Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 61 (1951)

Artikel: Zur Entwicklungsgeschichte von Dothidella insculpta (Wallr.) Theiss. et Syd.

Autor: Hess, Hans / Müller, Emil

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-43001

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Zur Entwicklungsgeschichte von Dothidella insculpta (Wallr.) Theiss. et Syd.

Von *Hans Heß* und *Emil Müller*

(Aus dem Institut für Spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich)

Eingegangen am 10. August 1950

Inhaltsverzeichnis Seite

1. Einleitung und systematische Bemerkungen 5
2. Biologisches Verhalten und Beschaffung des Untersuchungsmaterials . . 8
3. Die Untersuchungsmethoden 9
   a) Fixierung 9
   b) Entwässerung 10
   c) Schneiden und Färben 11
4. Die Keimung der Ascosporen und die Entwicklung des Stromas 13
5. Die Kern- und Chromosomenverhältnisse 16
6. Die Bildung von asexuellen Fruktifikationen 17
   a) Die Bildung von Mikrokonidien 17
   b) Die Bildung von Makrokonidien 19
7. Die Sexualverhältnisse 20
   a) Der Venturiatyp 21
   b) Kopulation mit Konidienmutterzellen 22
   c) Spermatisierung 26
8. Die Bildung der Ascosporen 28
9. Diskussion und Schlußbetrachtungen 30
   Summary 33
   Literatur 34

1. Einleitung und systematische Bemerkungen

Daß bis heute im Bereich der Ascomyceten im Vergleich zum ungeheuren Formenreichtum dieser Pilzklasse nur sehr wenige Einzeluntersuchungen über die ontogenetische Entwicklung vorgenommen worden sind, ist vor allem auf die methodischen Schwierigkeiten zurückzuführen, die sich solchen Arbeiten entgegenstellen. Mit den nachfolgenden Ausführungen möchten wir die Ergebnisse unserer Untersuchung von *Dothidella insculpta* (Wallr.) Theissen und Sydow darstellen, um damit wieder einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Ascomycetenentwicklung zu leisten.

Dothidella insculpta wächst auf *Clematis vitalba* L., ist aber auch schon auf *Clematis alpina* (L.) Miller gefunden worden (Saccardo, 1883). Sie besitzt im Stadium der Ascosporenreife 0,5—2 mm lange, 150—300 μ breite und 200—300 μ hohe Stromata, die meist in Reihen unter der sekundären Rinde des Wirtes sitzen und diese dann in der Längsrichtung aufsprengen. Sie sind entweder mit der ganzen Basis eingewachsen oder verengern sich unten in einen keilförmigen Fuß, der im Substrat fest verankert ist. Häufig beobachtet man an der Basis auch noch braune, in das Wirtsgewebe eindringende Hyphen. Die Stromata differenzieren sich in einen obern, fertilen Teil, der durch wenige Zellschichten voneinander getrennte Lokuli enthält, und in ein bis 200 μ hohes, steriles Basalstroma (Bild 1 und 2, Tafel I). Das ganze Stroma ist eingefaßt von einer aus 2—3 Schichten gebildeten Kruste aus verdicktwandigen, fast schwarzen, schwach abgeplatteten Zellen. Im Innern besteht es aus pseudoparenchymatischen, manchmal aber auch etwas gestreckten, 15—24 μ großen, nicht sehr dickwandigen Zellen, die in mehr oder weniger senkrechten Reihen verlaufen. Die einzelnen Lokuli, die Asci und Sporen enthalten, sind hochgestellt elliptisch oder fast kugelig, 80—100 μ hoch und 40—80 μ breit. Sie werden von gestreckten Stromazellen eingefaßt und brechen bei voller Reife am Scheitel mit einem unregelmäßigen, durch Ausbröckeln entstehenden Ostiolum auf.

Die Asci entwickeln sich aus einem Basalgeflecht, das von kleinen, hyalinen Zellen gebildet wird und wachsen dicht gedrängt und büschelförmig gegen die Decke. Sie sind zylindrisch, am Scheitel abgerundet, an der Basis dagegen verjüngt und zuunterst knollig angeschwollen. Ihre Länge variiert zwischen 60 und 80 μ, ihre Breite zwischen 12 und 13 μ, und sie enthalten acht Sporen. Diese sind zweireihig gelagert, in der Form keulig-spindelförmig und zweizellig. Die Querwand befindet sich unter der Mitte, und die Spore ist auch etwas eingeschnürt. Der obere Teil ist dabei oft breiter als der untere. Sie bleiben lange hyalin, färben sich aber mit fortschreitender Reife gelb-bräunlich. Sie messen 17—23 μ in der Länge und 4,5—5,5 μ in der Breite.

Die Gattung *Dothidella* wurde von Spegazzini (1880) aufgestellt und soll im Sinne des Autors Formen mit hervorbrechenden Stromata umfassen, in denen zahlreiche Lokuli angeordnet sind. Die zylindrischen Asci sollen dabei dicht gedrängt und ohne Paraphysoiden nebeneinanderstehen und acht hyaline, zweizellige Sporen enthalten (vgl. auch Theissen und Sydow, 1915, S. 307). Die Gattung *Plowrightia,* die von Saccardo (1883) auf dem Typus *Plowrightia ribesia* (Pers.) Sacc. aufgestellt worden ist, fällt mit *Dothidella* zusammen.

Die vorliegende Art kann aber keine *Dothidella* im Sinne Spegazzinis sein, da ihre Sporen nicht hyalin bleiben, sondern sich deutlich bräunlich färben. Ursprünglich waren die Formen mit hervor-

brechenden Stromata und zweizelligen Sporen, ungeachtet ihrer Sporenfarbe, in der Gattung *Dothidea* Fries zusammengefaßt (Fries, 1818). Theissen und Sydow (1915) haben aber nachgewiesen, daß der Typus der Gattung — *Dothidea caespitosa* (Tode) Fries — dieser sehr heterogen zusammengesetzten Gattung identisch ist mit *Tympsania aucupariae* (Pers.) Wallr., einem Discomyceten. Die beiden Autoren schlugen deshalb vor, den Gattungsnamen *Dothidea,* der im Sinne Saccardos nur Formen mit gefärbten Sporen umfaßt, für diese Gruppe gänzlich fallen zu lassen und dafür den neuen Namen *Systremma* zu benützen. Als Typus dieser neuen Gattung wählten sie *Systremma natans* (Tode) Th. et Syd.

Aus der Beschreibung der Sporenfarbe wird klar, daß unser betrachteter Pilz zu *Systremma* gestellt werden müßte und in diesem Fall *Systremma insculpta* (Wallr.) comb. nov. zu heißen hätte. Aber wir neigen zur Ansicht, im Bereich dieser Pilzgruppe rechtfertige sich eine generische Unterteilung allein auf der Sporenfarbe nicht, deshalb wären auch *Systremma* und *Dothidella* zu vereinigen. In diesem Falle würde dem Namen *Dothidella* als dem ältern die Priorität zukommen. Aber wir möchten die Abklärung dieser Frage einer eingehendern, die ganze Gruppe umfassenden Untersuchung vorbehalten, da sie nicht in den Rahmen unserer Arbeit gehört.

Die *Dothideaceen,* denen *Dothidella* zugeordnet wird, werden zu den *Pseudosphaeriales* gestellt (Petrak, z. B. 1923; Gäumann, 1949). Bei den Formen dieser Reihe soll die Bildung sexueller Fruktifikationsorgane mit einer Hyphenverdichtung eingeleitet werden, was zunächst zu vegetativen Stromata führt. Darin vollziehen sich dann die Sexualvorgänge. Dabei entstehen normalerweise dikariontische, ascogene Hyphen und aus diesen die Asci, in denen sich Karyogamie und Reduktionsteilung abspielen.

Innerhalb der Familie der *Dothidiaceen* ist uns bis heute nur eine Untersuchung der zytologischen Verhältnisse bekannt geworden. Killian hat (1920) *Platychora ulmi* (Schleich.) Petr. [Syn.: *Systremma ulmi* (Schleich.) Theiss. et Syd.] bearbeitet und dabei Apomixis festgestellt (vgl. auch Gäumann, 1926). In der verwandten Familie der *Mycosphaerellaceen* sind weiterhin verschiedene *Mycosphaerella*-arten untersucht worden. Bei *Mycosphaerella Killiani* Petr. [Syn.: *Cymadothea trifolii* (Pers.) Wolf] (Wolf, 1935), *Mycosphaerella tulipiferae* (Schw.) Higg. (Higgins, 1936) kopulieren die Ascogone bzw. die zugehörigen Trichogyne mit männlich determinierten Mikrokonidien, die damit ihre Rolle als vegetative Propagationsorgane verlieren und zu Spermatien werden (Gäumann, 1940, 1949). Bei *Mycosphaerella Bolleana* (Thuem.) Speg., *M. cerasella* Aderh. degenerieren die Trichogyne frühzeitig, die Mikrokonidien werden funktionslos, und die Pilze

sind demnach ähnlich wie *Platychora ulmi* apomiktisch (Higgins, 1920; Jenkins, 1930).

Venturia inaequalis (Cooke) Winter ist ein Vertreter der ebenfalls ziemlich nahe verwandten Familie der *Venturiaceen*. Killian (1918) hat festgestellt, daß das vom Ascogon ausgehende Empfängnisorgan, das Trichogyn, sich spiralig um das Ascogon windet und daß das männliche Organ, das Antheridium, diesen Knäuel umschlingt und mit dem Trichogyn fusioniert. Die Kerne (die Geschlechtszellen sind mehrkernig) wandern dann durch das spiralige Trichogyn in das zentrale Ascogon (vgl. auch Gäumann, 1926, 1949).

Eine kritische Betrachtung dieser angegebenen Entwicklungsschemata läßt erkennen, daß der *Venturia*typ wohl der vollständigsten und ursprünglichsten Möglichkeit folgt. Die Spermatisierung bei den *Mycosphaerellaceen* und die Apomixis, wie sie im Bereich der *Mycosphaerellaceen* und bei *Platychora* vorkommt, erscheinen demgegenüber schon weit abgeleitet.

Aus diesen Ausführungen ergeben sich unsere Ziele, die wir mit der Untersuchung von *Dothidella insculpta* verfolgen möchten. Einmal soll die systematische Einteilung, die bis anhin nur auf Grund der Morphologie bei reifen Stromata erfolgt ist, einer Überprüfung unterzogen werden. Dabei möchten wir in erster Linie abklären, ob das oben erwähnte Schema der pseudosphaerialen Pilze zu unserer Art paßt. Außerdem möchten wir überprüfen, wie weit er mit einem der angeführten Sexualtypen übereinstimmt.

2. Biologisches Verhalten und Beschaffung des Untersuchungsmaterials

Nach unsern Beobachtungen bevorzugt *Dothidella insculpta* *Clematis*-Pflanzen im Waldinnern, also zur Hauptsache an Standorten, die den natürlichen Ansprüchen der Waldrebe nicht vollauf entsprechen. Es scheint sich deshalb bei unserm Pilz um einen Schwächeparasiten zu handeln, der Ranken abzutöten vermag.

Soweit es uns möglich ist, aus unsern Funden auf die Entwicklungsbiologie des Pilzes zu schließen, konnten wir feststellen, daß die Phase der sexuellen Fortpflanzung gänzlich in die Wintermonate — meist Dezember bis Februar — also in die kälteste Periode des Jahres verlegt ist. Es standen uns Proben zur Verfügung, die im Juni, September und anfangs November gesammelt worden waren, aber in all diesen Fällen waren die leicht kenntlichen Stromata steril, oder sie wiesen Konidienstadien auf. Erst bei Mitte Dezember 1949 im Wald von Zollikon (Kt. Zürich) gesammeltem Material zeigte die mikroskopische Analyse die ersten Stadien der sexuellen Entwicklung, nämlich Ausbildung von Ascogon und Trichogyn mit der anschließenden Dikaryophase. Junge Asci waren eher selten zu finden, ebenso reife Sporen. Mitte Januar

wurde an derselben Stelle wieder Material gesammelt und untersucht. In diesen Stromata konnte nun die Bildung der Lokuli und die Entwicklung von Asci und Sporen verfolgt werden, während die ersten Phasen der Entwicklung in diesem Material nur noch sehr selten anzutreffen waren.

Ein drittesmal wurde der Pilz anfangs Februar untersucht. 95 % der Lokuli waren bereits entleert, die Ascosporen also ausgeschleudert. Da der Wald von Zollikon sich in einer klimatisch begünstigten Lage befindet, die eine frühe Entwicklung der Ascosporen erklären könnte, haben wir auch Material an den Osthängen des Uetliberges in den kalten und schattigen Runsen gesucht. Er kommt dort auch stellenweise massenhaft auf *Clematis vitalba* vor. Wir waren überrascht, daß auch hier fast alle Stromata leer waren. Das gleiche mußten wir bei Material feststellen, das in der Gegend von Samstagern auf zirka 700 m ü. M. gesammelt wurde.

3. Die Untersuchungsmethoden

a) Fixierung

Die Stromata wurden sorgfältig mit dem Periderm als Unterlage vom Wirtssubstrat abgelöst. Aus Gründen der Schneidetechnik wäre es allerdings einfacher gewesen, die Stromata ohne Unterlage zu gewinnen, doch bot dieses anhaftende Gewebe einen guten Anhaltspunkt, um die Objekte später im Paraffin richtig orientieren zu können. Die in einer Feuchtkammer aufbewahrten Objekte, die einen Durchmesser von höchstens 1 mm und eine Länge von höchstens 5 mm aufwiesen, wurden in folgenden Fixiergemischen fixiert:

1. Navashin:	(10 Teile 2prozentige, wässerige Chromsäurelösung, 4 Teile Formalin 40prozentig, 1 Teil Eisessig).
2. Bouin:	(gesättigte, wässerige Pikrinsäurelösung 15 cm^3, Eisessig 5 cm^3, Chloroform 15 cm^3).
3. Carnoy:	(Alkohol abs. 15 cm^3, Eisessig 5 cm^3, Chloroform 15 cm^3).
4. Feulgen:	(10 cm^3 5prozentige, wässerige Sublimatlösung, 1 cm^3 Eisessig).
5. Zenker:	(100 cm^3 Aqua dest., 1 g Natriumsulfat, 2,5 g Kaliumbichromat, 5 g Sublimat, 5 cm^3 Eisessig).
6. Flemming-Benda	(15 cm^3 1prozentige Chromsäurelösung, 4 cm^3 2prozentige, wässerige Osmiumsäurelösung, 2 Tropfen Eisessig).
7. Flemming (schwach)	(Chromsäure 0,2 %, Osmiumsäure 0,06 %, Eisessig 0,06 %).

8. Hermann: (15 cm^3 1prozentige Platinchloridlösung, 4 cm^3 2prozentige, wässerige Osmiumsäurelösung, 1 cm^3 Eisessig).

9. Merkel: (1 cm^3 1prozentige, wässerige Platinchloridlösung, 1 cm^3 1prozentige, wässerige Chromsäurelösung, 6 cm^3 Aqua dest.).

Die Dauer der Einwirkung der Fixiergemische betrug 2, 4 und 8 Stunden. Anschließend wurde während 15 Stunden in fließendem Brunnenwasser ausgewaschen.

Einzig die beiden Flemming schen Fixiergemische befriedigten für die Eisenhaematoxilinfärbung nach Heidenhain vollständig; die Kerne färbten sich sehr kontrastreich, das Plasma zeigte keinerlei Vakuolisierung, und auch ältere Hyphengeflechte schrumpften nicht. Brauchbar waren auch noch die Stromata, die mit Hermann schem Fixiergemisch behandelt worden waren, das Plasma behielt aber einen leicht braunen Farbton, so daß keine so klare Kernfärbung resultierte. Die Gemische von Navashin und Merkel fixierten ebenfalls ohne größere Artefakte, doch färbten sich die Kerne mit Eisenhaematoxilin nach Heidenhain nicht an. Ausgesprochen schlechte Fixierungen erzeugten die Gemische von Bouin, Carnoy, Feulgen und Zenker in allen drei Fixierungszeiten. Das Plasma war überall stark geschrumpft und vakuolisiert. Durch die im Plasma entstandene Zugwirkung erhielten die Kerne oft Spindelform, ältere Gewebe waren stark kollabiert; auch die Speicherung der Farbstoffe in den Kernen war nach diesen Fixierungen durchwegs unbefriedigend. Zusammenfassend ist zu sagen, daß von den in Claussen (1912), Hillary (1939), Johansen (1940), Strassburger (1923) und Romeis (1948) angegebenen Fixiergemischen sich einzig diejenigen als brauchbar erwiesen haben, die Osmiumsäure (richtig Osmiumtetroxyd) enthalten.

b) Entwässerung

Zur Entwässerung der Objekte mußte nach einer sehr sorgfältigen Methode gesucht werden, da in denselben sehr große Härteunterschiede vorkommen: Geschlechtszellen, ascogene Hyphen und Asci als sehr weiche und empfindliche Gebilde, verholzte Unterlage des Stromas dagegen als hartes und sprödes Gewebe. Die in Kisser (1932) und Johansen (1940) beschriebene Entwässerung mit tertiärem Butylalkohol hat sich dabei sehr gut bewährt. Da diese Literatur nicht überall vorhanden ist, sei kurz auf die Methode eingegangen:

Die Objekte kommen nach dem Auswaschen in Brunnenwasser je eine Stunde in Äthylalkoholstufen von 5 bis 30 % mit Intervallen von 5 %, dann wird noch eine Stufe von 40prozentigem Alkohol einge-

schaltet. Nun beginnen die Beimischungen von tertiärem Butylalkohol, wie sie in Tabelle 1 zusammengestellt sind:

Tabelle 1
Mischung der höhern Alkoholstufen

Gesamtalkoholgehalt (angenähert) in %	50	70	85	95	100
	cm³	cm³	cm³	cm³	cm³
Aqua dest.	50	30	15		
Äthylalkohol (95prozentig) . . .	40	50	50	45	
Tertiär-Butylalkohol	10	20	35	55	75
100prozentiger Äthylalkohol . . .					25

In jeder der in Tabelle 1 angegebenen Stufen verbleiben die Objekte ein bis zwei Stunden. Nach der letzten Stufe (Alkoholgehalt 100 %) kommen sie in den reinen tertiären Butylalkohol, wo sie zirka 24 Stunden unter mehrmaligem Wechsel des Alkohols verbleiben müssen. Nachdem die Objekte vollständig mit reinem tertiärem Butylalkohol durchtränkt sind, wird der Alkohol durch eine Mischung von tertiärem Butylalkohol und Paraffinöl im Verhältnis 1 : 1 ersetzt. Das Paraffinöl dringt leicht in die Gewebe ein und verursacht keine Schrumpfungen. Es genügt, wenn die Objekte ein bis zwei Stunden in dieser Mischung verbleiben; nachher wird sie mit einem Paraffin (Schmelzpunkt bei 48° C), dem 1 bis 2 % Ceresin zugesetzt sind, sorgfältig überschichtet und in den Ofen zu 55° C gestellt. Das Paraffin schmilzt nun langsam und sinkt unter; deshalb steigt die Paraffinkonzentration bei den Objekten nur langsam, was Schrumpfungen vermeidet. Später wird Paraffin mit Schmelzpunkt bei 52° C ohne Ceresin zugegeben. Nach 24 Stunden sollte der gesamte Alkohol verdunstet und die Objekte zur Einbettung bereit sein, denn längeres Verbleiben im Ofen härtet die Objekte.

Gewöhnlicher Butylalkohol ist für mikrotechnische Zwecke nicht geeignet, weil er härtet. Tertiärer Butylalkohol erstarrt bei 25,4° C. Wenn die Objekte in reinem tertiärem Butylalkohol oder in der Mischung mit Paraffinöl liegen, ist die Aufbewahrung in einem Thermostaten notwendig, der nur auf 27 bis 30° C eingestellt ist, weil höhere Temperaturen dem Untersuchungsmaterial auf die Dauer schaden. Es ist zu empfehlen, die Entwässerung in Pillengläsern durchzuführen, damit kein bereits gebrauchter Alkohol wieder verwendet werden muß.

c) Schneiden und Färben

Als Schnittdicken wurden 4, 8 und 10 μ gewählt. Für die Untersuchung einzelner Zellen eignen sich die 4 μ dicken Schnitte sehr gut, während für die Darstellung der Befruchtungsvorgänge Schnittdicken von 10 μ vorzuziehen sind, da komplizierte Gebilde durch Aufteilung in viele Schnitte unübersichtlich werden.

Die für die Färbung der Kerne verwendete Eisenhaematoxilinlösung nach Heidenhain wurde nach R o m e i s (1948) § 672 b hergestellt. Die ein Jahr alte Lösung war auf zwei Flaschen mit eingeschliffenen Stopfen verteilt, die eine Flasche war ganz gefüllt, so daß sich praktisch keine Luft über der Lösung befand. Diese Lösung konnte also nicht unter Luftzutritt reifen, auch war kein Natriumjodat zur Oxydation beigegeben worden. Die Farbe der Lösung war weinrot, und sie zeigte keinerlei Trübung oder Niederschlag. Die andere Flasche von 2 Liter Inhalt war nur zur Hälfte gefüllt. Hier konnte die Lösung also unter Luftzutritt reifen, wie es in der gesamten Literatur über Färbetechnik gefordert wird. Ihre Farbe war braun, und am Grunde des Gefäßes war ein kleiner kolloidaler Niederschlag. Es war nun sehr interessant, die Färbungen der beiden Lösungen zu vergleichen.

Nach dem Entparaffinieren und Hinunterführen durch die Alkoholreihe in Wasser wurden die Schnitte in einer 5prozentigen Wasserstoffsuperoxydlösung gebleicht, denn die Osmiumsäure bewirkt eine Schwärzung der Objekte. Nachher wurde kurz in Aqua dest. ausgewaschen und die Schnitte während acht Stunden in einer 2,5prozentigen Eisenalaunlösung gebeizt. Dabei hat es sich gezeigt, daß die 10prozentige Stammlösung auch dann alle drei bis vier Tage erneuert werden muß, wenn sie in einem Stöpselglas aufbewahrt wird.

Nach gründlichem Auswaschen in Aqua dest. wurden die Schnitte in 10prozentiger Eisenhaematoxilinlösung während 14 Stunden gefärbt. Es ist im allgemeinen für die Färbung günstig, die Konzentration der Farblösung niedrig zu wählen und sie dafür länger einwirken zu lassen. In der Literatur wird meist empfohlen, die Stammlösung von Eisenhaematoxilin nur auf die Hälfte zu verdünnen, also eine 50prozentige Lösung anzuwenden.

Die Färberesultate der beiden Stammlösungen, die mit und ohne Luftzutritt aufbewahrt worden waren, waren ganz verschieden. Mit der braunen Lösung aus der zur Hälfte gefüllten Flasche konnten keine kontrastreichen Kernfärbungen erreicht werden. Die Kerne speicherten den Farbstoff ungenügend und färbten sich schwarzbraun. Plasma und Zellwände waren bräunlich und hielten diesen Farbstoff so stark zurück, daß beim Differenzieren nie klare Bilder resultierten. Schöne Färbungen konnten mit der Lösung erzielt werden, die unter Luftabschluß aufbewahrt war. Die Kerne färbten sich schwarzviolett und speicherten den Farbstoff sehr gut; einzig das Plasma der Ascogone und Trichogyne, sowie das der Zellen in den Protuberanzen färbte sich diskret graublau an. Dies ist aber für das Auffinden derartiger Gebilde in den Schnitten von großem Nutzen. Nach zwei bis drei Tagen war die 10prozentige Farblösung schwarzbraun geworden, und die Färbung befriedigte nicht mehr. Wir verwendeten die Lösungen deshalb nur einmal und stellten durch Verdünnen der Stammlösung immer wieder frische her.

Unsere Erfahrungen mit der Eisenhaematoxilinfärbung nach Heidenhain sind nicht mit den Angaben in der Literatur (Strassburger, 1923; Romeis, 1948; Schömmer, 1949) in Einklang zu bringen; überall wird gesagt, daß die verwendete Farblösung nicht weggeworfen werden soll, denn sie werde mit dem Alter immer besser. Wenn in der Farblösung Pilzwachstum einsetze, sei bloß zu filtrieren. Weiter wird angegeben, daß die Stammlösung während wenigstens vier Wochen in einer offen aufgestellten Weithalsflasche unter Luftzutritt reifen müsse. Einzig Johansen (1940) weist darauf hin, daß die Farblösung nicht mehr befriedige, wenn sie bräunlich werde und sich auf der Oberfläche ein Häutchen bilde.

4. Die Keimung der Ascosporen und die Entwicklung des Stromas

Die Ascosporen sind zweizellig, leicht apiospor, wobei die größere Zelle im Ascus oben liegt, und jede Zelle besitzt im Reifezustand acht Kerne (Abbildung 1 *a*), die sofort nach der Keimung der Sporen in die

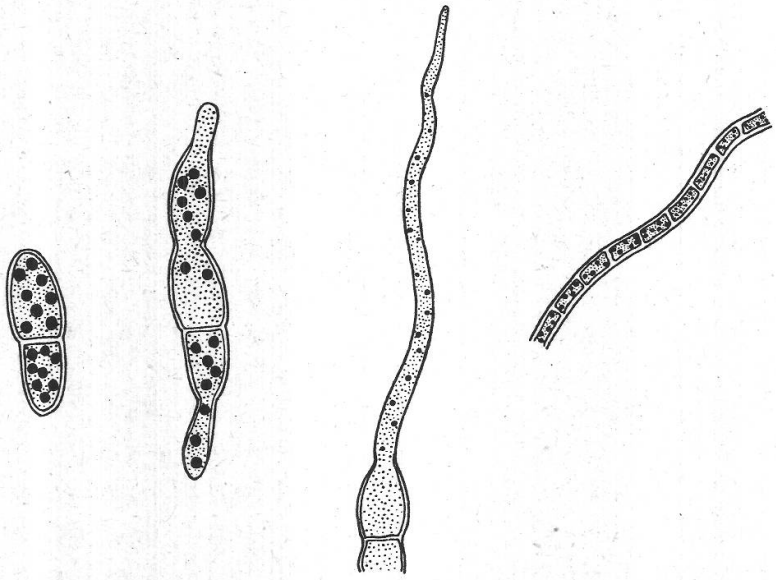


Abbildung 1
Die Keimung der Ascosporen von *Dothidella insculpta*
Erklärung im Text
Vergr. 800mal

beiden terminalen Hyphen wandern. In den jungen Hyphen setzen sofort Kernteilungen ein, und bevor die erste Querwand angelegt wird, kann die Hyphe eine Länge von 500 μ erreichen, also das Vielfache der Sporenlänge. In derartigen Hyphen haben wir oft 20 bis 50 Kerne beobachtet. Nach der Anlage der Querwände können pro Zelle 6 bis 10 Kerne gezählt werden.

Wir haben hier die interessante Tatsache, daß die septierten Hyphen eines Ascomyceten vielkernige (polyenergide, coenocytische) Zellen besitzen. Dieses Merkmal muß als primitiv gedeutet werden, erinnert es doch noch an die Phycomyceten, bei denen junges Myzel in jedem Falle

vielkernig und unseptiert ist. Bei höhern Phycomyceten, zum Beispiel *Albugo,* kann älteres Myzel septiert sein; jede Zelle ist aber coenocytisch.

Die Keimung der Ascosporen wurde in der Feuchtkammer verfolgt. Vor der Fixierung mit Flemming-Benda wurde über die Deckgläser, auf denen die Ascosporen keimten, stark verdünnte Eiweißglyzerinlösung versprüht. Bevor die Lösung vollständig eingetrocknet war, wurde dann fixiert. Das Eiweißglyzerin verhinderte dabei das Abspülen der Objekte bei den nachfolgenden Behandlungen. Die Färbung der Kerne erfolgte mit Eisenhaematoxilin nach Heidenhain (vgl. Abschnitt 3).

Die Entwicklung des Stromas studierten wir an Hand von Paraffinschnitten. Wie schon in Abschnitt 2 dargelegt wurde, erfolgt der Beginn der Stromaentwicklung schon im Frühsommer. Es folgt dann eine Ruhezeit bis in den Winter hinein. Während dieses Stillstandes im Wachstum besitzen alle Zellen an der Oberfläche des Stromas eine sehr starke, kappenförmige, dunkelbraune Verdickung der Zellwände. Eine Verdickung der Zellwände läßt sich auch 2 bis 6 Zellen tief ins Stromainnere hinein beobachten, und es können keine Verbindungen zwischen dem Plasma der verschiedenen Zellen festgestellt werden.

Nach der Ruhezeit wird das Wachstum des Stromas an einzelnen Stellen besonders stimuliert. Dabei wird die braune, äußere Kruste zerrissen, hochgestülpt, und durch die Lücke wachsen große, bis 30 Kerne enthaltende Hyphenzellen (Bilder 4 und 5, Tafel I). Dies führt zur Bildung von sogenannten Protuberanzen. Auffallend an diesen Protuberanzen sind die dicken Zellwände, die aber zahlreiche Perforationen (Tüpfel) aufweisen (vgl. Abbildung 2). Diese Verbindungen zwischen dem Plasma der Zellen sind offenbar notwendig, um den Nachschub von Nährstoffen aus den tieferen Zonen des Stromas für die intensiv einsetzende Neubildung von Zellen an der Oberfläche des pseudoparenchymatischen Stromas zu gewährleisten. Nach Lohwag (1941) wurden schon 1874 durch Brefeld in Sklerotien von *Penicillium crustaceum* Fries Tüpfel entdeckt. Aus der beigefügten Zeichnung ist ersichtlich, daß jede Zelle des Sklerotiums nur wenige solcher Verbindungen mit Nachbarzellen hat. Da Sklerotien Reservestoffe speichern, ist hier die biologische Bedeutung von Tüpfeln als Durchgangspforten einleuchtend. Bei *Dothidella insculpta* haben die Tüpfel aber noch eine andere Funktion. Wie in einem spätern Abschnitt noch darzustellen ist, wachsen die weiblichen Empfängnisorgane in diese Protuberanzen hinein — oft bis an deren Oberfläche — und beziehen aus diesen Zellen die männlichen Kerne. Nach Auflösung der schwer sichtbaren primären Wand können die Kerne leicht ins Trichogyn übertreten. Es konnten deshalb selten größere offene Verbindungen zwischen der Spitze eines weiblichen Empfängnisorgans und einer Protuberanzzelle beobachtet werden, wie sie durch die Abbildung 10 dokumentiert sind.

Die örtliche Stimulation der Stromaentwicklung, die zur Bildung der Protuberanzen führt, wird durch Sexualzellen hervorgerufen, die immer unter den Protuberanzen im Stroma zu finden sind (Bilder 4 und 5, Tafel I). Daraus folgt, daß die Protuberanzen an der Oberfläche des Stromas oft eng beisammen liegen oder auch miteinander verschmelzen, da ihre Zahl ungefähr der der später im Stroma vorhandenen Lokuli entspricht.

Die Sexualzellen sind im Stroma leicht zu erkennen, weil ihre zahlreichen Kerne das Eisenhaematoxilin stark speichern. Wenn die Kerne der umgebenden Zellen so stark differenziert sind, daß sie sich noch

Abbildung 2
Zelle mit Tüpfel im Stroma
von *Dothidella insculpta*
Vergr. 700mal

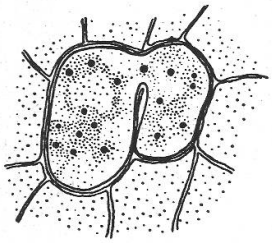


Abbildung 3
Anastomose zweier Zellen
im Stroma von *Dothidella*
insculpta. Vergr. 700mal

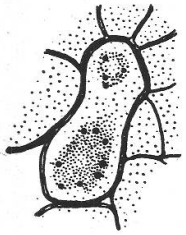


Abbildung 4
Zellteilung im Stroma von
Dothidella insculpta
Vergr. 700mal

schwach vom Plasma abheben, erscheinen die Kerne der Geschlechtszellen noch sehr kontrastreich. Ähnlich verhält sich das Plasma der Geschlechtszellen dem Farbstoff gegenüber; es fällt noch durch einen grauen Farbton auf, wenn das Plasma in den Stromazellen durch das Differenzieren längst farblos geworden ist.

In einigen Fällen haben wir — ebenfalls an der Oberfläche der Stromata — Zellen beobachtet, die miteinander fusionierten, wobei sich auch Kernübertritt feststellen ließ. Derartige Zellfusionen mit Kernmischung (Anastomosen) sind von vielen Ascomyceten und Imperfekten bekannt, und ihre Bedeutung scheint in erster Linie in ernährungsphysiologischen Verhältnissen zu liegen (Gäumann, 1945). Weitere Folgen haben wir bei unserm Pilz nicht feststellen können.

Legende zu Tafel I

Bild 1

Übersicht über ein ganzes Stroma von *Dothidella insculpta*. Vergrößerung 36mal

Bild 2

Ausschnitt aus Bild 1. Vergrößerung 120mal

Bild 3

Ascogon mit weiblichen Kernen und Trichogynzelle mit männlichen Zellen
Vergrößerung 1200mal

Bild 4

Protuberanz an der Stromaoberfläche über Geschlechtszellen im Stromainnern
Vergrößerung 800mal

Bild 5

Protuberanz in weiter fortgeschrittenem Stadium. Vergrößerung 1200mal

---

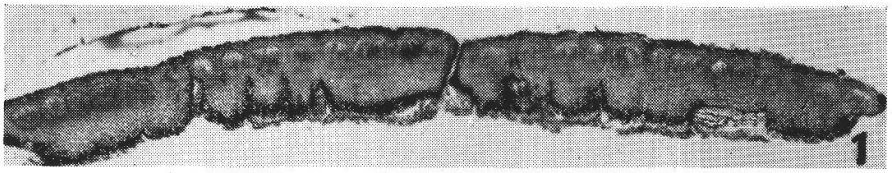
5. Die Kern- und Chromosomenverhältnisse

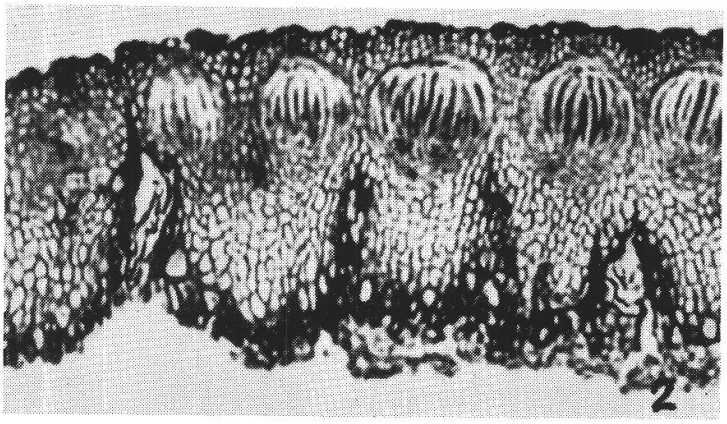
Die Stromazellen der bis heute untersuchten Ascomyceten sind einkernig; von dieser Regel weicht nun *Dothidella insculpta* ab. Bereits im vorangehenden Abschnitt über die Keimung der Ascosporen haben wir gesehen, daß jede Zelle der septierten Hyphen mehrere Kerne enthält; die gleichen Verhältnisse finden sich wieder in allen Zellen des Stromas. Überall können im Pilzgeflecht 4 bis 6, ja bis 8 Kerne pro Zelle gezählt werden, während einkernige Zellen ganz fehlen oder nur ausnahmsweise beobachtet werden (Konidienbildung). In den Protuberanzen sind Zellen mit 20 Kernen keine Seltenheit. Abbildung 4 zeigt, wie in einer solchen Zelle die Kerne vor der Anlage der Querwand verteilt werden. Im untern Teil der Zelle wurden vier Kerne abgesondert, darüber befindet sich eine leichte Einschnürung der Zellwand, die die Bildung einer Querwand andeutet. Der obere Teil der Zelle, der sich weiter entwickeln muß, wurde mit 12 Kernen bedacht.

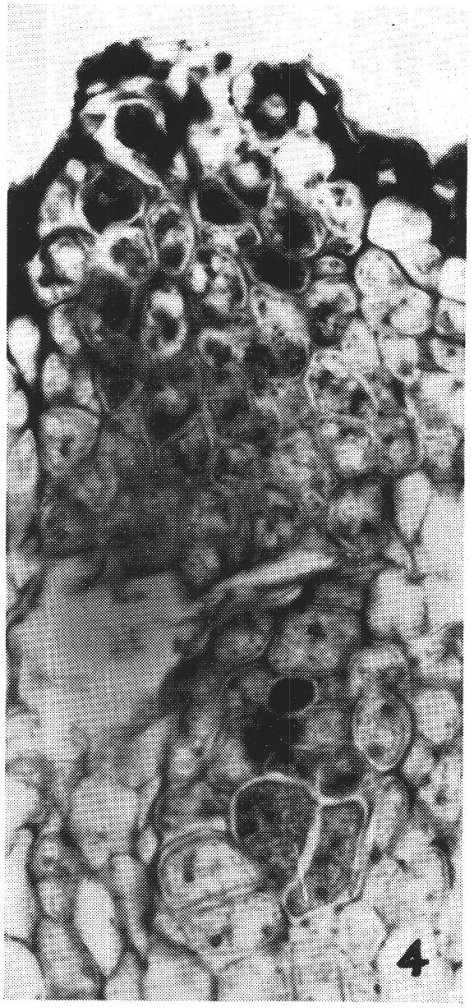
Die Zellteilung kann sich demnach bei unserm Pilz, wie dies ja auch am Beispiel der Sporenkeimung gezeigt worden ist, unabhängig von der Kernteilung vollziehen. Darin liegt insofern eine Stärke, als er imstande ist, rasch, ohne immer wieder die Querwandbildung abwarten zu müssen, Myzel zu bilden und dieses dann erst später in Zellen abzuteilen. Auch eine ungleichmäßige Verteilung bleibt ohne irgendwelche Folgen, weil alle Kerne einer Zelle ursprünglich von einem einzigen Kern abstammen und demnach gleichwertig sind (vgl. Abschnitt 8).

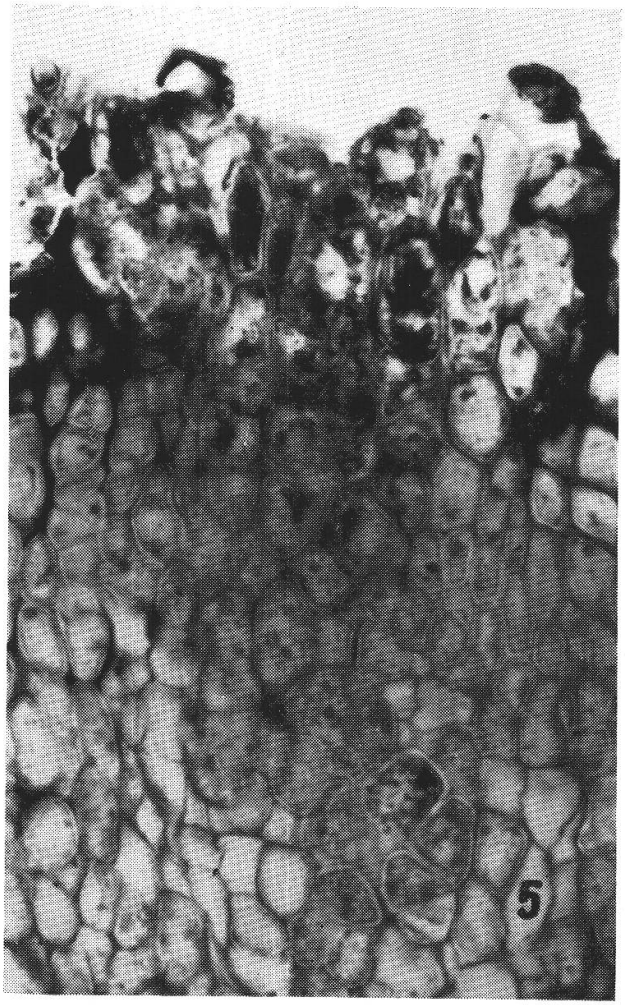
Kerne und Plasma im Innern des Stromas speichern den Farbstoff viel schwächer als dies in den Protuberanzen der Fall ist; ausgenommen sind dabei Zellen, die zum Archikarp gehören und sich stets durch graue Tönung des Plasmas und starke Färbung der Kerne abheben.

Tafel I

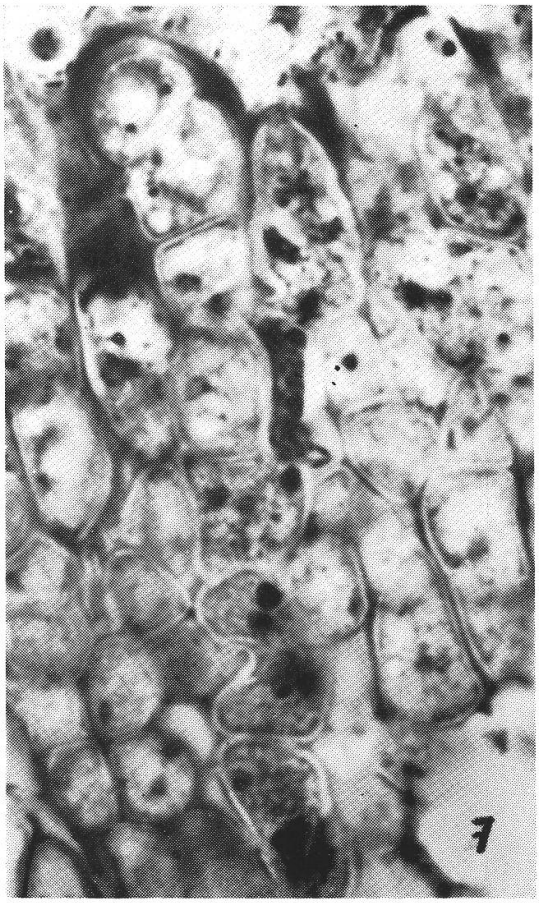


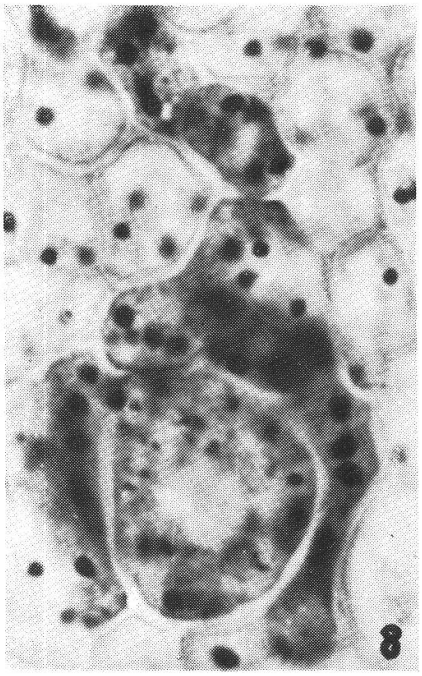


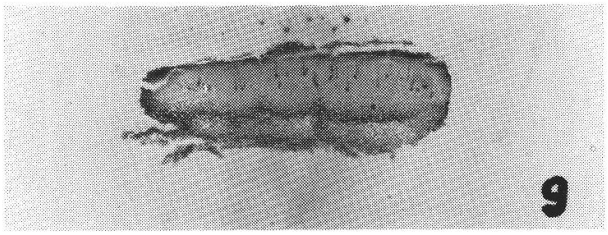


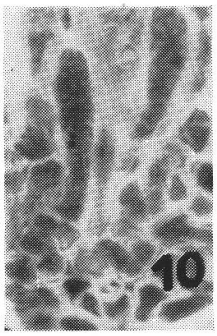


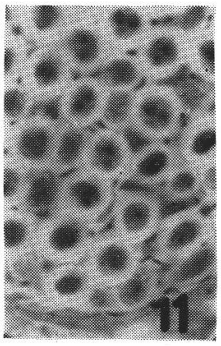
Tafel II











Legende zu Tafel II

Bild 6

Kopulationsstadium mit Ascogon, Trichogyn und Antheridium (vgl. Textabbildung 7)
Vergrößerung 1200mal

Bild 7

Kopulationsstadium mit einer Zelle an der Stromaoberfläche (vgl. Textabbildung 10)
Vergrößerung 1250mal

Bild 8

Ascogon mit Trichogyn. Fusionsstelle links oben am Ascogon (vgl. Textabbildung 9 *b*)
Vergrößerung 1200mal

Bild 9

Übersicht über ein junges Stroma mit Gruppen von Ascogonen. Vergrößerung 36mal

Bild 10

Ascus in Paarkernphase. Vergrößerung 1250mal

Bild 11

Gruppe von quergeschnittenen Asci; zwischen diesen Reste des paraphysoiden Geflechtes. Vergrößerung 300mal

---

Wir führen es auf die Kleinheit der Objekte zurück, daß wir trotz der zahlreich angeschnittenen Zellen nur wenige deutliche Teilungsphasen beobachten konnten. Immerhin gelang es uns, die Zahl der Chromosomen festzustellen: sie beträgt im haploiden Myzel 4 ($n = 4$), und zwar besitzen sie eine kurzstäbchenförmige Gestalt. Die Kerne einer Zelle teilen sich gleichzeitig (synchron).

6. Die Bildung von asexuellen Fruktifikationen

a) Die Bildung von Mikrokonidien

In vielen Stromata beobachteten wir, meist an den Enden derselben, Höhlungen, in denen kleine, stäbchenförmige, manchmal aber auch leicht gekrümmte, leicht färbbare Sporen angehäuft waren. Wir betrachten diese als Nebenfruchtform von *Dothidella insculpta*. Auf Material, das wir in Weite (Kanton St. Gallen) am 15. Juni 1949 und am 4. Juni 1950 gesammelt hatten, haben wir dieselbe Form in den Sommerstromata von *Dothidella* gefunden, weshalb die Vermutung naheliegt, daß während des ganzen Sommers die Bildung derartiger asexueller Fruktifikationen erfolgt. Die Bildung dieser Sporen geht nach folgendem Schema vor sich:

Irgendwo im Innern des Stromas beginnen sich mehrkernige, vegetative Zellen ohne Volumenvergrößerung intensiv zu teilen, wobei die relativ dicken Zellwände weitgehend aufgelöst werden und nur eine

dünne Membran bleibt. Diese Teilung geht so weit, bis ein ganzes Paket einkerniger Zellen entsteht. Die weitern Vorgänge entsprechen nun im wesentlichen den Verhältnissen bei der *Asteromella*-Nebenfruchtform von *Mycosphaerella Bolleana* (Thuem.) Speg. (Higgins, 1920). Die Kerne innerhalb jeder Zelle beginnen sich zu teilen; wir können jedenfalls Zwei- und Vierkernstadien beobachten, und jeder dieser Kerne wird nun von einem Ballen Plasma umgeben, der einen höhern Brechungsindex aufweist. Dann bildet die Zelle eine Ausstülpung, ein sogenanntes Sterigma. Durch dieses Sterigma schlüpft nun ein Kern nach dem andern mitsamt dem Plasma nach außen und umgibt sich sofort mit einer Membran. Die Konidienmutterzellen fallen zusammen, und es entsteht ein Hohlraum, in dem sich die Konidien zunächst aufhalten. Da aber ständig neue Stromazellen sich zu Konidienmutterzellen umbilden, wird die Höhlung stetig größer, bis die äußere Stromakruste durchbrochen wird und die Sporen ins Freie entlassen werden.

Trotz eifrigem Suchen haben wir keine Imperfektenart gefunden, die zu dieser Nebenfruchtform passen würde. Nach der Art der Konidienbildung ist sie am nächsten mit *Asteromella* verwandt. Doch stimmen die Gehäuse, die sich bei unserer Art in Stromata bilden und oft in eine größere Zahl von Kammern unterteilt sind, nicht mit den Pyknidien der Gattung *Asteromella* Pass. et Thuem. überein. Aus Konsequenzgründen sehen wir uns deshalb veranlaßt, eine neue Gattung aufzustellen:

Asteromellopsis nov. gen.

Stromata dothideoidea, subepidermalia vel erumpentia, e cellulis plus minusve pseudoparenchymaticis formata. Loculi primo interiores demum irregulariter erumpentes, pluripartiti. Conidia numerosissima, bacillaria, unicellulata, hyalina, recta vel leviter curvula.

Stromata dothideoid, längsgestreckt oder kissenförmig, aus einem pseudoparenchymatischen Geflecht von mehr oder weniger in Reihen angeordneten, ziemlich dickwandigen, braunen Zellen aufgebaut, im Innern mehrkammerige Höhlungen enthaltend, in denen aus kleinen, oft paketartig zusammengefaßten Zellen die meist stäbchenförmigen, hyalinen, einzelligen, geraden oder schwach gekrümmten Konidien austreten, wobei sich das von ihnen gebildete Geflecht zentrifugal auflöst.

Unsere Nebenfruchtform würden wir demnach bezeichnen als:

Asteromellopsis insculpta nov. spec.

Loculi in stromatibus sterilis Dothidellae insculptae formati, pluripartiti, primo interiores, demum erumpentes, stromata e cellulis pseudoparenchymaticis, brunneis, 15—25 μ crassis formata. Conidia bacillaria, raro leviter obovata, recta vel curvula, unicellulata, hyalina, 1,5—2 μ longa, 1 μ crassa.

Hab. in caulibus emortuis Clematis vitalbae L. — Kt. St. Gallen, Weite, 15. 6. 1949. leg. E. Müller.

Höhlungen in den sterilen Stromata von *Dothidella insculpta* entstehend, unregelmäßig in viele größere oder kleinere Kammern aufgeteilt, anfänglich vollständig im Innern, später die äußern Stromaschichten durchbrechend und unregelmäßig aufreißend. Umgebende Stromazellen regelmäßig vieleckig oder auch etwas gestreckt, 15—25 μ groß, ziemlich derbwandig, braun. Konidienmutterzellen 4—6 μ groß, regelmäßig vieleckig, manchmal in deutlichen Paketen angeordnet, hyalin, anfänglich fast den ganzen Innenraum ausfüllend, später sich

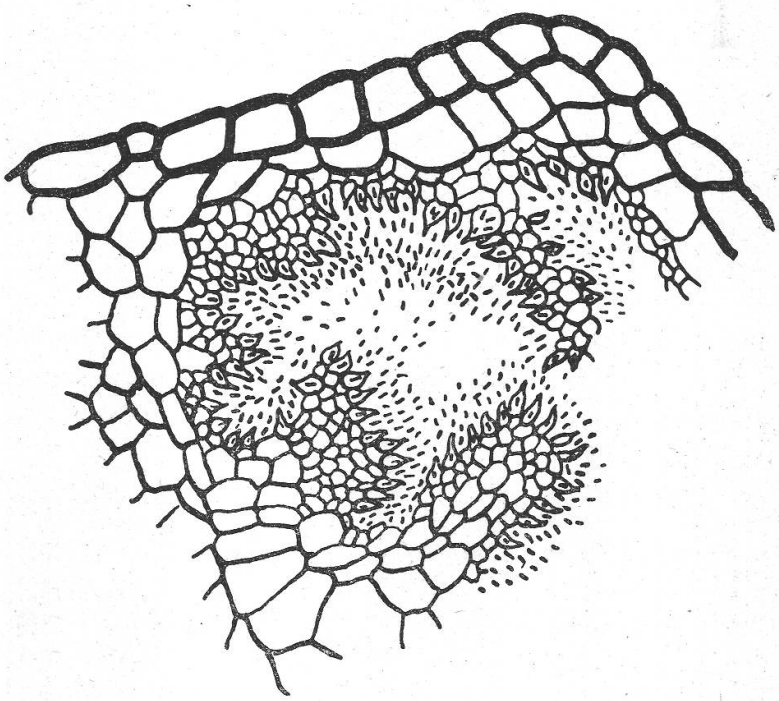


Abbildung 5
Schnitt durch eine Stromapartie mit *Asteromellopsis insculpta*. Vergr. 600mal

zentrifugal auflösend. Konidien stäbchenförmig oder seltener oblong, gerade oder schwach gekrümmt, einzellig, hyalin, 1,5—2 μ lang und 1 μ breit.

b) Die Bildung von Makrokonidien

Neben den Mikrokonidien entstehen auch — allerdings viel seltener — Makrokonidien. Wir haben schon oben auf die nach der sommerlichen Ruheperiode in der distalen Partie des Stromas einsetzende intensive Zellteilung hingewiesen, die sich auf bestimmte Abschnitte über den Geschlechtszellen konzentriert und zur Bildung von Protuberanzen führt. In Randzellen solcher Protuberanzen bilden sich die Makrokonidien. In einer derartigen Zelle gruppieren sich zum Beispiel

vier Kerne mehr oder weniger als Eckpunkte eines Rechteckes, und man erkennt eine beginnende Plasmaballung um diese Kerne (Abbildung 6 *a*). Diese Ballung wird intensiver, und es beginnen sich Sporen zu bilden (Abbildung 6 *b* und *c*). Schon innerhalb der Zelle teilt sich der einer Spore zukommende Kern (Abbildung 6 *d*), und später bricht diese dann auf und entläßt ihre Sporen. Die Kerne teilen sich nochmals, so daß zuletzt vierkernige Sporen sichtbar sind (Abbildung 6 *e* und *f*).

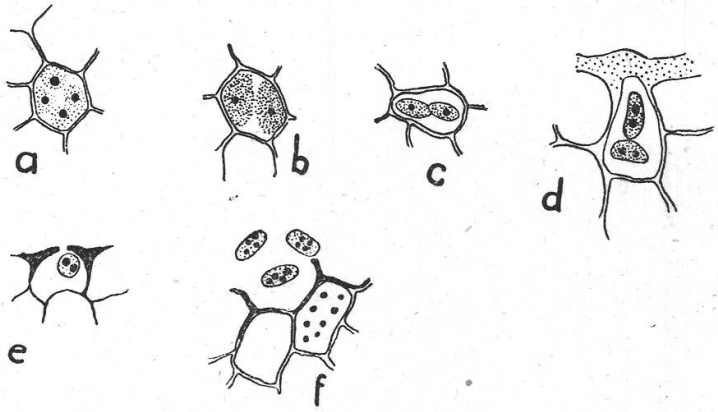


Abbildung 6
Die Bildung der Makrokonidien von *Dothidella insculpta*. Erklärung im Text. Vergr. 500mal

Über die Bedeutung dieser Sporenform sind wir uns noch nicht ganz klar; immerhin möchten wir auf die Ausführungen im nächsten Abschnitt verweisen.

7. Die Sexualverhältnisse

Die Arbeiten zur Abklärung der Sexualverhältnisse von *Pyronema confluens* (Pers.) Tul. ergaben die überraschende Tatsache, daß sozusagen jede Überprüfung der bisherigen Ergebnisse wieder total andere Resultate zeigte (Harper, 1900; Claussen, 1912; Brown, 1915; Moreau, 1930; Gwynne-Vaughan und Williamson, 1931; Raymond, 1934; Kerl, 1937; Martens, 1946). Dies ist darauf zurückzuführen, daß das Ausgangsmaterial uneinheitlich war; *Pyronema confluens* zerfällt also in verschiedene, sich in den Sexualverhältnissen anders verhaltende Biotypen. Die Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse zeigte, daß diese Unterschiede auf einer mehr oder weniger starken Rückbildung der Sexualität beruhen (Gäumann, 1949). *Pyronema confluens* ist also ein Beispiel dafür, daß das, was normalerweise bei den Ascomyceten sich in einer Reihe von morphologisch sehr weit abweichenden Arten vollzieht, sich auch innerhalb einer Gruppe von morphologisch nicht unterscheidbaren Formen abwandeln kann.

Bei *Dothidella insculpta* liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch bei dieser Art ist die Sexualität nicht auf eine einzige Möglichkeit be-

schränkt; sie kann sich vielmehr sehr verschieden manifestieren, was wir mit den folgenden Ausführungen belegen möchten:

a) Der Venturiatyp

In einem ersten Typ verhält sich *Dothidella insculpta* ähnlich wie die schon eingangs erwähnte *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. Auch bei dieser Form wird die Bildung der Schlauchfruchtform erst mit Eintritt der kälteren Jahreszeit eingeleitet, was wir für unsere betrachtete Art auf Seite 8 dargestellt haben. Nach Killian (1918) beginnt sich im Gewebe eines abgefallenen Apfelblattes eine Hyphe spiralig einzurollen. Im Innern des sich bildenden Hyphenknäuels differenziert sich dann aus den vegetativen Zellen das Archicarp, das sich zunächst durch eine Vergrößerung des Zellvolumens und durch die Vermehrung der Kerne manifestiert. (*Venturia* ist normalerweise einkernig.)

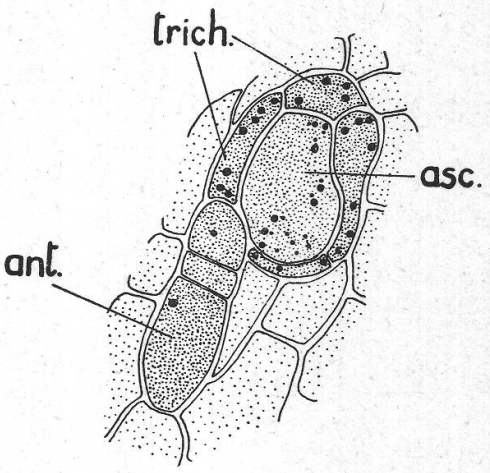


Abbildung 7
Kopulationsstadium mit Ascogon (asc.), Trichogyn (trich.) und Antheridium (ant.). Erklärung im Text. Vergr. 500mal. Vgl. auch Bild 6, Tafel II

Bei *Dothidella insculpta* verläuft die erste Phase der Fruchtkörperbildung anders. Wie wir schon in einem früheren Abschnitt dargelegt haben, bilden sich durch massive Hyphenverdichtung zunächst die Stromaanlagen aus, die während des Sommers eine Ruheperiode durchmachen. Aber auch hier werden dann Zellen im Innern des Stromas zu Geschlechtszellen umgestimmt. Solche Geschlechtszellen sind auf Bild 4, Tafel I, in der Mitte über dem untern Bildrand zu sehen. Sie sind größer als die Zellen der Umgebung, speichern den Farbstoff besser und enthalten mehr Kerne als die umliegenden Stromazellen.

Ganz ähnlich wie bei *Venturia* kann sich auch hier das Archicarp zu einem mehrzelligen Ascogon teilen. Häufiger bleibt aber das Ascogon nur einzellig und enthält dann eine große Zahl von weiblichen Kernen; wir konnten davon bis 80 zählen.

Inzwischen hat sich nun unterhalb des Ascogons eine weitere Zelle stark vergrößert. Auch in dieser ist die Zahl der Kerne wesentlich größer als in den umliegenden; aber im Gegensatz zu den kleinen, zirka

$^1/_2\,\mu$ großen Ascogonkernen (vgl. z. B. Ascogon auf Bild 4, Tafel I) sind diese um ein Mehrfaches voluminöser. Wir betrachten diese Zelle als männlichen Kopulationspartner, also als Antheridium.

Das Ascogon bildet nun ein Empfängnisorgan aus, das sich zuerst spiralig um das Ascogon windet, dann aber zum Antheridium hinführt, mit diese fusioniert und dessen Kerne zum Ascogon zurückführt (Abbildung 7 und Bild 6, Tafel II).

Im Gegensatz zu *Venturia* scheint *Dothidella insculpta* homothallisch zu sein; jedenfalls stammen beide Partner aus demselben Stroma. Der männliche Ast muß deshalb nicht wie bei der heterothallischen *Venturia inaequalis* an das Ascogon bzw. Trichogyn herankommen; er erwartet nur passiv die Vereinigung.

b) Kopulation mit Konidienmutterzellen

Die Kopulation nach dem *Venturia*typ konnten wir in nur wenigen Schnitten beobachten. Es scheint deshalb, daß dies nur noch ein Spe-

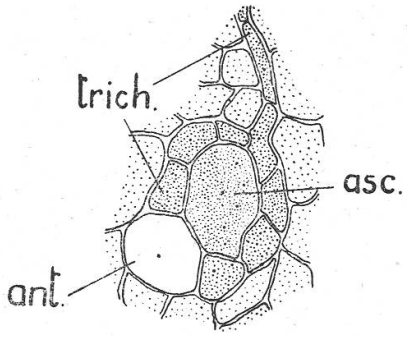


Abbildung 8
Kopulationsstadium mit Ascogon (asc.), Trichogyn (trich.) und funktionslosem Antheridium (ant.) Erklärung im Text. Vergr. 500mal

zialfall ist, der wohl als Idealtypus zu gelten hat, im übrigen aber relativ selten befolgt wird.

In Abbildung 8 erkennen wir links unter dem Ascogon eine größere Zelle, die wir in Analogie zum vorhin erwähnten Fall als Antheridium betrachten und an das sich auch entsprechend eine Trichogynzelle von oben her anlehnt. Es fehlen aber die sonst beobachteten großen Kerne gänzlich. Weder sind sie in dieser antheridiumähnlichen Zelle enthalten, noch befinden sie sich unterwegs zum Ascogon; das Antheridium muß also als funktionslos betrachtet werden, und eine Kopulation kann deshalb nicht zustande kommen. Das Trichogyn sucht deswegen anderwärts einen geeigneten Kopulationspartner zu finden, und man erkennt denn auch im betreffenden Präparat über dem Ascogon eine sich nach oben teilende Trichogynzelle.

In vielen Fällen konnten wir aber in der Nähe der Ascogone überhaupt keine Zellen mehr beobachten, die sich von den übrigen Stromazellen unterschieden und Antheridiumcharakter gezeigt hätten. Vielmehr führen die Trichogyne meist von Anfang an gegen die Stromaoberfläche.

Dabei lassen sich zwei Typen in der Ausbildung der Trichogyne unterscheiden.

Einmal kann sich, in Anlehnung an den *Venturia*-Typ, zunächst noch eine Spirale von Trichogynzellen um das Ascogon herum ausbilden, wobei der Ausgangspunkt entweder links oben (Abbildung 9 *b*) oder rechts unten (Abbildung 9 *c*) am Ascogon zu suchen ist. In den von uns beobachteten Fällen weist der weitere Verlauf in der Gegenuhrzeigerrichtung. Im erstern Fall ergibt sich dann meist eine Windung, bis das Trichogyn nach oben abschwenkt; im zweiten Fall erkennt man in der Regel eine eineinhalbfache Windung.

So ist in Abbildung 9 *b* die große mittlere Zelle ein Ascogon. Das Trichogyn beginnt, entsprechend dem einen beschriebenen Fall, links

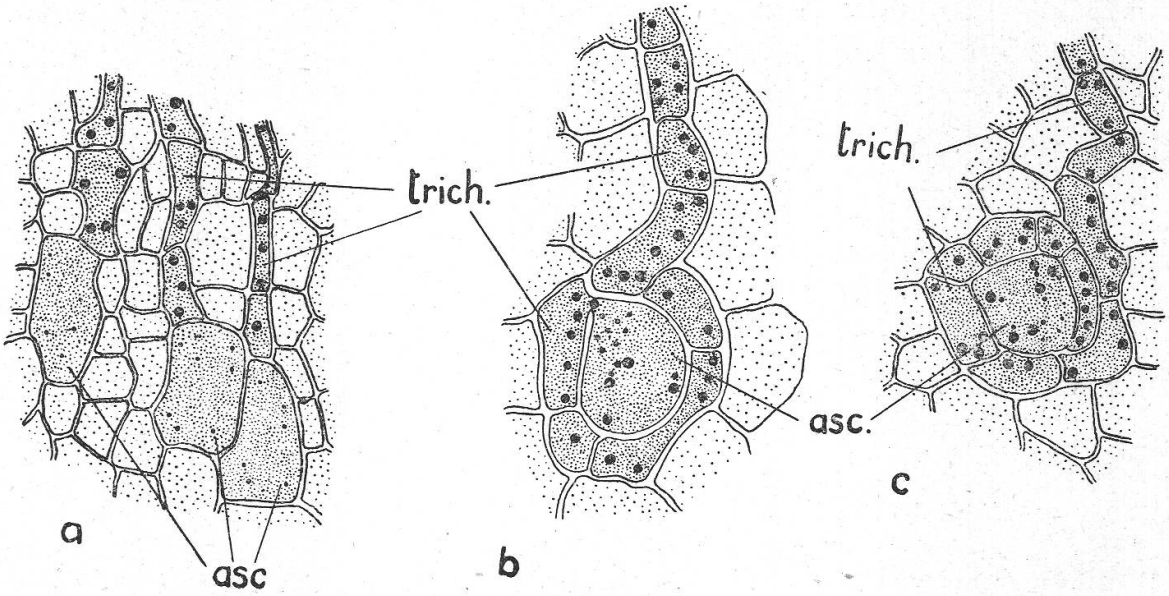


Abbildung 9
Ascogontypen. Erklärung im Text (asc. = Ascogon, trich. = Trichogyn). Vergr. 600mal

oben, und man erkennt dort eine Fusionsstelle mit dem Ascogon. Die Spirale zieht sich dann von hier aus im Gegenuhrzeigersinn um das Ascogon herum. Am Scheitel biegt es darauf nach oben (vgl. auch Bild 8, Tafel II). Der zweite Typ verzichtet auf die Spirale; das Trichogyn führt direkt vom Ascusscheitel nach oben. Bild 3, Tafel I, zeigt ein solches Ascogon, erkennbar an den vielen kleinen Kernen. Nach oben schließt sich, direkt vom Scheitel ausgehend, das Trichogyn an (in diesem Fall ist nur eine Zelle sichtbar). Es enthält viel größere, nach unserer Interpretation männliche Kerne. In Abbildung 9 *a* ist eine ganze Gruppe derartiger Ascogone gezeichnet.

Wie wir schon bei der Besprechung der Makrokonidienbildung hervorgehoben haben, entstehen diese im Innern von Protuberanzzellen. Aber auch die Trichogyne führen, mit Ausnahme der erwähnten Fälle,

immer zu derartigen Zellen, und es gelang uns auch, Kopulationsstadien zu beobachten. In Abbildung 10 *a* ist eine Trichogynzelle von unten her an eine derartige Oberflächenzelle gestoßen. In dieser erkennt man eine Anzahl männlicher Kerne, wodurch sie sich von den sie umgebenden Stromazellen deutlich unterscheidet. Mit der Abbildung 10 *b* möchten wir die darauffolgende Fusion belegen; die männlichen Kerne sind bis auf einen ins Trichogyn gewandert, und auch der letzte steht im Begriffe, seine Zelle zu verlassen. Dies läßt sich auch auf Bild 7, Tafel II, beobachten; ein männlicher Kern befindet sich direkt über der Fusionsstelle, während andere z. T. schon ziemlich weit ins Trichogyn hinunter gewandert sind.

Diese Wanderung der männlichen Kerne scheint rasch vor sich zu gehen, trotzdem die Querwände des stets vielzelligen Trichogyns nicht aufgelöst werden. Nun haben Harper (1896), Welsford (1907)

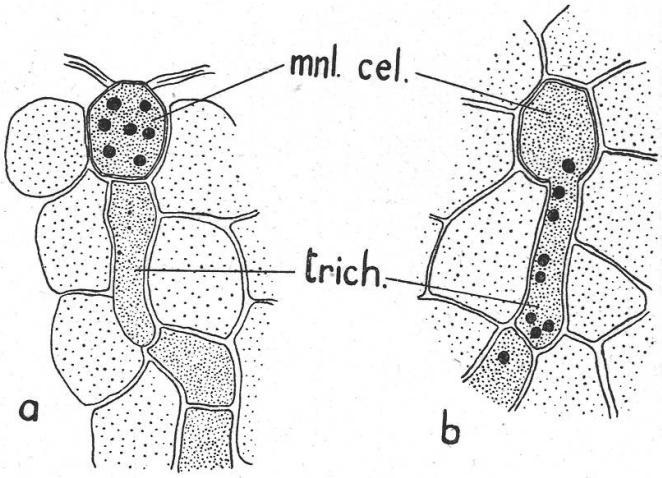


Abbildung 10
Kopulationsstadien mit einer Konidienmutterzelle. Erklärung im Text (trich. = Trichogyn, mnl. cel. = männlich determinierte Zelle). Vergr. 800mal

und Ramlow (1915) bei *Ascobolus furfuraceus* Pers. und *Ascobolus immersus* Pers. festgestellt, daß die Kerne durch Wandporen von einer Zelle in die andere wandern können. Allerdings wird dies für *Ascobolus furfuraceus* von Dangeard (1904) wiederum bestritten, aber Delitsch (1926) nimmt an — er hat, wie Ternetz (1900) und Dangeard (1904), derartige Poren auch in rein vegetativen Hyphen von *Humaria anceps*. var. *aurantiaca* Delitsch und *Lasiobolus pulcherrimus* Crouan nachgewiesen und gemessen —, daß diesen Poren neben der Funktion des Stoffaustausches auch eine Bedeutung für die Kernwanderung zukomme.

Bei unserem untersuchten Pilz haben wir in den Zellwänden von vegetativen Zellen Poren festgestellt (vgl. Seite 14), und zwar in bedeutender Zahl und Größe. Wenn es uns auch nicht gelang, derartige Zellporen in den Trichogynen nachzuweisen, weil wir auf die bei derart dünnen Querwänden unerläßliche Wandfärbung verzichtet haben, so dürfen wir deren Bestehen doch mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen. Auch bei *Dothidella insculpta* würde sich demnach die Kernwan-

derung durch das Trichogyn unter Benützung der Zellwandporen vollziehen.

Wir haben schon oben erwähnt, daß die Ascogone weibliche Kerne in großer Zahl enthalten. Die Zellen mit männlich determinierten Kernen besitzen dagegen in der Regel weniger Kerne. Die Fusion mit einer solchen Zelle würde demnach nicht genügen, für jeden weiblichen Kern einen Partner zu beschaffen. Trotzdem aber enthalten in den von uns beobachteten Fällen die Trichogyne eine so große Zahl von männlichen Kernen, daß uns der Bedarf an solchen gedeckt scheint. Das Trichogyn muß deshalb imstande sein, sich auch außerhalb der regulären, von uns beobachteten Kopulationen, männliche Kerne zu beschaffen. So haben wir in einigen Präparaten festgestellt, daß die vom Trichogyn berührten Stromazellen kernlos sind oder daß sich deren Kerne ganz in der Nähe der Trichogyne aufhalten. In einem Fall haben wir auch einen Kern in einem dem Trichogyn unmittelbar anschließenden Interzellularraum beobachtet. Es könnte diese Tatsache darauf hindeuten, daß auch diese Zellen zu männlichen Geschlechtszellen umgestimmt werden und Kerne an die Trichogyne abgeben. Ein prinzipieller Unterschied zur Kopulation mit Zellen an der Stromaoberfläche würde dabei nicht bestehen; in beiden Fällen würden vegetative Stromazellen zu männlichen Geschlechtszellen.

Die Beschaffung einer genügenden Anzahl männlicher Kerne wird auch noch mit andern Mitteln gefördert. Das Ascogon kann zum Beispiel zwei Trichogyne ausbilden (Abbildung 11 *b*), oder das Trichogyn kann sich verzweigen (Abbildung 11 *c*). Wir haben auch Trichogyne beobachtet, deren obere Enden lappig aufgeteilt sind (Abbildung 11 *d*).

Neben Stromata, in denen verhältnismäßig viele Protuberanzen gebildet werden, haben wir auch solche mit nur vereinzelten beobachtet. Dementsprechend stehen auch nur an wenigen Stellen männliche Geschlechtspartner zur Verfügung. In Abbildung 11 *a* sehen wir, wie zwei von verschiedenen Ascogonen ausgehende Trichogyne zu derselben Stelle an der Stromaoberfläche führen, um sich die notwendigen männlichen Kerne zu beschaffen.

Alle diese Kerne wandern nun zum Ascogon. Die Beobachtungen zeigen, daß der Übertritt der männlichen Kerne vom Trichogyn ins Ascogon nicht immer durch die Querwandporen erfolgt, sondern sich manchmal auch eine Fusionsstelle zwischen Ascogon und der ihr unmittelbar benachbarten Trichogynzelle zeigt. In Abbildung 9 *b* erkennt man links oben am Ascogon eine Fusionsstelle mit dem Trichogyn (vgl. auch Bild 8, Tafel II). Ein Schwarm weiblicher Kerne hält sich dabei in der Nähe der Fusionsstelle auf, und große männliche Kerne sind zum Teil schon eingewandert, andere sind eben im Begriffe, überzutreten. Dabei vereinigen sie sich mit je einem weiblichen Kern zu einem Kernpaar (Dikaryon), womit die Dikaryophase eingeleitet ist.

Ein derartiges Kernpaar hält sich zum Beispiel in Bild 8 am rechten Ascogonrand auf. Denselben Vorgang dokumentiert auch Abbildung 9 *c*. Durch das Trichogyn wandern die Kerne zunächst in die Spirale, die sich in diesem Fall eineinhalbmal um das Ascogon windet, und ergießen sich dann durch die Fusionsstelle rechts unten in das Ascogon.

Auf der Übersichtsaufnahme Bild 9, Tafel II, die einen Schnitt durch ein junges Stroma zeigt, erkennen wir deutlich, daß die Ascogone häufig in kleinen Gruppen beisammen stehen. Diese Gruppen korrespondieren mit den späteren Höhlungen, die nach einem noch zu be-

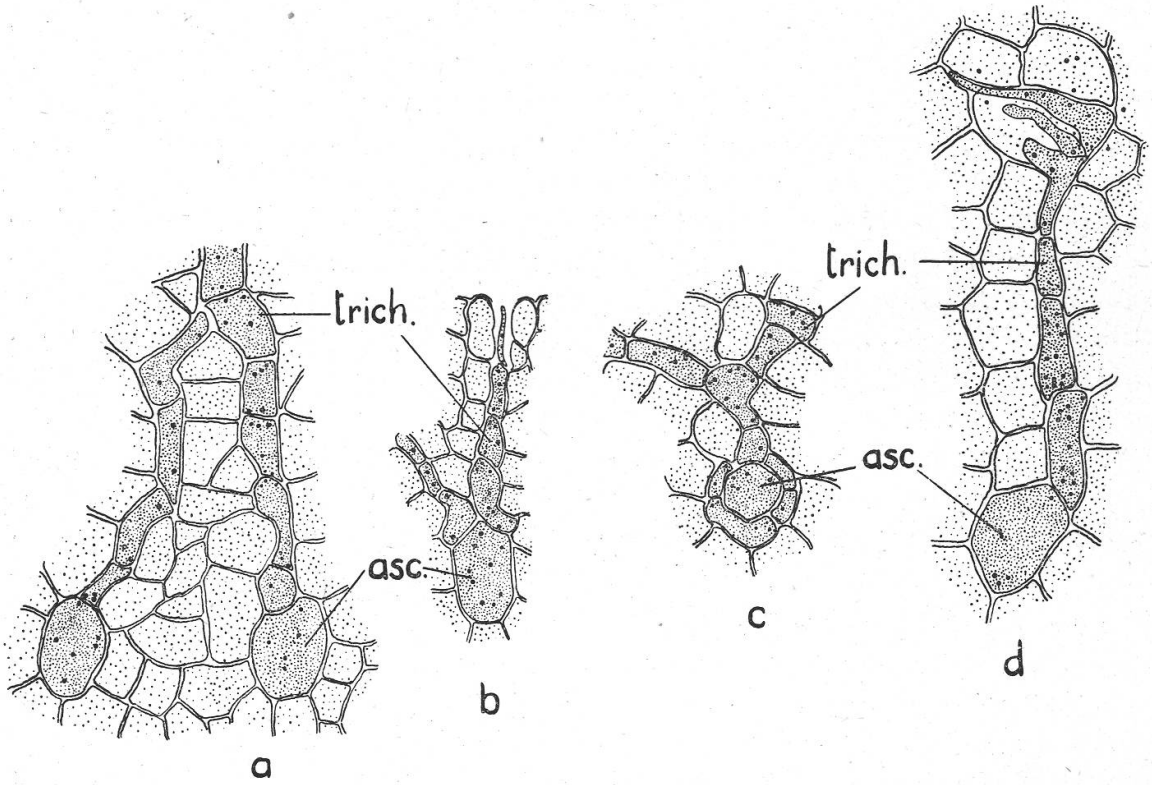


Abbildung 11
Verschiedene Trichogyntypen von *Dothidella insculpta*. Erklärung im Text (trich. = Trichogyn, asc. = Ascogon). Vergr. 400mal

sprechenden Vorgang bei der Ascusbildung entstehen. Die Asci einer Höhlung gehen demnach nicht nur aus einem, sondern aus mehreren Ascogonen hervor.

c) Spermatisierung

Unter Spermatisierung (vgl. auch S. 7) verstehen wir die Kopulation von weiblichen Zellen mit freien männlichen Zellen, die meist in Form von Konidien ausgebildet sind. Solche Konidien treten als Ersatz für die fehlenden männlichen Partner in den Dienst der Sexualität, wobei sie wie bei *Mycosphaerella tulipiferae* (Schw.) Higg. die Konidienfunktion verlieren. Bei den *Mycosphaerellaceen* sind es meist die Sporen

der *Asteromella*-Nebenfruchtform, die diese Funktion übernehmen. Die *Asteromella*-Pyknidien sind deshalb in diesen Fällen streng genommen Spermogonien (G ä u m a n n , 1949). In andern Fällen, so innerhalb der *Sphaeriales* bei *Bombardia lunata* Zckl. entstehen Spermatien als Endokonidien in sogenannten Phialiden (Z i c k l e r , 1937).

Wie wir schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnt haben, bilden sich in einzelnen Stromata nur sehr wenige Protuberanzen aus, oder es sind überhaupt nur wenige Oberflächenzellen, die sich analog zu den Protuberanzzellen stärker anfärben lassen, und in nur wenigen solchen Stromata lassen sich auch Zellen mit Makrokonidienbildung beobachten. Aber überall, wo derartige stärker anfärbbare Zellen auftreten, führen auch Trichogyne in diese Region. In einem Fall konnten wir beobachten, wie ein Trichogynende sich an eine Zelle legte, in der eben zwei deutlich erkennbare Endokonidien entstanden waren.

Neben Trichogynen, die entweder mit Konidienmutterzellen fusionieren oder die männlichen Kerne aus benachbarten Zellen innerhalb von Protuberanzen beziehen, dabei aber die Stromaoberfläche nie erreichen, lassen sich auch solche beobachten, die die Stromaoberfläche durchstoßen und manchmal weit überragen. Auf Abbildung 11 *b* erkennt man ein derartiges Trichogyn, das, eine kleine Stromalücke benützend, über das Stroma emporwächst. Das eine Trichogyn hat die Oberfläche erreicht und sogar Reste des Wirtsgewebes durchdrungen.

In allen beobachteten Fällen, in denen Trichogyne das Stroma durchstoßen hatten, wiesen sie männliche Kerne auf; die Kopulation war also schon vollzogen. Leider gelang es uns in keinem Fall, Kopulationsstadien mit Konidien, die in diesem Fall an den Trichogynen klebengeblieben sein müßten, festzustellen. Die Vermutung liegt trotzdem nahe, daß in diesen Fällen die Makrokonidien die Funktion von Spermatien übernehmen. Für diese Hypothese möchten wir folgende Überlegungen anführen:

1. Die Makrokonidienbildung wird erst eingeleitet, wenn durch die Bildung von weiblichen Geschlechtszellen im Stromainnern ein Anreiz dazu geschaffen ist.
2. Trichogyne kopulieren mit Oberflächenzellen, die mit den Zellen, in denen später Makrokonidien zur Ausbildung kommen, zweifellos identisch sind. Es müssen deshalb die Kerne in den Zellen von Protuberanzen als männlich determiniert betrachtet werden. Der oben erwähnte Fall, wonach Trichogyne auch die Kopulation mit Zellen versuchen, in denen die Makrokonidienbildung schon weit fortgeschritten ist, zeigt, daß der Schritt zur Spermatisierung jedenfalls nur noch sehr klein ist.
3. Die Makrokonidien enthalten vier Kerne, die dieselbe Größe wie die beobachteten männlichen Kerne besitzen.

4. Die Bildung von Makrokonidien beginnt erst mit Eintritt des Winters, also zu einer Zeit, in der Konidien normalerweise ihre Funktion als asexuelle Propagationsorgane nicht mehr erfüllen können.

8. Die Bildung von Ascosporen

Mit dem Übertritt männlicher Geschlechtskerne in die weibliche Geschlechtszelle ist nur ein Teil des geschlechtlichen Geschehens vollzogen. Wohl haben sich Teile des aus den männlichen Zellen stammenden Plasmas mit dem weiblichen Plasma gemischt, aber die verschieden-

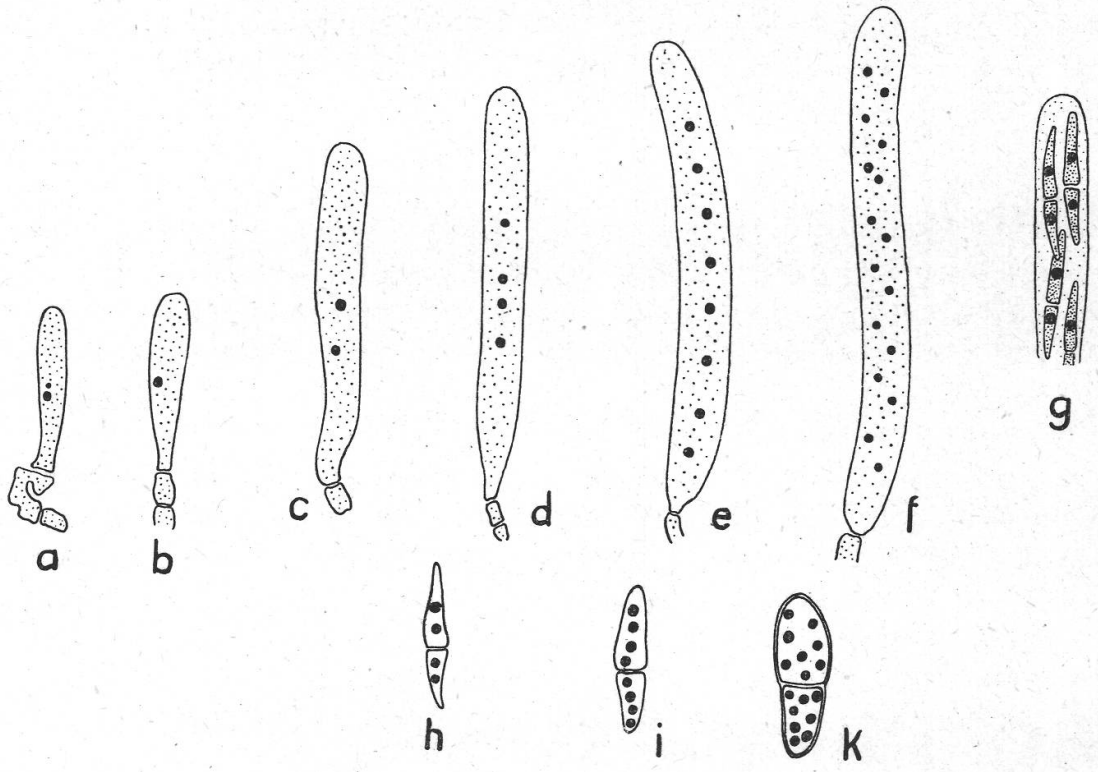


Abbildung 12
Die Bildung der Ascosporen von *Dothidella insculpta*
Erklärung im Text. Vergr. 800mal

geschlechtlichen Kerne liegen immer noch getrennt nebeneinander. Im Bereich der Ascomyceten erfolgt die Kernverschmelzung nur bei den *Protascales,* zum Beispiel bei *Dipodascus albidus* Lagh. (Juel, 1902, 1921; Dangeard, 1907; vgl. auch Gäumann, 1949), im weiblichen Gametangium (Ascogon), worauf aus diesem heraus sich direkt ein Ascus entwickelt, in den dann der diploide Kern wandert und dort die Reduktionsteilung durchmacht. Bei allen bis heute bekannt gewordenen Eu-Ascomyceten wird die Kernverschmelzung verzögert. Dabei entstehen aus dem Ascogon zunächst ascogene Hyphen und aus diesen dann Asci, in die hinein je ein Kernpaar wandert, dort kopuliert und

die Reduktionsteilung vollzieht (vgl. zum Beispiel *Venturia inaequalis*, Killian, 1917).

Bei unserm Pilz konnten wir nichts Gegenteiliges beobachten. Aus dem befruchteten Ascogon heraus entwickeln sich rasch ascogene Hyphen, die das umliegende vegetative Geflecht durchwuchern und langsam resorbieren. Man beobachtet in diesen Stadien noch häufig kollabierte Ascogone, die dann in spätern Stadien ebenfalls verschwinden.

Aus den in der Längsrichtung der Stromata verlaufenden ascogenen Hyphen zweigen nun senkrecht nach oben verlaufende, kurze Seitenäste ab, die sich hakenförmig umbiegen.

Daß auch bei *Dothidella insculpta* die Kerne erst im Ascus verschmelzen, möchten wir mit Bild 10, Tafel II, belegen, wo ein Ascus

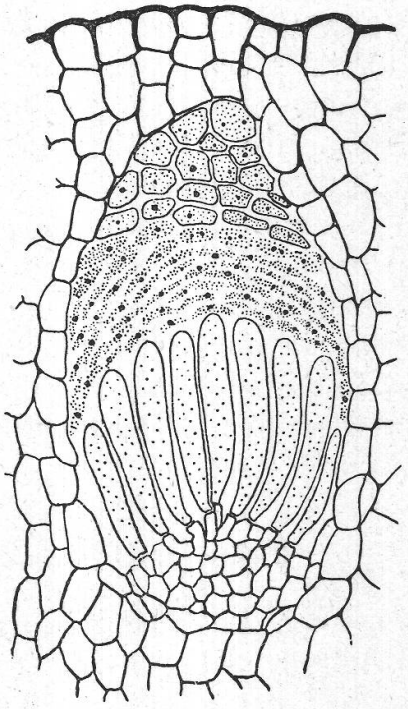


Abbildung 13
Die Entwicklung der jungen Asci von *Dothidella insculpta*
Erklärung im Text. Vergr. 500mal

noch in Dikaryophase abgebildet ist (vgl. Abbildung 12 *a*). In Abbildung 12 *b* befindet sich der junge Ascus im Einkernstadium direkt nach erfolgter Karyogamie. Nach dieser erfolgt in drei Teilungsschritten die Reduktionsteilung, über die wir keine genauen Angaben machen können. Wir beobachten so nacheinander Zwei-, Vier- und Achtkernstadien (Abbildung 12 *c*, 12 *d*, 12 *e*). Im achtkernigen Ascus erfolgt eine weitere Kernteilung; die daraus resultierenden Kernpaare entsprechen dann den spätern Sporen. Ob die freie Zellbildung, deren Resultat die Sporen sind, schon im Achtkernstadium einsetzt, die Sporen also anfänglich, wie dies in allen bekannten Fällen angenommen wird, einzellig sind oder ob die Sporenbildung erst nach dem vierten Teilungsschritt beginnt, die Sporen also von Anfang an zweizellig angelegt

werden, ist schwierig zu deuten. Aber es darf mit Sicherheit angenommen werden, daß die beiden Kerne einer Spore beim vierten Teilungsschritt aus demselben Kern hervorgegangen sind und sie in ihrem Erbgut deshalb übereinstimmen.

In den einzelnen Sporenzellen beginnen sich nun die Kerne zu teilen. Wir erkennen im Laufe dieser Entwicklung Ein-, Zwei- Vier- und Achtkernstadien (Abbildung 12 *g*, 12 *h*, 12 *i* und 12 *k*), womit die Sporenbildung abgeschlossen wird.

Während der Sporenbildung wachsen die Asci büschelweise immer mehr gegen die Stromaoberfläche hinauf. Es erhebt sich nun die Frage, was mit dem vegetativen Geflecht in diesem Bereich passiert. Auf Abbildung 13 erkennen wir in der untern Bildhälfte vordringende junge Asci. Über ihnen besteht ein nach oben schwach zugespitzter Deckel von stärker anfärbbaren Stromazellen. Die Zellwände werden in diesem Bereich zuerst stark gequollen, dann aufgelöst. Der Prozeß schreitet von unten nach oben fort, und die Plasmakörper dieser Zellen werden langsam resorbiert. Bild 11, Tafel II, zeigt dieselben Verhältnisse im Querschnitt. Zwischen den runden, zum Teil sehr dickwandigen Asci befinden sich zum Teil deformierte Zellen mit nur wenig angegriffenen Zellwänden, zum Teil aber auch schon Reste von fast vollständig aufgelösten Stromazellen. Die Kerne dieser Zellen sind bis zuletzt noch gut färbbar. Bis zur Sporenreife verschwinden sämtliche Reste des ursprünglichen vegetativen Geflechts. Ein auch die äußern Stromapartien erfassender, weitergehender Auflösungsprozeß führt dann zur Bildung eines Ostiolums und ermöglicht den Sporenaustritt.

9. Diskussion und Schlußbetrachtungen

Wenn auch *Dothidella insculpta* in Einzelheiten, zum Beispiel in der Kernzahl der vegetativen Zellen, von bisher bekanntgewordenen Entwicklungstypen abweicht, so paßt sie doch ohne weiteres in das eingangs erwähnte Schema der pseudosphaerialen Pilze, was wir durch folgende Punkte belegen möchten:

1. Die erste Phase in der Bildung der Hauptfruchtformen erfolgt rein vegetativ durch das Entstehen eines Stromageflechtes, das sich zunächst nicht mehr weiter entwickelt oder höchstens in relativ kleinen Partien beginnt, Mikrokonidien abzuschnüren.
2. Erst nach der vegetativen Phase setzt die sexuelle Phase der Stromata ein. Dabei werden vegetative Zellen zu Sexualzellen umgestimmt. Von diesem Moment an müssen wir innerhalb der Stromata vegetative und sexuelle Partien unterscheiden.
3. Nach erfolgter Kopulation bilden sich ascogene Hyphen und aus diesen Asci, die im Laufe ihrer Entwicklung — jeder für sich —

in das sie umgebende, vegetative Geflecht hineinwachsen und dessen Zellen dabei resorbieren.

So einfach es ist, auf Grund der vorliegenden Verhältnisse die betrachtete Art einer Reihe zuzuweisen, so schwierig scheint uns die Interpretation der im einzelnen vorliegenden Sexualverhältnisse, soweit sie durch diese Arbeit abgeklärt werden konnten. Wenn wir die schon einmal erwähnte *Pyronema confluens* betrachten, so sehen wir bei dieser Art eine scharfe Trennung zwischen den einzelnen Fällen, was zur Annahme von verschiedenen Rassen des Pilzes berechtigt. Bei unserm Pilz herrscht wohl innerhalb von bestimmten Stromata der eine oder andere Sexualtyp vor, in der Regel sind aber die einzelnen Typen gemischt. In zwei Punkten stimmen sie aber alle überein:

1. Alle Ascogone enthalten eine große Zahl von Kernen.
2. In den beobachteten Fällen sind zur Weiterentwicklung männliche Kerne notwendig; die Art ist also nie apomiktisch.

Wir haben ebenfalls schon früher festgestellt, daß der *Venturia*typ, bei dem verhältnismäßig große, vielkernige Antheridien gebildet werden, die den Bedarf an männlichen Kernen meist vollständig zu decken vermögen, nur selten zur Ausbildung gelangt. Statt dessen werden die männlichen Gameten ersetzt durch umgestimmte Stromazellen. Die damit verbundene Unsicherheit in der Ausbildung von Sexualorganen ist bei den Ascomyceten nicht neu, wenn sie sich auch bei keiner der bis heute bekanntgewordenen Arten derart deutlich manifestiert und bei keiner die Rückbildung der männlichen Sexualorgane so detailliert zutage tritt. Wir haben nacheinander funktionstüchtige und funktionslose Antheridien, dann umgestimmte Stroma- und Konidienmutterzellen und sogar, wenn auch nicht sicher, Makrokonidien als männliche Kopulationspartner finden können. Anderseits scheint uns im Gegensatz zu dieser Schwächung der männlichen Komponente das Hauptgewicht des Geschlechtsaktes auf dem Trichogyn zu liegen, das sich jeder Situation anzupassen vermag und dabei eine reiche morphologische Ausbildung erfährt.

Wir möchten nun unsere Ergebnisse folgendermaßen zusammenfassen:

1. *Dothidella insculpta* (Wallr.) Th. et Syd. gehört sowohl nach ihrer äußern Morphologie wie auch nach ihrer Ontogenie zur Reihe der Pseudosphaeriales.
2. Der Pilz besitzt mehrkernige Zellen, und die Kerne weisen den haploiden Chromosomensatz $n = 4$ auf.
3. Während der Entwicklung entsteht zunächst als erste Phase der Fruchtkörperbildung ein vegetatives Stromageflecht, das eine Sommerruhe durchmacht oder höchstens Mikrokonidien zur Ausbildung bringt. Wir sahen uns veranlaßt, für diese eine neue Gat-

tung, die wir als *Asteromellopsis* nov. gen. bezeichneten, aufzustellen. Entsprechend nannten wir die Art *Asteromellopsis insculpta* nov. sp.

4. An der Stromaoberfläche lassen sich relativ häufig Anastomosen in Form von Zellfusionen beobachten.
5. Die Bildung von Sexualorganen wird erst mit Eintritt der kältern Jahreszeit eingeleitet, und die sexuelle Entwicklung vollzieht sich vollständig während des Winters.
6. Während sich im Innern der Stromata Geschlechtszellen differenzieren, bilden sich an deren Oberfläche Protuberanzen von sich rege teilenden Zellen, in deren Innerem teilweise auch Makrokonidien entstehen.
7. Die weiblichen Geschlechtszellen enthalten eine große Zahl von kleinen Kernen. Sie senden ein Empfängnisorgan aus, das Trichogyn, das sich je nach dem Verhalten des männlichen Partners sehr mannigfach ausbilden kann und stets vielzellig ist.
8. Bei der Ausbildung männlicher Geschlechtszellen haben wir verschiedene Fälle beobachtet, die wir folgendermaßen deuten:
   a) *Venturia*typ mit funktionstüchtigen Antheridien;
   b) Kopulation mit Konidienmutterzellen;
   c) vermutlich Spermatisierung mit Makrokonidien.
   Diese Fälle kommen in den Stromata gemischt vor.
9. Die männlichen Kerne treten entweder durch Fusionsstellen oder durch Querwandporen in das Trichogyn über und werden von diesem dem Ascogon zugeleitet, wo sie mit weiblichen Kernen zu Paaren zusammentreten.
10. Aus dem Ascogon entstehen ascogene Hyphen und aus diesen — wahrscheinlich nach dem Hakentypus — Asci, in denen die Karyogamie erfolgt.
11. Aus dem diploiden Kern bilden sich in jedem Ascus in drei Teilungsschritten acht haploide Tochterkerne, die je einer sich bildenden Spore entsprechen. Die je zwei aus dem folgenden Teilungsschritt hervorgehenden Kerne werden auf die beiden sich schon sehr früh abzeichnenden Zellen der Spore verteilt.
12. Auch in der Spore findet in der Folge eine Kernvermehrung statt. Normalerweise enthält jede Zelle der reifen Spore acht Kerne, die bei der Keimung in den Keimschlauch hinauswandern und sich dort intensiv teilen, bevor die Querwandbildung einsetzt.
13. Während der Entwicklung wachsen die Asci in das sie umgebende Stromageflecht hinein, indem sie dessen Zellen fortschreitend resorbieren.

Summary

We have examined the development of *Dothidella insculpta* (Wallr.) Th. et Syd. which belongs to the Pseudosphaeriales. This fungus has polyenergid cells and the nuclei contain in the haploid stage four chromosomes ($n = 4$). The sexual development of *Dothidella insculpta* begins by the formation of a vegetative stroma which during summer either remains sterile or at best is able only to produce microconidia. For this imperfect stage it has been necessary to create a new genus which we call *Asteromellopsis* nov. gen. Corresponding to this we call the observed imperfect stage *Asteromellopsis insculpta.* Within the surface of the stroma we have often seen anastomosing cells.

According to our observations the formation of sexual organs begins at the commencement of the winter and the whole sexual development is completed during this season. While the sexual cells are being differentiated in the interior of the stroma, we have also perceived at the surface protuberances of intensively dividing cells, within some of which cells macroconidia are formed.

The female organs, the ascogonia contain a great number of little nuclei. They form receptive filaments (trichogynes) which vary according to reaction of the male organs. We have observed different possibilities in the formation behaviour of the male organs. We interpret them in the following ways:

a) Copulation of the trichogyne with a fertile antheridium.

b) Copulation of the trichogyne with predetermined male cells within the surface of the stroma (similar cells are able to build macroconidia).

c) Probable copulation of the trichogyne with macroconidia.

We have seen that sometimes the large male nuclei move through special perforations in the cell-walls, but we agree that they are also able to pass through pores of the cell-walls. They migrate through the trichogynes to the ascogon where each of them pairs with a female nucleus but without fusing.

From the fertilized ascogonium ascogenous hyphae grow, which form the asci. Within the ascus caryogamy takes place. The diploid nucleus then divides by three phases to give eight haploid nuclei. Following this we observed a further division in each haploid nucleus and both the two resulting nuclei go to different cells of the same ascospore. Within the ascospore cell a multiplication of the nucleus takes place so that usually each cell of the mature ascospore contains eight nuclei. These migrate to the hyphae during germination, where they begin to divide intensively before the septa are built.

Literaturverzeichnis

Brefeld, O., 1874. Untersuchungen über Schimmelpilze, **2,** 1—98.

Brown, W. H., 1915. Amer. Journ. Bot., **2,** 289—298.

Dangeard, P. A., 1904—1907. Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, **9,** 10e série.

Davis, J. J., 1926. Notes on parasitic fungi in Wisconsin, XII, XIII, XIV. Transact. Wisc. Acad. of sciences, arts and letters, **22.**

Delitsch, H., 1926. Zur Entwicklungsgeschichte der coprophilen Ascomyceten. Inaug.-Diss., Leipzig.

Fraser, L., 1935. An Investigation of the Sooty Moulds of New South Wales. III, Linnean soc. of New S. Wales, **9,** parts 1/2.

Fries, E., 1818. Systema mycologicum I.

Gäumann, E., 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena.

— 1940. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Zeitschr. für Botanik, **35.**

— 1945. Pflanzliche Infektionslehre. Basel.

— 1949. Die Pilze. Basel.

Gwynne-Vaughan, H. C. J., and Williamson, H. S. 1931. Ann. Bot., **44.**

Harper, R. A., 1896. Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., **29.**

— 1900. Sexual Reproduction in *Pyronema confluens.* Ann. of Bot., **14.**

Higgins, B. B., 1920. Americ. Journ. of Botany, **7,** 435—444.

— 1936. l. c., **23,** 598—602.

Jenkins, W. A., 1930. Phytopathology, **20,** 329—337.

Johansen, D. A., 1940. Plant Microtechnique. New York and London, 523 S.

Juel, H. O., 1902. Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus.* Flora, **41.**

Kerl, I., 1937. Zeitschr. f. Botanik, **31,** 129—174.

Killian, Ch., 1917. Über die Sexualität von *Venturia inaequalis* (Cooke). Zeitschr. f. Bot., **9.**

— 1920. Sur le développement du *Dothidella ulmi.* Revue générale de botanique.

— 1920. La sexualité des ascomycètes. Bulletin biol. de France et de la Belgique, **54.**

Kisser, J., 1932. Die botanisch-mikrotechnischen Schneidemethoden. In Abderhalden, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Teil 4, Heft 3/4, 391—738, Wien.

Lohwag, H., 1941. Anatomie der *Asco-* und *Basidiomyceten* in Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie, 2. Abt., 3. Teilband, 340. Berlin.

Martens, P., 1946. La Cellule, **50,** 125—310.

Moreau, F., 1930. Rev. gén. de botanique, **42,** 65—98.

Petrak, F., 1923. Mykologische Notizen, V. Ann. myc., **21.**

Ramlow, G., 1915. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ascoboleen. Myk. Centralbl., **5,** 177—185.

Raymond, J.-R., 1934. Le Botaniste, **26,** 371—537.

Romeis, B., 1948. Mikroskopische Technik. München. 695 S.

Saccardo, P. A., 1883. Sylloge Fungorum, **2.**

Spegazzini, C., 1880. Fungi Argent. Pugill., I. Anhang.

Schömmer, F., 1949. Kryptogamen-Praktikum. Stuttgart. 492 S.

Straßburger-Koernicke, 1923. Botanisches Praktikum. Jena. 7. Aufl. 883 S.

Ternetz, C., 1900. Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus.* Jahrb. f. wiss. Bot., **35,** 273—309.

Theißen, F., und Sydow, H., 1915. Die *Dothideales.* Ann. myc., **13.**

Welsford, E. I., 1907. Fertilisation in *Ascobolus furfuraceus.* New. Phyt. **6,** 156 bis 161.

Winter, G., 1887. Die Pilze Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. 2. Abt. In Rabenhorsts Krypt.-Flora. Leipzig.

Wolf, F. A., 1935. Morphology of *Polythrincium,* Causing Soothy Blotch of Clover. Mycologia, **27,** 58.

Zickler, H., 1937. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **55,** 114—119.