecidiosporen auch ohne Spermogon nachwies, und der letztere eine schwache Keimfähigkeit der Spermatien zeigte. Die ausgedehnten cytologischen Untersuchungen SAPPIN-TROUFFYS sollten zeigen, daß BREFELD in seinem Schluß zu weit gegangen war.

SAPPIN-TROUFFY [1]) unternahm teils in Verbindung mit DANGEARD in den Jahren 1893—96 umfassende cytologische Untersuchungen über die *Uredineae,* die zu überraschenden Ergebnissen führten. In der reifen Teleutospore konstatierte er einen einzigen Kern, ebenso in ihren vier Basidiosporen und in den Zellen der aus diesen hervorgehenden Mycelien. Zwei Kerne jedoch wiesen die an diesen gebildeten Aecidiosporen auf und zeigten sich weiter in den Mycelzellen dieser Sporen wie in den Sporenbildungen dieses Aecidiosporenmycels, den Uredosporen und den jungen Teleutosporen. In der reifen Teleutospore war eine Vereinigung der beiden Kerne eingetreten. Der einkernigen Periode von der Basidiospore bis zur Aecidiospore steht mithin gegenüber die im Entwicklungsgang dieser Pilze zeitlich folgende und häufig an eine andere Wirtspflanze gebundene zweikernige Periode von der Aecidiospore bis zur Teleutospore, und zwar bis zu der jungen Teleutospore, in der durch Kernvereinigung der einkernige Zustand wieder herbeigeführt wird. In dieser Kernvereinigung wird von SAPPIN-TROUFFY wie auch von DANGEARD der Sexualakt gesehen, der zunächst als eine Pseudobefruchtung, dann aber besonders von DANGEARD als eine echte Befruchtungserscheinung hingestellt wird. Das erste Auftreten der beiden Kerne — ob in der Aecidiospore selbst oder schon früher — gelang den beiden Forschern nicht klarzustellen, doch konstatierten sie, daß jeder Kern eines Kernpaares von den entsprechenden der vorigen Paare abstammt,

[1]) SAPPIN-TROUFFY, M., Recherches sur les Urédinées. Le Botaniste, 5. sér. 1896/97.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sodaß die in der reifen Teleutospore sich vereinigenden Kerne, wenn sie überhaupt einmal gemeinsamen Ursprungs waren, einander nur in vielfacher Generation verwandt sind. Bei der Teilung der Kerne wurde die merkwürdige Eigentümlichkeit festgestellt, daß beide Kerne des Paares stets gleichzeitig und neben einander zur mitotischen Teilung schritten, ohne daß eine Vermischung ihrer Elemente einträte. Es wurde diese Erscheinung, welche mit dem Namen der konjugaten Teilung belegt wurde, von POIRAULT und RACIBORSKI [1]) sowie von VAN TIEGHEM [1]) als Stütze der Ansicht angesehen, daß es sich in den Kernen der Paare nicht um zwei völlig selbständige Vollkerne handelt, wie DANGEARD und SAPPIN-TROUFFY annehmen, sondern, daß hier sogenannte Halbkerne vorliegen, die aus den bis zum gewissen Grade selbständig gewordenen Hälften der Elemente eines Vollkernes beständen und somit in ihren Teilungen von einander abhängig geblieben wären.

Das Verhalten der Chromosomen, die nach den Erfahrungen über die tierischen wie pflanzlichen Sexualkerne von größter Bedeutung sind, findet ebenfalls durch die genannten Forscher keine übereinstimmende Deutung. POIRAULT und RACIBORSKI erkannten in den von ihnen als Halbkerne bezeichneten Kernen der Paare nur je ein Chromosom, zwei dann in dem Kopulationskern der reifen Teleutospore. In der Basidiospore gewinnen nach ihnen diese beiden Chromosomen jenen Grad von Selbständigkeit wieder, der ihnen die Bezeichnung Halbkerne eingetragen hat. Ganz anders und den eigenartigen Veränderungen in den Chromosomen der Sexualkerne höherer Pflanzen viel näher kommend schildern DANGEARD und SAPPIN-TROUFFY die sich hier abspielenden Vorgänge. Sie wollen in den „Halbkernen" POIRAULTS, die sie als durchaus vollwertige und nur konjugierte Kerne auffassen, je zwei Chromosomen gesehen haben, und zwei Chromosomen sahen sie auch nur in dem aus ihnen hervorgehenden Kern der reifen Teleutospore. In diesem Kern, so betonen sie, trete in dem Augenblick, wo er zur Teilung schritte, eine Chromosomenreduktion ein, also jener Vorgang, der als das Wesen einer sexuellen Kernvereinigung anzusehen ist. Der bedenkliche Widerspruch, der hier in den tatsächlichen Unterlagen der beiden Ansichten vorliegt, läßt es nach diesem Stand der Kenntnisse verfrüht erscheinen, wenn DANGEARD

[1]) s. MAIRE, R. Recherches cytologiques. Thèses des sciences 1902/03, Paris; hierselbst ausführlicher Literaturnachweis.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

die Geschlechtlichkeit der *Uredineae* als erwiesen hinstellte. Eines hat er nie berücksichtigt, daß, die Richtigkeit seiner Beobachtung vorausgesetzt, und die beigegebenen Zeichnungen ergeben hierüber keine völlige Klarheit, eine völlige Homologie mit der Chromosomenreduktion bei höheren Organismen hier insofern nicht angenommen werden kann, als die Reduktion nach der Kopulation in dem Sexualkern stattfindet, während sie in dem normalen Vorgang in den Kernen der Gameten eintritt.

Den Widerspruch zwischen Sappin-Trouffy, Dangeard einerseits und Raciborsky, Poirault anderseits aufzuhellen, hat Maire [1]) im Jahre 1900 seine cytologischen Untersuchungen über die *Uredineae* und weiterhin alle übrigen Gruppen der *Basidiomycetes* in Angriff genommen. Seine Resultate sind von dem höchsten Interesse insofern, als sie eine Bestätigung des von Dangeard angegebenen Tatbestandes bringen und außerdem eine große Zahl ergänzender Beobachtungen geben. Maire stellt fest, daß in jedem Kernpaar, das er mit dem Namen Synkaryon belegt, je zwei Chromosomen vorhanden sind, und daß der aus dem Synkaryon hervorgehende sekundäre Kern der reifen Teleutospore durch Reduktion nicht vier, sondern nur zwei Chrosomen zeigt. Den Ursprung des Synkaryons fand er in dem jungen Aecidiumlager. In der obersten Zelle der das sehr junge Lager zusammensetzenden, senkrecht zur Epidermis des Blattes aufgerichteten Hyphen finden sich plötzlich zwei Kerne, die Maire als Teilungsprodukt eines Mutterkernes auffaßt, dessen Teilung nicht von einer Wandbildung begleitet wurde. Diese Ansicht ist hinsichtlich der neueren Arbeiten zweier Amerikaner von besonderem Interesse. Dort, wo das Aecidium fehlt (Brachy- und Hemiformen), tritt das Synkaryon nach Maire in dem jungen Uredosporenlager auf; fehlt auch dieses (Lepto- und Mikroformen), so findet es sich zuerst in den Hyphen, die die Teleutosporen erzeugen. Die bis hierhin noch unklaren Vorgänge bei den Teilungen des Synkaryons werden von Maire genau beschrieben. Die Teilung ist konjugat, wie Sappin-Trouffy schon erkannte. Nachdem die Kernwand der beiden Kerne aufgelöst ist, wird der Nucleolus ausgestoßen; er degeneriert, während sich ohne Spindelbildung die beiden Chromosomen eines jeden Kernes durch Auseinanderziehen teilen. Es liegt in dem Synkaryon zweifellos ein Kernphänomen vor, wie es

[1]) l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

bisher in der Pflanzenwelt noch nicht bekannt geworden ist. Handelt es sich hier nun um tatsächlich selbständige Kerne, die sich nur konjugat teilen, oder haben wir in ihnen die nur vorübergehend selbständig gewordenen Hälften eines Kernes zu erkennen, die „Halbkerne" POIRAULTS? Auf diese Frage wirft die Beobachtung einer eigenartigen Erscheinung bei den *Endophyllaceae* neues Licht. MAIRE konstatierte bei diesen Rostpilzen, welche keine Teleutosporen besitzen, und deren Aecidiosporen zu einer Basidie (Promycel) auskeimen, daß die beiden Kerne des Synkaryons, nachdem sie in die Basidie hineingewandert sind, sich hier, ohne sich zu vereinigen, zu 4 Kernen teilen und die Kerne der 4 Basidiosporen liefern, Dieses Verhalten dürfte aber für DANGEARDS Ansicht von der Selbständigkeit der beiden Kerne als deren Halbkernnatur sprechen.

Die endgültige Lösung der Frage nach der Bedeutung des Synkaryons haben erst die Amerikaner BLACKMAN und CHRISTMAN zu bringen vermocht, indem es ihnen gelang, den Ursprung dieses Kernphänomens und damit die Sexualität der *Uredineae* überhaupt aufzuhellen. BLACKMAN[1]) sah 1904 bei *Phragmidium violaceum* in einer Reihe von Fällen, daß in dem jungen Aecidienlager in die Zellen, aus denen die Aecidiomutterzellen hervorgehen, die Einwanderung eines Kernes stattfinde aus unter diesen Zellen gelegenen vegetativen Zellen. Der Kern der letzteren ist durch seine geringere Größe wie auch durch den Mangel eines Nucleolus deutlich neben dem der Aecidiosporenurzelle zu erkennen. BLACKMAN zweifelt nicht, daß hier eine echte Befruchtung zu erkennen sei. Die Vereinigung der beiden Kerne erst in einem späteren Entwicklungstadium, in der reifen Teleu tospore, seieine Erscheinung, die auch bei Befruchtungsvorgängen höherer Pflanzen und Tiere nachgewiesen wurde, wie bei *Abietineae* und *Cyclops*. Es wurde bei diesen eine Embryonalentwicklung konstatiert, bei welcher die Kerne eine Zeit lang durchaus selbständig blieben.

CHRISTMAN[2]) stellte 1906 an *Phragmidium speciosum* ebenfalls die Einwanderung eines Kernes fest, doch mit der Abweichung, daß dieser nicht einer vegetativen Zelle unterhalb, sondern einer gleichwertigen, neben der befruchteten Aecidiosporenurzelle gelegenen Zelle (Basalzelle) entstammte. Auch CHRISTMAN sieht nun-

[1]) BLACKMAN, V. H., Annals of Bot. Vol. XVIII. July 1904.

[2]) CHRISTMAN, Sexual reproduction in the Rusts. Annals of Botany 1906.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mehr die Sexualitätsfrage bei den *Uredineae* gelöst, indem er wie Blackman in dem Eintreten jenes Kernes den Befruchtungsakt erkennen will.

Die Zahl der Arbeiten, die zur Aufgabe hatten, die Frage der Sexualität auch bei den *Eubasidiae,* den *Proto-* und *Holobasidiomycetes,* zu lösen, steht denen über die *Hemibasidiae* in keiner Weise nach. Der Erfolg ist jedoch in nicht so hohem Maße glücklich gewesen. Die bei weitem kompliziertere Fruchtkörperbildung ist hier zu einem starken Hemmnis geworden.

Schon frühzeitig haben Forscher wie Rosenvinge [1]), Rosen [2]) und Wager [3]) die Kernverhältnisse in den Basidien wie auch den Hyphen der Fruchtkörper cytologischen Untersuchungen unterworfen, ohne zu sicheren und übereinstimmenden Resultaten zu gelangen. Erst Dangeard gelang es, Beobachtungen zu machen, die von Maire in seiner schon oben erwähnten Arbeit bestätigt werden konnten.

Dangeard [4]) stellte fest, daß in den Basidien, wie Wager und Rosen schon berichteten, 2 Kerne sich vereinigen zu einem sekundären Kern, welcher die 4 Sporenkerne liefert. Über den Ursprung der beiden Kerne wußte Dangeard nichts Sicheres anzugeben, er konnte nur konstatieren, daß sie jedenfalls nicht, wie Rosen und Wager behaupteten, aus mehreren Hyphenkernen durch Verschmelzung hervorgegangen sind. Ihre Vereinigung in der Basidie hielt er wie die der beiden Kerne der jungen Teleutospore für einen echten Befruchtungsvorgang. In der Gleichartigkeit des Kernverhaltens sah er einen Beweis der Homologie von Brandspore, Teleutospore und Basidium der *Proto-* und *Autobasidiomycetes.* Die Teleutospore ist eine encystierte Basidie oder die Basidie eine sofort keimende Teleutospore. Die septierten Basidien der *Protobasidiomycetes* bilden mit den quergeteilten ihrer *Auricularineen*gruppe das Übergangsglied zwischen den Holobasidien der *Autobasidiomycetes* und den Teleutosporen der *Uredineae,* insbesondere denjenigen von *Coleosporium. Coleosporium*

[1]) Rosenvinge, Sur les noyaux des Hyménomycètes. Ann. des sciences nat. VII. Bot. T. III., 1886.

[2]) Rosen, Cohns Beiträge zur Biologie, VI., 1893, p. 237.

[3]) Wager, The nuclei of the Hymenomycetes. Ann. of Botany VI., 1892.

[4]) l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

bildet ein Promycel nicht mehr durch Keimung nach außen, sondern durch eine Art innerer Keimung, durch welche die Teleutospore vierkammerig wird und durchaus das Aussehen der Basidie einer *Auricularinee* erhält. Der Unterschied zwischen beiden bleibt nur ein rein biologischer, wie er durch die parasitäre Lebensweise der Rostpilze bestimmt wird, die Teleutospore wird encystiert und bildet erst nach einer Ruhepause aus ihren vier Kammern die vier Basidiosporen (Sporidien), die Basidie der *Auricularineae* bildet die Sporen sofort und versieht diese mit der Fähigkeit des Ausdauerns.

Mußte schon bei den *Uredineae* DANGEARDS Ansicht, die Geschlechtlichkeit dieser Pilze erwiesen zu haben, als übereilt betrachtet werden, so muß der gleiche Schluß, den er nach seinen Beobachtungen auch bei den *Eubasidiae* ziehen zu können glaubte, als noch durchaus unbegründet erscheinen, um so mehr, als eine Reduktionsteilung nur als Analogieschluß nach dem Befund bei den *Uredineae* von ihm angenommen wird.

Weit glücklicher als DANGEARD ist MAIRE [1]) 1900 gewesen. Leider sind Zweifel bei seiner vortrefflichen Arbeit angesichts der zu schematischen Zeichnungen nicht zu unterdrücken. Seit BLACKMAN und CHRISTMAN bei weitem nicht so scharf gesonderte Chromosomen zu erkennen vermochten, wie MAIRE sie gesehen haben will, und mindestens die doppelte Zahl konstatierten, müssen MAIRES Resultate wohl mit einiger Vorsicht aufgenommen werden, jedenfalls in betreff der Zahl der Chromosomen.

In allen untersuchten Fällen mit der überraschenden Ausnahme zweier *Agaricinen, Hygrocybe conica* und *H. ceracea,* zeigten sich in der jungen Basidie zwei Kerne. *Hygrocybe conica* und *H. ceracea* wiesen in ihren Basidien nur einen Kern auf, wie auch in sämtlichen Zellen ihrer Fruchtkörper nur ein Kern nachzuweisen war, während in allen übrigen Fällen in den Hyphenzellen der Fruchtkörper stets zwei Kerne konstatiert werden konnten; das zeigte sich bei zahlreichen *Protobasidiomycetes* und einer großen Reihe *Autobasidiomycetes.* Daß das Kernpaar einer Fruchtkörperzelle als ein Synkaryon, entsprechend den Verhältnissen bei den *Uredineae,* aufzufassen ist, glaubt MAIRE nachgewiesen zu haben an den Beispielen von *Cantharellus cinereus,*

[1]) l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

Fistulina hepatica und einiger wenigen anderen, von denen er die synchromen Teilungen zur Abbildung bringt. Wo das Synkaryon zuerst auftritt, und wie es zustande kommt, bleibt unaufgeklärt. Gesichert erscheint jedoch die Tatsache, daß die beiden Basidienkerne der jungen Basidie in direkter Linie von dem ersten Synkaryon abstammen, und weiterhin, daß in jedem Kern des Synkaryons und in dem aus ihnen durch Vereinigung hervorgegangenen sekundären Basidienkern, dem Sexualkern DANGEARDS, im Augenblick seiner Teilung gleichviel Chromosomen (2 nach MAIRE) erscheinen, also eine Reduktion der Chromosomenzahl bei der Bildung der vier Sporenkerne aus dem sekundären Kern eintritt. Somit findet DANGEARDS Vermutung hier ihre Bestätigung.

Die Ähnlichkeit der durch MAIRE von *Proto-* und *Autobasidiomycetes* geschilderten Verhältnisse mit denen bei den *Uredineae* liegt klar vor Augen. Gelang es jedoch den Amerikanern BLACKMAN und CHRISTMAN, für die *Uredineae* auch das letzte Rätsel zu lösen, indem sie den Ursprung des Synkaryons aufdeckten, so waren ihre Landsleute HARPER und MISS NICHOLS, die sich die gleiche Aufgabe für die *Eubasidiae* stellten, weniger glücklich. Der Ursprung des Synkaryons bei *Proto-* und *Holobasidiomycetes* ist auch heute noch nicht aufgeklärt. HARPER[1]) konnte nur die Zweikernigkeit der Hyphenzellen bei *Hypochnus subtilis* von der Basidie an zurückverfolgen durch Subhymenium bis in die Zellen des im Holz verbreiteten Mycels hinein. Bei *Coprinus ephemerus* sah er das Synkaryon zuerst auftreten in den Lamellen. Bedeutsam ist, daß auch er mindestens doppelt so viel Chromosomen, als MAIRE angibt, zu schätzen meinte. MISS NICHOLS[2]) endlich kommt zu dem nichts Neues besagenden Schlusse, daß die zweikernigen Zellen im allgemeinen kurz vor der Bildung des Fruchtkörpers auftreten, wie, konnte auch sie nicht feststellen.

So groß die Zahl der Forscher ist, die sich den cytologischen Arbeiten über unsere Pilze widmeten, so zahlreich sind auch die Ansichten, die an die oben berichteten Tatsachen über die Frage der Sexualität der *Basidiomycetes* angeknüpft wurden.

[1]) HARPER, Binucleate cells in Hymenomycetes. Bot. Gazette 1902.

[2]) MISS NICHOLS, The nature and origin of binucleated cells in some Basidiomycetes. Transactions of the Wisconsin Acad. 1904.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

Mit aller Entschiedenheit trat zuerst DANGEARD für echte Geschlechtlichkeit der *Basidiomycetes* ein. Wenn seine Theorie auch in betreff der *Uredineae* von den Tatsachen überholt wurde, so bleiben seine Überlegungen für die *Eubasidiae* auch heute noch von Interesse. DANGEARD sah den Geschlechtsvorgang in der Kernvereinigung, die bei den *Hemibasidiae* in der Brand- und Teleutospore, bei den *Proto-* und *Holobasidiae* in der Basidie konstatiert wurde. Diese Kernvereinigung weise alle Kriterien eines Sexualaktes auf. Die Kerne haben die den sexuellen Kernen im allgemeinen zukommende Eigentümlichkeit der besonderen Größe, ihre Kopulation sei mit einer Chromosomenreduktion verbunden und leite überall die „Samenbildung" ein. Brand- und Teleutospore seien darum wie auch das Basidium als „Ei" aufzufassen, das sich endlich wie ein Sporangium verhält, indem es an kleinen Sprossungen die Sporen erzeugt, vergleichbar dem reifen Ascogon der *Ascomyceten* und der Zygospore der *Mucorineae*, die ebenfalls zunächst gleichwertig einem Ei, endlich durch innere Bildung wie bei den *Ascomyceten* oder durch Bildung eines Sporenträgers wie bei den *Mucorineae* zu Sporangien werden. Wie bei den Moosen und Farnen will DANGEARD [1]) auch bei den höheren Pilzen ein Sporophyten- und Gametophytenstadium unterscheiden. Der Beginn des Sporophytenstadiums liegt nach seiner Auffassung bei *Hemi-* und *Eubasidiae* in Basidiosporen, dieses Stadium ende mit dem Augenblick des Auftretens der beiden Kerngameten, d. h. des ersten Synkaryons, einem Zeitpunkt, über den DANGEARD nur erst Vermutungen sagen konnte. Von hier ab liegt das Gametophytenstadium vor, das mit der auf geschlechtlichem Wege vor sich gehenden Sporenbildung abschließt.

Es kann nicht verwundern, daß diese Theorie von allen Seiten angegriffen wurde. Sie stützt sich dafür in manchen Punkten zu sehr, außer auf die damals noch unbestätigten Tatsachen, auf allerlei Analogieschlüsse besonders betreffs der *Ustilagineae* und *Eubasidiae*. Was man vor allem gegen DANGEARDS Ansicht einwandte, war, daß die sich in den Basidien vereinigenden Kerne einander viel zu nahe verwandt erschienen, als daß man hier von einer Sexualität reden könne, und weiter, daß eine solche nicht allein eine Kernkopulation, sondern auch eine Plasmaver-

[1]) DANGEARD, A., Le Botaniste 1894—95, 7. sér., 1900/01.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mischung bedinge. Der erstere Einwand dürfte seit den Entdeckungen BLACKMANS und CHRISTMANS, die die Einwanderung eines Kernes feststellten, für die *Uredineae* gegenstandslos geworden sein. Anders jedoch bei den *Eubasidiae*, deren erstes Synkaryon noch nicht beobachtet worden ist. DANGEARD weist hier auf die Verhältnisse bei *Spirogyra* hin, wo die Kernkopulation zwischen zwei auf einander folgenden Zellen eines Fadens erfolgen kann, oder wo sogar die sich vereinigenden Kerngameten in derselben Zelle entständen. Ähnliches sei von *Chlamydomonas, Cladophora, Basidiobolus* bekannt, und man habe in allen diesen Fällen unbeschadet von einer Sexualität gesprochen, trotzdem hier überall zweifellos sehr nahe verwandte Kerne kopulierten, während bei den *Basidiomyceten* die Verwandtschaft der beiden Basidienkerne eine sehr entfernte sei. Die Plasmavermischung anderseits, die in dem Befruchtungsakt fehlt, sieht DANGEARD ersetzt durch die zahlreichen Plasmaverbindungen an den Mycelien mittels der Anastomosen und Schnallen und bei den *Ustilagineae* durch die Fusionen der Basidiosporen (Sporidien).

MAIRE, der den DANGEARDS Theorie unterstellten Tatbestand bestätigte und ergänzte, kommt zu einer durchaus abweichenden Ansicht. Er unterscheidet neben dem Sporophyten und Gametophyten ein drittes Stadium, das des Protogametophyten. Bei den Moosen z. B. erstreckt sich der Gametophyt von der Spore bis zum Archegonium und Antheridium, hier zeigen sich n-Chromosomen, und der Sporophyt vom Ei bis zur Mutterzelle der Spore, in diesem Stadium finden sich 2 n-Chromosomen. In der Mutterzelle der Sporen findet die Reduktion zu n-Chromosomen statt, und das nun folgende Stadium, das bis zur fertigen Spore sich erstreckt, belegt MAIRE mit dem Namen des Protogametophyten.

Da nun die Kernvereinigung in der Basidie und Teleutospore nicht wie der Befruchtungsvorgang bei den Moosen von einem Kern mit doppelten Chromosomen und nicht eine Generation mit Zellen, deren Kerne 2 n-Chromosomen besitzen, zur Folge hat, kann bei diesen Pilzen hier nicht der sexuelle Vorgang gesehen werden. Das auf die Kernvereinigung folgende Stadium ist demnach nicht, wie DANGEARD wollte, das des Sporophyten, sondern in diesem Augenblick endet gerade dieses Stadium, das dort einsetzte, wo das erste Synkaryon auftrat, d. h. wo zum ersten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

Male jede Zelle mit der doppelten Zahl der Chromosomen versehen wurde. An dieser Stelle ist nach MAIRES Auffassung der Befruchtungsvorgang zu sehen. Der eigentliche Unterschied von den höheren Pflanzen liegt nach ihm nur in der Erscheinung, daß die Kerne des Synkaryons nicht völlig verschmelzen und einen Kern mit der doppelten Zahl von Chromosomen geben, sondern daß sie jenen gewissen Grad von Selbständigkeit sich bewahren. Durch ihre konjugate Teilung beweisen sie jedoch, daß sie tatsächlich eine Einheit vorstellen, zu der sie erst in der Teleutospore und der Basidie verschmelzen. Diesen Verschmelzungsvorgang, DANGEARDS Sexualakt, bezeichnet MAIRE als den der „Mixie". Mit ihm schließt das Sporophytenstadium, also der 2 n-Chromosomenzustand ab, und nun tritt ein Kern mit n-Chromosomen auf. Wir sind hier also an derselben Stelle wie bei den Moosen dort, wo in der Sporenmutterzelle die Chromosomenreduktion eintritt, welche das Protogametophytenstadium einleitet. Bei den Moosen wie bei den Basidiomyceten dauert dieses Stadium bis zur reifen Spore, in ihm ist der n-Chromosomenzustand des Gametophyten schon erreicht. Von der Spore bis zum Auftreten des Synkaryons ist dann der Gametophyt zu rechnen.

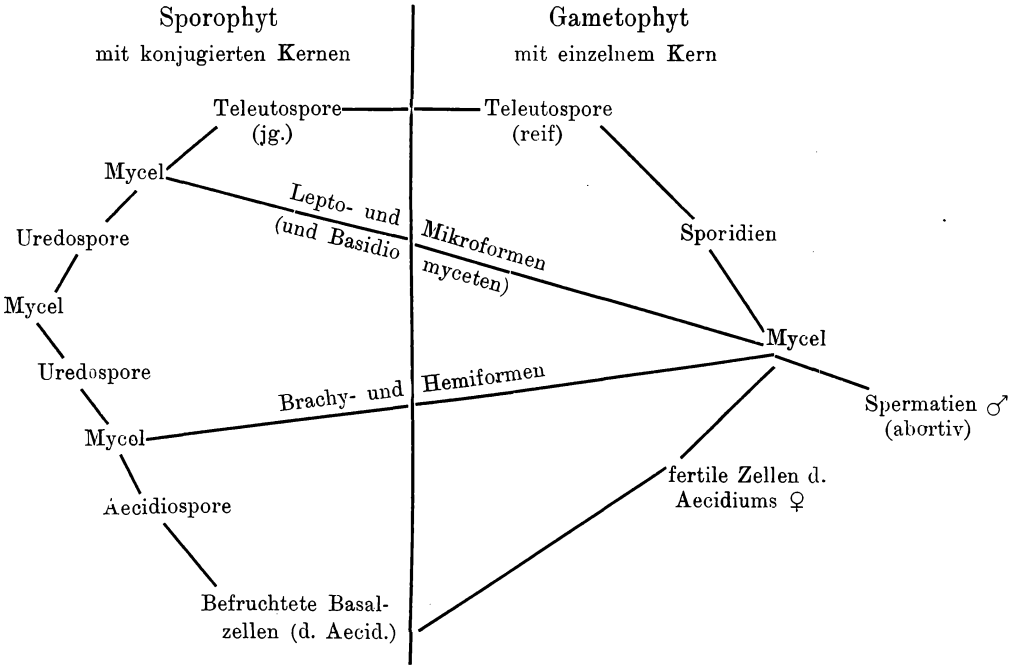
Diese Auffassung MAIRES, der bei der Unkenntnis des ersten Auftretens des Synkaryons nur mit allem Vorbehalt von echter Befruchtung sprechen wollte, hat durch die Arbeiten BLACKMANS und CHRISTMANS für die *Uredineae* vortreffliche Stützen gefunden. Beide Mykologen sehen wie MAIRE den Befruchtungsvorgang in dem ersten Auftreten des Synkaryons, das sie auf die Einwanderung eines Kernes zurückführen konnten.

BLACKMAN[1]) sieht hier eine reduzierte Sexualität, die anstelle der ursprünglichen getreten ist, bei welcher die männlichen Kerne durch die Spermatien geliefert wurden. Das Protogametenstadium MAIRES schaltet er nicht ein, sondern er unterscheidet nur Sporophyt und Gametophyt, wie aus seinem nachfolgenden Schema hervorgeht.

---

[1]) BLACKMAN, H. V., Further studies on the sexuality of the Rusts. Annals of Botany 1906.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;www.zobodat.at

CHRISTMAN[1]) schließt sich BLACKMANS Ansicht, wenn auch mit einiger Vorsicht, an. Die Meinung, daß die *Uredineae* Generationswechsel zeigen zu der Zeit, wo der Wechsel von dem einen Wirt zum andern eintritt, kommt nach ihm der Wahrheit sehr nahe.

Wenngleich bei den *Eubasidiae* wie auch bei den *Ustilagineae* das Synkaryon in seinem Entstehen noch nicht beobachtet wurde, darf wohl MAIRES Ansicht auch auf diese Pilzgruppen ausgedehnt werden. Den Charakter einer Theorie hat allerdings MAIRES Anschauung nicht verloren. Die cytologische Untersuchung hat noch ein weites Feld vor sich, nur ein ganz kleiner Teil der *Basidiomycetes* ist in seinem Kernverhalten durch die besprochenen Arbeiten erforscht worden, und eine Reihe der vorliegenden Tatsachen bedürfen noch der Bestätigung.

[1]) CHRISTMAN, A. H., Alternation of Generations in Rusts. Bot. Gazette, Chic. XLIV., 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahresbericht der Naturhistorischen Gesellschaft zu Hannover

Jahr/Year: 1909-1911

Band/Volume: 60-61

Autor(en)/Author(s): Eddelbüttel Heinrich

Artikel/Article: Die Sexualität der Basidiomyceten 5001-5016