

# Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*.

I. Fortsetzung.<sup>1)</sup>

Die cytologischen Verhältnisse  
bei *Synchytrium Taraxaci* de By. et Wor.

Von

Dr. **Walther Rytz**, P.-D.,

Konservator der Bot. Sammlungen an der Universität Bern.

Mit Tafel II bis IV.

Die morphologische und biologische Untersuchung der so formenreichen Gattung *Synchytrium* hat im Jahre 1865 mit dem *Taraxacum*-Parasiten *S. Taraxaci* de By. et Wor. begonnen. Diese Spezies wurde in der Folge wiederholt zu wissenschaftlichen Untersuchungen herangezogen und darf als eine der bestbekanntesten Arten dieser Gattung gelten. Trotzdem sind bis heute mehrere Lücken, z. B. in der Cytologie dieses Pilzes, unausgefüllt geblieben. Eingehende Studien an einer ganzen Anzahl von Vertretern der Gattung *Synchytrium* und eine sorgfältige Untersuchung des *Taraxacum*-Pilzes selber ließen mich aber erkennen, daß unter den bisher gewonnenen Resultaten mehrere einer genaueren Nachprüfung nicht standhalten können. Ich hoffe nun, durch meine Ausführungen nicht nur unsere Kenntnisse über die Cytologie von *Synchytrium Taraxaci* erweitern, sondern in gewissen Punkten auch berichtigen zu können. Bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen zu sprechen komme, soll eine historische Darstellung der Zellforschung beim *Taraxacum*-Pilz, und dann der Gattung *Synchytrium* überhaupt, vorausgeschickt werden. Auch damit hoffe ich einige Lücken ausfüllen und frühere Darstellungen in gewissen Punkten berichtigen zu können.

---

<sup>1)</sup> Rytz, Walther. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*.  
Centralbl. f. Bakt. 2. Abt. 18, 1917 (635—655, 799—825). 1 Taf. u. Textfigg.

## A. Die Cytologie von *Synchytrium Taraxaci* nach Dangeard, Rosen, Harper, Löwenthal, Bally.

Zum ersten Male ist *Synchytrium Taraxaci* durch D a n g e a r d (1889, 1890) cytologisch untersucht worden. Er fand, daß die Zoosporen dieses Pilzes nur einen einzigen Kern besitzen. Derselbe weist einen deutlichen Nucleolus auf. Nach der Infektion vergrößert sich die junge *Synchytrium*-Zelle, ebenso der Kern in ihrer Mitte, und wenn der Pilz einen Durchmesser von  $94 \mu$  erreicht hat, beträgt jener des Kernes  $14 \mu$ , des Nucleolus  $8 \mu$ . Der Kern wird begrenzt von einer sehr scharf gegen das Plasma abgesetzten, oft etwas körnigen Membran. Der zentral gelegene Nucleolus ist kugelig, körnig und färbt sich intensiv. Es beginnt nun eine lebhafteste Zweiteilung des Kernes. Dieselbe ist eine direkte und besteht in einer Einschnürung: Der Nucleolus verbreitert sich und trennt sich in zwei, darauf schnürt sich die Kernwand zwischen beiden Hälften ein und isoliert dieselben. Die ersten Tochterkerne sind noch sehr groß, häufig sind sie ellipsoidisch. Der Nucleolus ist stets chromatinreich und liegt der Kernwandung an, die deutlich doppelt konturiert erscheint. Die Teilung schreitet in den verschiedenen Zellen ungleich rasch vorwärts, deshalb trifft man öfters in derselben Zelle Kerne der verschiedensten Größen, mitunter bleiben sie auch oberflächlich gruppiert. Die Endprodukte der Kernteilungen — 100 bis 200 Zellkerne — besitzen einen Durchmesser von  $3-4 \mu$ ; ihr Nucleolus ist auf einen Punkt reduziert. Durch simultane Zerklüftung des Plasmas in große, polyedrische Portionen werden jetzt die Sporangien gebildet, die eine große Zahl von nur schwer sichtbaren Kernen einschließen. Die Zoosporenbildung konnte D a n g e a r d nicht genau verfolgen; er bemerkte nur, daß ihre Zahl jener der Kerne entspricht.

Außer diesen sogenannten Sommersori bildet der Pilz aber noch Cysten, die sich durch ihre dicke Membran von den Sporangiosori (Sommersori) unterscheiden. Ihre Entwicklung erfolgt — soweit sie verfolgt werden konnte — in der gleichen Weise wie die der eben beschriebenen Sommersori.

Aber nicht immer geht die Kernteilung amitotisch vor sich; D a n g e a r d konnte auch karyokinetische Stadien beobachten: Im Plasma fand er 6—7 halbmondförmige Chromatinstäbchen, ein Nucleolus fehlt, ebenso eine Kernmembran; ferner konnte er eine spindelartige Struktur wahrnehmen und feststellen, daß die Tochterkerne in ihrer Struktur den Mutterkernen gleichen.

Als ein Zeichen von Nahrungsmangel gelten D a n g e a r d jene Kernbilder, bei denen der Nucleolus zu verschwinden droht, während das Chromatin noch einige Zeit als kleine Stäbchen in geringer Zahl erhalten bleibt, bis auch diese Stäbchen sich auflösen und der Kern nur noch als einfaches Bläschen sichtbar ist.

Im Jahre 1893 veröffentlichte Felix Rosen seine Resultate der cytologischen Untersuchung unseres Pilzes. In den

ausgewachsenen Pilzzellen fand er einen Kern von bis zu 14  $\mu$  Durchmesser. Der Nucleolus ist sehr groß, mit deutlichen Vakuolen. Das Chromatin bildet ein Gerüstwerk von derben Strängen mit unregelmäßigen Verzweigungen und lokalen Anschwellungen. Oft setzen schon vor Erreichen der definitiven Größe Kernteilungen ein: Der Kern streckt sich etwas, der Nucleolus schnürt sich durch, dasselbe geschieht darauf auch beim Kern. Die Chromatinstäbchen liegen nicht symmetrisch in den beiden Kernhälften. Die Tochterkerne bleiben noch einige Zeit dicht nebeneinander; mitunter liegt „eine Anzahl von Kernen verschiedener Größe in dichten Haufen, eine blasig-schaumige Masse bildend“. Diese direkte Teilungsart ist für die Anfangsstadien die ausschließliche; es entstehen so immer kleinere, aber auch stets chromatinreicher werdende Kerne. Zuletzt verschwinden die Nucleolen und die sehr kleinen Kerne vollziehen nun ihre Teilungen mitotisch (Bildung einer Äquatorialplatte, Andeutung von Spindelfasern). Die Schwärmsporen besitzen Kerne mit stark zusammengezogenem Chromatin.

Die Darstellung von R. A. Harper (1899), die übrigens zur Hauptsache *Synchytrium decipiens* betrifft, beschränkt sich fast ausschließlich auf die Bildung der Sporangien und Zoosporen. Es gelang ihm der Nachweis, daß dabei das Protoplasma des vielkernigen jungen Sorus von der Peripherie nach innen, ähnlich wie bei der Furchung tierischer Eizellen, segmentiert wird.

Mit den Kernverhältnissen von *Synchytrium Taraxaci* befaßt sich des weiteren eine Arbeit von Waldemar Löwenthal (1905). Dieser Forscher zog auch die Art und Weise der Beeinflussung der Wirtspflanze durch den Pilz in den Kreis seiner Untersuchung, gemäß dem Zweck der Arbeit: zu prüfen, ob wirklich *Synchytrium*-Arten oder überhaupt *Chytridineen* als Krebserreger in Frage kommen. Er konstatierte, in Bestätigung einer Beobachtung Lüdiss (1901—1902), daß die Bildung der „Warze“ meist nach der Tiefe erfolgt. „Eine Wucherung und Vergrößerung der umgebenden Zellen findet nicht statt.“ — Die Kerne wurden vorwiegend in mehrkernigen Stadien untersucht; über den Teilungsmodus konnte er keine sichere Beobachtung beibringen. In 1—2  $\mu$  großen Kernen zeigten sich bipolare Verdickungen der Membran; ein besonderer Kerninhalt war nicht nachweisbar, insbesondere kein Binnenkörper. Analoge Strukturen sah Löwenthal auch bei Kernen der Schwärmer.

Schließlich kommen wir noch auf die neueste und zugleich eingehendste cytologische Arbeit über *Synchytrium Taraxaci* zu sprechen; sie stammt von W. Bally (1911). Die jüngsten Stadien des Pilzes, die Bally untersucht hat, stellen fast ausgewachsene, große, einkernige Zellen dar. Im Kerninhalt unterscheidet er einen primären und zahlreiche sekundäre Nucleolen, die ihre Entstehung dem primären verdanken: Dieser weist nämlich eine zunehmende Vakuolisierung auf, zurückzuführen auf das ausgeschiedene Chromatinmaterial, welches durch den Kernraum und die Kernmembran hinauswandert ins Cytoplasma, dort —

umgeben von einer Vakuole — mit einer neuen Membran versehen und in solcher Weise zu einem Sekundärkern wird. Bally konnte diesen Prozeß der Entstehung der Sekundärkerne zwar nicht selber beobachten; er lehnt sich an die Darstellung von Griggs bei *Synchytrium decipiens*. Eine solche Kernbildungsart böte eine Erklärung für das häufig beobachtete Vorkommen ungleichgroßer Kerne in derselben Zelle, doch kommen noch andere Möglichkeiten in Betracht: „1. Es könnten einzelne Kerne in ihren Teilungen gegenüber der großen Mehrzahl zurückgeblieben sein. 2. Es könnten Kerne, die sich bereits geteilt hatten, wieder verschmelzen.“

Diese amitotische Teilungsart sieht Bally bei *S. Taraxaci* als gelegentlich vorkommende Ausnahme an, da ihm karyokinetische Bilder häufiger entgegentraten. Zwar gelang es ihm auch nicht, eine Teilung des ersten (Primär-)Kernes zu beobachten. Erst von den 8—16 kernigen Stadien an fanden sich Mitosen. Die Prophase ist gekennzeichnet durch das Überhandnehmen von Chromatinteilen in der Kernhöhle, während gleichzeitig der Nucleolus immer stärker vakuolisiert wird. Er wird in der Folge ausgestoßen und bleibt während der nachfolgenden Phasen außerhalb der Kernmembran. Der größte Teil der Chromatinkörner verschwindet, der Rest gruppiert sich an inzwischen intranucleär aufgetretenen Spindelfasern. Währenddem wird die Kernmembran aufgelöst, doch bleibt noch lange ein heller Hof um die Spindel bestehen. Nun rücken die Chromatinkörner zusammen und bilden die eigentlichen Chromosomen, die schließlich in der Zahl 4 vorhanden sind. Eigenartig ist das Verhalten des Nucleolus, der von der Metaphase ab nur noch als unregelmäßiger Ring sichtbar ist, als ob er ganz entleert worden wäre. In der Anaphase streckt sich die Spindel sehr stark; in der Telophase ist sie schließlich nur noch als langer, dünner Faden wahrnehmbar, bis auch dieser verschwindet. Polstrahlungen (Astrosphaeren) konnten keine beobachtet werden. Das gesamte Chromatin verwandelt sich zum Nucleolus des Tochterkernes; bald beginnen sich aber auch hier wieder sekundäre Nucleolen abzuspalten. Die Kernteilungen schreiten nun fort und daneben beginnt die Zerklüftung der Pilzzelle zum Sporangiosorus, noch bevor die Kernteilungen abgeschlossen sind. Ein Merkmal kennzeichnet diese letzten Teilungen innerhalb der Sporangien gegenüber jenen im unzerklüfteten Sorus: der Nucleolus wird hier bei der Bildung der Chromosomen vollständig aufgebraucht. Weiter schildert Bally noch einen eigenartigen Fall im Verhalten des Nucleolus während der Prophase: Als Vorbereitung zur Bildung der Chromosomen und der Spindelfigur zeigt der Nucleolus nämlich eigenartige Lappungen.

Bezüglich des Einflusses, den der Pilz auf die Wirtspflanze ausübt, kommt Bally zu der Ansicht, daß für *Synchytrium Taraxaci* derselbe Modus gilt, den Kusano für *S. Puerariae* feststellen konnte, nämlich daß in der Regel nicht Epidermiszellen, sondern subepidermale Zellen infiziert werden, indem die

Schwärmsporen durch die Spaltöffnungen eindringen und von der Atemhöhle aus in die Zellen der Wirtspflanze gelangen. Der Umstand, daß solche Zellen dann hauptsächlich in der Richtung der Spaltöffnung sich ausdehnen und diese wohl gar zum Auseinanderweichen bringen, kann den Anschein erwecken, als ob es sich tatsächlich um Epidermiszellen handle. Bally fügt aufrichtigerweise hinzu: „Es fehlt mir für diese Behauptung allerdings das nötige Beweismaterial.“ Noch eine andere Beobachtung, die Kusano an *S. Puerariae* machte, glaubt Bally auf *S. Taraxaci* übertragen zu können, nämlich „daß die Membranen, die infizierte Zellen umgeben, durch ein vom Pilz abgegebenes Enzym aufgelöst werden und daß so Symplasten entstehen“.

Ich übergebe hier die Arbeit von Gertrud Tobler-Wolff, die ebenfalls unsern *Taraxacum*-Pilz cytologisch untersucht hat (p. 148, Fußnote); doch geht aus ihrer zusammenfassenden Darstellung nicht deutlich hervor, in welchen Punkten sie sich auf eigene Resultate stützt.

## B. Die Cytologie anderer *Synchytrium*-Arten mit Bezug auf die Ergebnisse bei *S. Taraxaci*.

Zum besseren Verständnis einer Beobachtung wird man stets nach analogen Vorkommnissen Umschau halten. Auch in unserm Falle dürfte es vorteilhaft sein, das Verhalten der Kerne bei andern *Synchytrium*-Arten zu kontrollieren, sei es zur Sicherstellung und bessern Erklärung dessen, was die Untersuchung beim *Taraxacum*-Pilz ergeben hat, sei es zur Ausfüllung von Lücken durch Analogieschlüsse. Es sollen hier deshalb besonders diejenigen Punkte zur Besprechung herangezogen werden, die zur Vervollständigung unserer Kenntnisse über die Cytologie von *S. Taraxaci* von Nutzen sein werden. Es wird demnach angezeigt sein, auf die Lücken und Unklarheiten in den oben dargestellten Untersuchungsergebnissen kurz hinzuweisen.

Zunächst muß die Verschiedenheit auffallen, mit der die einzelnen Beobachter die Frage nach der Teilungsart des Primärkernes beantworten; diese Frage hat um so größeres Interesse, als der Primärkern eine außergewöhnliche Größe besitzt. So verschieden die Antworten auch lauten — die einen nehmen Amitose, die andern Mitose als hauptsächlichste Teilungsart an —, so leicht gelingt eine Überbrückung der scheinbaren Kluft durch die Überlegung, daß möglicherweise abnormale Verhältnisse im einen oder andern Falle vorgelegen haben. Die erste Frage, die von uns zu beantworten sein wird, lautet demnach: Welche Rolle spielt die Amitose in der Entwicklungsgeschichte von *Synchytrium*?

Mit dem Kernteilungsproblem bei *Synchytrium*-Arten (außer *S. Taraxaci*) haben sich eingehend abgegeben außer den schon erwähnten Forschern F.-L. und A.-Ch. Stevens (*S. decipiens*,

*fulgens, papillatum*), Robert F. Griggs (*S. decipiens*), S. Kusano (*S. decipiens* und *Puerariae*), John Percival (*S. endobioticum*<sup>1</sup>), v. Guttenberg (*S. Mercurialis, Anemones, anomalum*) u. a. Aus ihren Darstellungen seien die wesentlichsten Punkte hervorgehoben.

Für die *Synchytrium*-Forschung stellte die Entdeckung der Mitose des Primärkernes durch Stevens seit langem die bedeutendste Errungenschaft dar. Diese Beobachtung erfuhr dann durch Kusano ihre Bestätigung sowohl für *S. decipiens* als für *S. Puerariae*. Damit war natürlich noch nicht erwiesen, daß nun bei allen *Synchytrium*-Kernen und in allen Entwicklungsstadien die Teilungen stetsfort mitotisch verlaufen. Schon Stevens hat in seiner zweiten *Synchytrium*-Arbeit Kernbilder dargestellt, die völlig atypisch waren, ohne jede Parallele in der Cytologie, sowohl der pflanzlichen als der tierischen. Stevens dachte bereits an Abnormitäten; dagegen sprach aber die Häufigkeit solcher Strukturen. Gerade dieser letztangeführte Grund bewog Stevens zur Annahme einer zweiten Teilungsart neben der typischen Mitose, einer Teilung, die offenbar in einem Zerbrechen des Kernes zu bestehen schien. Eine bestimmte Deutung wird aber nicht gegeben: „Their significance is as yet problematic.“ Sein Schüler Griggs unternahm es dann, diesen rätselhaften Strukturen auf den Grund zu gehen. Er kommt dabei zum Schluß, daß die zahlreichen sonderbaren Kernbilder meistens einer bestimmten Irregularitätsperiode entstammen, die sich unmittelbar an die mitotisch verlaufende Teilung des Primärkernes anschließt. In diesem Entwicklungsabschnitt ist die direkte Teilung (Amitose) der Kerne häufiger als die Mitose. Sie spielt sich in der Regel auf zwei Arten ab:

1. Die Kern-Knospe (nuclear gemmation). Der Nucleolus (Binnenkörper, Karyosom p. p.) des Elterkernes sendet wiederholt kleine Teilchen aus, die durch die Kernwand ins Plasma austreten, sich dort mit einer Vakuole umgeben und von einer Membran umschlossen werden; sie sind zu selbständigen, kleinen Kernen geworden.
2. Die Kern-Spaltung (Heteroschizis). Die Membran des Elterkernes löst sich auf; das Karyosom zerklüftet sich in eine Anzahl Teile, von denen jeder zu einem neuen Kern wird (Morula-artige Gruppen).

Die derart entstandenen Kerne gehen später wieder zur mitotischen Teilung über und liefern Tochterkerne, die bezüglich Chromosomenzahl sich wie der Primärkern verhalten (konstant 4 Chromosomen) trotz der voraufgegangenen Amitosen. Aus diesem Grunde kommt Griggs dazu, die Lehre von der Individualität der Chromosomen überhaupt zu verwerfen.

Aus den Ergebnissen von Kusanos Untersuchung sei hervorgehoben, daß dieser Forscher den primären Nucleolus als

<sup>1</sup>) Ist auch von Bally untersucht worden.

das morphologische Zentrum des Kernes ansieht, indem aus ihm sowohl die Chromatin-, als auch die Lininsubstanz hervorgeht. Tochterchromosomen zusammen mit Resten von Spindelfasern liefern ihrerseits wieder die neuen Nucleolen. Hier stellt sich K u s a n o also in Gegensatz zu B a l l y, der bei *S. Taraxaci* wenigstens für die Teilungen vor der Zerklüftung des Plasmas die Kontinuität des Nucleolus angibt. Darin stimmt K u s a n o aber mit B a l l y und G r i g g s überein, daß er beim Nucleolus ein Ausstoßen von Chromatin in das umgebende Cytoplasma annimmt. Von besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß während der Telophase plötzlich ein centrosomartiger Körper auftritt, der die Bildung der Kernmembran veranlaßt und deshalb von K u s a n o „Karyodermatoblast“ genannt wird. Mit der Vollendung der Kernmembran verschwindet dieser Körper wieder. Auch G r i g g s hat diesen Karyodermatoblasten gesehen, doch zieht er es vor, statt dieser Bezeichnung, der fraglichen Struktur den alten morphologischen Namen „Aster“ zu belassen, weil einmal ein wirklicher Körper nicht regelmäßig vorkommt, sondern nur die Strahlensonne, dann aber auch deshalb, weil bei der amitotischen Kernteilung die Kernmembran ohne Mithilfe dieses Asters gebildet wird.

Von Wichtigkeit ist ferner noch die Infektionsart bei *S. Puerariae*. Die Schwärmer dringen hier, wie bereits erwähnt, nicht in eine Epidermizelle ein, sondern in eine subepidermale Zelle, die sehr wenig oder keine Chloroplasten enthält. In dieser Zelle wächst der Pilz zu beträchtlicher Größe heran und veranlaßt in der Folge die Auflösung der Membranen der umgebenden Zellen. Es entsteht so ein lysigener Raum, ein Symplast. Die Zahl der Kerne in diesem Symplasten weist auf die ursprüngliche Zahl der Zellen hin.

Gewisse Meinungsverschiedenheiten herrschen noch über eine Form, die von den einen Forschern auch zu *Synchytrium* gestellt, während sie von andern zum Genus *Chrysophlyctis* gerechnet wird; es ist dies *Synchytrium endotioticum* (Schilb.) Perc. = *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. Bis weitere Untersuchungen sichere Anhaltspunkte ergeben haben, ziehe ich es vor, diesen Pilz ebenfalls zu *Synchytrium* zu ziehen. Percival und nach ihm auch B a l l y wollen die Bildung der Zoosporen unabhängig vom Kern nachgewiesen haben. Der Primärkern gibt während seines Wachstums Chromatin in Form von Chromidien in das Cytoplasma ab (Kernknospung nach G r i g g s). Dieses zerklüftet sich dann zu kugeligen Schwärmsporen. Mitten unter den fertig gebildeten Zoosporen sind noch die Reste des Primärkernes sichtbar. Die Zoosporen selber enthalten nach B a l l y nur ganz kleine Körnchen chromatischer Substanz, „von einem ausgesprochenen Kern kann dort wirklich nicht die Rede sein“. Mitotische Teilungen kommen beim Primärkern nicht vor, wohl aber hat Percival unzweifelhafte Mitosen vorgefunden bei den Sekundärkernen in den vielkernigen Sporangien. Dieses Verhalten der Kerne stimmt übrigens mit dem bei andern *Synchytrium*-



Arten überein, z. B. wie Griggs es für *S. decipiens* und Bally für *S. Taraxaci* beschreiben. Bally hebt aber ausdrücklich hervor, daß diese amitotischen Teilungen bei *S. Taraxaci* „nur gelegentlich auftretende Fälle“ seien, „während es sich hier um einen normalen und wichtigen Lebensvorgang handelt“. „Die gelegentlich auftretenden amitotischen Kernteilungsvorgänge, die Griggs bei *Synchytrium* als nucleargemination bezeichnet, sind bei *Chrysophlyctis* zu einem regelmäßig sich wiederholenden, das ganze Leben der Dauerspore beherrschenden Vorgang geworden.“ (Bally.) Hauptsächlich auf diese Eigentümlichkeit gestützt will Bally die Abtrennung unseres Pilzes von der Gattung *Synchytrium* aufrecht erhalten. Diese Sonderstellung gegenüber den *Synchytrium*-Arten erscheint ihm um so berechtigter, als er feststellen konnte, daß der Pilz in der Regel in Zellen tief unter der Epidermis zu finden ist, und daß er dorthin gelangen konnte, weil die Wirtszellen sich teilen und so den Pilz schließlich überwuchern und in der Tiefe zurücklassen.

Schließlich wären noch einige Arbeiten von Löwenthal, von Guttenberg, Tobler-Wolff und von mir zu berücksichtigen. Wir können uns darauf beschränken, aus diesen Untersuchungen einzelne interessantere Punkte herauszugreifen. So ist die Beobachtung von Guttenbergs bemerkenswert, wonach die Kerne der Wirtszelle nicht nur eine starke Vergrößerung erfahren, sie wiesen äußerlich eine mehr oder weniger starke Lappung auf, entsprechend einem oft sehr weit verzweigten System von Kanälen. Diese dürften zum Teil direkt auf den Einfluß des Parasiten zurückzuführen sein. Ähnliche Kernstrukturen sind bis jetzt noch kaum, keinesfalls aber in so ausgesprochener Weise beobachtet worden. Ferner will Guttenberg bei *S. anomalum* eine karyokinetische Teilung des noch ganz jungen Primärkernes beobachtet haben (seine Fig. 14), und er leitet daraus die Möglichkeit ab, daß das Vorkommen von 2 oder mehr Parasiten in derselben Wirtszelle vielleicht nicht auf mehrfache Infektion, sondern auf Teilungen des Pilzes zurückzuführen sei. Endlich sei noch erwähnt, daß von G. Tobler-Wolff bestritten wird, daß die Kerne, speziell die Primärkerne, stets eine Membran aufweisen; in ähnlicher Weise spricht sich auch Löwenthal aus.

### C. Ergebnisse eigener cytologischer Untersuchungen an *Synchytrium Taraxaci*.

Eine Diskussion der oben dargestellten Kernverhältnisse in der Gattung *Synchytrium* ist nur dann angebracht, wenn sie sich auf eigene Erfahrung stützt. Aus diesem Grunde werde ich hier nur auf einzelne Probleme bei *S. Taraxaci* näher eintreten können,



indem meine Untersuchungen infolge der Kriegsereignisse unterbrochen werden mußten, bevor ich mir über das gesamte cyto- logische Verhalten des *Taraxacum*-Pilzes klar geworden war.

Ich habe ausschließlich fixiertes Material benutzt. Als Fixierungsflüssigkeiten kamen zur Anwendung die Flemmingsche Lösung (Chrom-Osmium-Essigsäure-Lösung) 48 Stunden, die Guignardsche Lösung (wässrige Chromsäure-Eisenchlorid-Eisessiglösung) 24 Stunden, die Juelsche Lösung (alkoholische Zinkchlorid-Eisessiglösung) 24 Stunden, Alkohol-Eisessig (4:1) 8—12 Stunden, Sublimat-Alkohol (ca. 1:5) 12—24 Stunden. Bei allen habe ich befriedigende Resultate erzielt; immerhin glaube ich doch, der Flemmingschen Lösung den Vorzug vor allen andern geben zu können. Die Überführung aus dem abs. Alkohol in Paraffin geschah durch Vermittlung teils von Xylol, teils von Chloroform, ohne wesentlichen Unterschied. — Gefärbt wurde hauptsächlich mit den Flemmingschen 3-Farben (Safranin, Gentanviolett, Orange), oft unter Anwendung einer Nachfärbung mit Orange in Nelkenöl. Gute Dienste haben mir ferner geleistet die Färbeverfahren nach Benda (Beizen mit Liquor ferri sulfurici oxydati, Haematoxylin, Differenzieren in 40 % Essigsäure), nach Heidenhain (Beize: Eisenoxyd-Ammoniak, alkoholische Haematoxylinlösung, Differenzierung in der Beize) und Pianese (alkoholische Lösung von Malachitgrün, Säurefuchsin und Malachitgelb). Die Schnittdicke war in der Regel 7,5  $\mu$ , seltener 3  $\mu$ . Es wurde streng darauf gehalten, daß, wenn immer möglich, ungestörte Schnittserien zur Untersuchung gelangten. Da der Pilz in der Umgebung von Bern überall reichlich zu finden ist, hatte ich in der Materialbeschaffung und Verarbeitung keinerlei Schwierigkeiten.

Das Fehlen von Teilungsbildern in den ersten Präparaten legte mir die Vermutung nahe, es möchte dies auf den Umstand zurückzuführen sein, daß die Kernteilungen nur zu einer ganz bestimmten Tageszeit erfolgen. Aus dieser Überlegung heraus führte ich dann Anfang Juli 1912 eine Reihe von Fixierungen aus, indem während 24 Stunden stündlich, infizierte *Taraxacum*-Blätter teils in Flemmingscher, teils in Juelscher Lösung fixiert wurden. Die mikroskopische Untersuchung dieser Präparate zeigte aber keinerlei Anzeichen einer Abhängigkeit der Kernteilungen von bestimmten Tageszeiten.

Die Beurteilung von Mikrotompräparaten läßt sich nicht unpassend mit dem Durchgehen von Einzelaufnahmen aus einem kinematographischen Film vergleichen. Beim Film handelt es sich jedoch bei allen Einzelheiten um Momentaufnahmen von zeitlich sich folgenden Phasen ein und desselben Objektes. Bei den Mikrotomschnitten hingegen sehen wir Phasen von Vorgängen, die durch die Fixierung in ihrem momentanen Zustande festgehalten worden waren; dabei stellt aber jedes neue Präparat oder sogar jeder neue Schnitt (wenn wir von den Schnittserien vorläufig absehen) nicht nur eine neue Phase, sondern auch ein neues Objekt dar. Unter der Voraussetzung, daß alle

Individuen ein und derselben Art, also auch alle gleichartigen Zellen, sich in ihrer Weiterentwicklung mehr oder weniger gleich verhalten, wird der Mikroskopiker nun diese einzelnen Entwicklungsphasen der verschiedenen Objekte aneinanderreihen, als ob er es mit denjenigen eines einzigen Organismus (resp. Zelle) zu tun hätte. So erhält er dann eine Reihe, die in der Tat dem kinematographischen Film vergleichbar wird.

Es ist nun eigentlich fast selbstverständlich, daß derartige Reihen um so zuverlässiger sind, je größer die Zahl der gewonnenen Einzelbilder ist. Allein es gibt doch Verhältnisse — das ist jedem Mikrotomtechniker geläufig —, die ein derartiges Vorgehen nicht ganz als so selbstverständlich erscheinen lassen und daraus resultieren dann oft die verschiedenen Darstellungen und Auffassungen bei den verschiedenen Forschern. Um nun selber diesem Schicksal nach Möglichkeit zu entgehen, habe ich einen Weg eingeschlagen, von dem ich hoffe, daß er mir gestatten soll, ohne jede Voreingenommenheit die einzelnen Stadien miteinander in Beziehung zu bringen und schließlich auch zu einer wirklichen Reihe zu verbinden: Ich ordne nämlich die einzelnen Bilder nach rein logischen Gesichtspunkten, ohne zunächst genetische Zusammenhänge zu suchen:

## I. Kerne ohne deutliche Teilungsstrukturen (Spindeln).

### A. Einkernige Stadien.

1. Nucleolus ohne Vakuolen. (Tafel II Fig. 1—3.)
2. Nucleolus mit Vakuolen. (Tafel II Fig. 4—8, 14, 15.)

### B. Mehrkernige Stadien.

1. Alle Kerne gleichgroß.
  - a) Wenige Kerne. (Tafel II Fig. 9, 10.)
  - b) Viele Kerne. (Tafel II Fig. 11—13.)
2. Die einzelnen Kerne ungleich groß.
  - a) Die Mehrzahl der Kerne gleichgroß. (Tafel III Fig. 16, 18, 19.)
  - b) Große Ungleichheiten in der Größe der Kerne. (Tafel III Fig. 17, 20, 21 [a—m].)

## II. Kerne mit deutlichen Teilungsstrukturen (Spindeln). (Tafel IV.)

### I. Kerne ohne deutliche Teilungsstrukturen.

#### A. Einkernige Stadien.

In jungen Pilzzellen sehen die Kerne kaum anders aus als später, wenn der Pilz völlig ausgewachsen ist. Ein mehr oder weniger kugeliges Bläschen von schon recht erheblichen Dimensionen schließt einerseits einen (seltener mehr) kugeligen, meist exzentrisch gelegenen, durch Safranin leuchtend rot gefärbten Nucleolus ein; andererseits lassen sich regelmäßig noch krümelige, stellenweise auch fädige, von Safranin und Gentianaviolett gleichzeitig, d. h. violettrot gefärbte Massen eines Kerngerüsts feststellen, so daß der Bau der *Synchytrium*-Kerne im wesentlichen dieselben Elemente aufweist wie die Kerne höherer Pflanzen:

Nucleolus und Chromatingerüst. Eine Kernmembran ist immer deutlich sichtbar. Der Durchmesser der Kerne in ausgewachsenen Pilzzellen beträgt in der Regel 13—19  $\mu$ , also durchschnittlich 16  $\mu$ ; der Nucleolus mißt dann ca. 8  $\mu$ . Gegenüber den vegetativen, ruhenden Kernen in den nicht pilzbefallenen Zellen der Wirtspflanze fällt auf, daß in letzteren das Kerngerüst stets als äußerst feinmaschiges oder feinkörniges Netzwerk zu beobachten ist, während im *Synchytrium*-Kern das Chromatin viel unregelmäßiger gruppiert erscheint. In noch nicht völlig ausgewachsenen Pilzzellen (Fig. 1 und 2, Taf. II) hat der Nucleolus stets kugelige Gestalt und läßt sich intensiv und gleichmäßig färben, während in Kernen des völlig ausgewachsenen Pilzes die Färbbarkeit der Nucleolen bedeutend geringer ist. Dieser Unterschied im Farbspeichungsvermögen rührt wohl zum guten Teil von dem Umstand her, daß zur Zeit des völligen Ausgewachsenseins der Kerne im Nucleolus Vakuolen auftreten, hauptsächlich an seiner Peripherie (Fig. 5 und 6, Taf. II). Es kann wohl angenommen werden, daß dieses Auftreten von Vakuolen durch die Abgabe von Nucleolarsubstanz an das Kerngerüst zur Bildung der Chromosomen bedingt ist. Sichere Anhaltspunkte für eine solche Annahme lassen sich zwar kaum aus den Präparaten herauslesen; eine intensivere Färbung des Chromatingerüsts ist nicht sicher festzustellen, ebensowenig eine Vermehrung dieser Substanz. Im Cytoplasma konnte ich keinerlei besondere Strukturen nachweisen; insbesondere vermochte ich nie sogenannte extranucleäre Nucleolen oder auch nur Chromidien mit Sicherheit zu sehen. Oft zwar hat es den Anschein, als ob in den Knoten des Plasmaretzes stärker färbbare Punkte vorhanden wären, aber mit Sicherheit ließ sich hierüber nichts Zuverlässiges feststellen.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Vakuolen im Nucleolus ist an ihm eine zweite Veränderung wahrzunehmen: Seine Gestalt weicht mehr und mehr von der Kugelform ab und geht in die Linsenform über; dabei legt er sich noch mehr als bisher der Kernwand an und erscheint deshalb, im Profil gesehen, häufig als halbmondartiges Gebilde (Fig. 3, Taf. II). Gewisse Ansichten (z. B. Fig. 8, Taf. II) machen den Eindruck, als ob durch die fortgesetzte Vakuolisierung der Nucleolus schließlich an der Peripherie aufbreche und so eine mehr oder weniger zackige Kontur erhalte, vielleicht als Vorläufer einer späteren gänzlichen Zerbröckelung. Über dieses Verhalten konnte ich mir noch kein genügendes Urteil bilden.

Wie schon erwähnt, finden sich schon in den jüngsten Kernen (Fig. 1, Taf. II) neben den Nucleolen nicht gerade sehr zahlreiche, mehr oder weniger stark färbbare, krümelige, körnige oder auch fädige Gebilde, die wir als Chromatingerüst ansprechen. Die einzelnen Körner, deren Größe übrigens stark wechselt, sind anfänglich an der Kernwand verteilt, auch etwa zu kleineren oder größeren Haufen gruppiert; kaum gefärbte, fädige Strukturen durchsetzen die Kernhöhle nur spärlich und führen meistens mehrere von jenen stärker färbbaren Körnern, namentlich an den

Durchkreuzungsstellen, den Knoten dieses Liningerrüsts. Bei den älteren Kernen mit schon vakuolisierten Nucleolen liegen diese Chromatinkörner häufig nicht mehr so frei in der Kernhöhle, sondern reihen sich meist zu deutlichen Fäden von perlschnurartigem Aussehen aneinander. Die Kernhöhle ist dann erst recht auffällig und verstärkt noch den Eindruck der allgemeinen Chromatinarmut (Fig. 3—7, Taf. II).

Das Cytoplasma läßt in diesem einkernigen Zustande keine Besonderheiten erkennen. Bald zeigt es einen sehr engmaschigen Wabenbau, bald ist es eine mehr grobmaschige Masse. Es ist noch ungewiß, inwieweit hier die Fixierung verändernd eingewirkt hat. Eines ist jedoch unzweifelhaft nachzuweisen: von besonderen geformten, färbbaren Substanzen ist im Cytoplasma mit Sicherheit nichts zu bemerken, auch dann nicht, wenn der Nucleolus im Zellkern schon stark vakuolisiert erscheint. Für die Annahme eines Austrittes von Nucleolarsubstanz konnte ich keinerlei Anhaltspunkte finden, wenigstens nicht in sichtbarer Form.

## B. Mehrkernige Stadien.

### 1. Alle Kerne gleich groß.

In den mehrkernigen *Synchytrium*-Zellen, deren Kerne alle die gleiche Größe besitzen, fällt vor allem die sehr regelmäßige Verteilung derselben im Cytoplasma auf (Fig. 10—13, Taf. II): Der ganze Zellraum wird — namentlich wenn die Zahl der Kerne schon eine große ist — äußerst gleichmäßig von kugeligen, seltener ellipsoidischen Kernen durchsetzt, deren Struktur durchaus jener der eben beschriebenen Einkernstadien entspricht, mit einer Einschränkung: kugelige Nucleolen gehören hier zu den Seltenheiten; meist sind dieselben linsenförmig und dann der Kernwand mehr oder weniger dicht anliegend. Vakuolen konnten ebenfalls nachgewiesen werden, wenigstens bei den großen Kernen der wenig kernigen Stadien (Fig. 9, Taf. II). Das Chromatin ist stets mehr oder weniger deutlich nachweisbar, wenn schon bisweilen in einzelnen Präparaten die Kerne keine andern Bestandteile als Nucleolen zu führen scheinen; bei genauerem Zusehen und namentlich bei einer Nachfärbung kann auch hier ein Chromatingerüst festgestellt werden.

Ein wesentliches Moment bildet die Kernzahl einer Zelle. Sie konnte natürlich nur dort mit einiger Sicherheit ermittelt werden, wo eine direkte Zählung möglich war. Bei einer Schnittdicke von meist  $7,5 \mu$  durfte damit gerechnet werden, daß die Nucleolen nur ausnahmsweise vom Mikrotommesser getroffen und also in 2 Teile getrennt worden waren; somit genügte es fast durchwegs die Zahl der Nucleolen in den aufeinanderfolgenden Schnitten durch ein und dieselbe Zelle festzustellen, um auch gleich die Zahl der Kerne zu kennen. Die kleinste beobachtete Kernzahl bei mehrkernigen Stadien betrug 4 (Fig. 9, Taf. II). Die Zuverlässigkeit solcher Zählungen erreichte ihr

Maximum etwa bei der Zahl 32. Höhere Zahlen konnten nur mehr schätzungsweise oder durch Rechnung ermittelt werden. Die Kernzahl 16 konnte beispielsweise einmal (Fig. 10, Taf. II) folgendermaßen erlangt werden: Die betreffende Zelle war in eine Serie von 7 Schnitten zerlegt worden, von denen der erste und letzte keinerlei Kernfragmente aufwiesen. In den übrigen 5 Schnitten waren die Nucleolen in folgender Anzahl vorhanden:

Schnitt 2	1 Nucleolus (Kern),
3	4 Nucleolen (Kerne),
4	4
5	4
6	3
<hr/>	
Total	16 Nucleolen (Kerne).

Auf diese Weise konnte mit fast absoluter Sicherheit wenigstens für die Anfangsglieder der Reihe — eine regelmäßige arithmetische Progression in der Zunahme der Kerne nachgewiesen werden:

2 4 8 16 32 64 128 256 .....

wobei zu bemerken ist, daß die Zahlen 4, 8, 16, 32 durch direkte Zählung, die folgenden aber nur schätzungsweise und durch Rechnung angenommen sind. Ein 2-kerniges Stadium zu finden gelang mir bisher noch nicht; ich zweifle aber keinen Augenblick, daß ein solches existiert.

Parallel zur Zunahme der Kerne an Zahl geht die Abnahme derselben an Größe. Dieselbe läßt sich vielleicht noch als Hilfsmittel heranziehen zur Feststellung der Kernzahl; entsprechende Messungen gedenke ich auszuführen, sobald mir lückenlose Reihen vorliegen werden. — Daß die „sekundären“ Kerne eine andere Färbbarkeit aufweisen als der primäre, habe ich nie beobachten können.

## 2. Die einzelnen Kerne ungleich groß.

Zellen mit ungleich großen Kernen sind schon von sämtlichen Forschern, die sich mit der Cytologie von *Synchytrium Taraxaci* befaßten, beobachtet und zum Teil auch abgebildet worden (Dangeard Fig. 21, Bally Fig. 6—10 u. a.). Es lassen sich alle nur denkbaren Fälle auffinden von Zellen, in denen nur einzelne wenige Kerne bei ganz regelmäßiger Gruppierung, andere Dimensionen zeigen als die Mehrzahl, bis zu Zellen, deren Kerne nicht nur alle verschiedene Größe, sondern auch noch verschiedene Form besitzen und erst noch ganz unregelmäßig gruppiert sind. Ein zwar nicht konstantes, aber doch recht häufiges Merkmal scheint für diese Kerne charakteristisch zu sein: der Besitz von mehreren Nucleolen und gleichzeitig das veränderte Verhalten des Chromatins gegenüber Farbstoffen, indem eine Unterscheidung zwischen Nucleolen und Chromatinkörnern kaum mehr möglich ist, um so weniger, als die Nucleolen häufig ebenfalls das Aussehen grober Körner angenommen haben.

Um unserm Prinzip der objektiven Darstellung treu bleiben zu können, beschränken wir uns hier auf die Darstellung einiger Fälle und versparen deren Erklärung auf ein späteres Kapitel:

Fig. 16, Taf. III. Das Plasma der Pilzzelle zeigt an ihrer Peripherie ein auffallend grobschaumiges Aussehen. Von den 10 ziemlich gleichmäßig verteilten Kernen dieses Schnittes zeichnet sich einer durch seine besondere Größe aus. Sein Durchmesser übertrifft den der übrigen Kerne, die nur wenig voneinander abweichen, um das 2—3fache (der kleinste kann wohl als Kernabschnitt angesehen werden). Die Nucleolen weisen fast überall (auch in den übrigen Schnitten der gleichen Serie) zahlreiche Vakuolen auf; ferner zeigen sie Lappungen oder sind sogar in mehrere Teile geteilt. Zum Vergleich diene Fig. 12, Taf. II, welche — demselben Blattstück entnommen, gleich fixiert und gefärbt — in gleicher Vergrößerung dargestellt ist. In dieser Zelle weisen sämtliche Kerne die oben erwähnten linsenförmigen Nucleolen auf.

Fig. 17, Taf. III. In dieser Zelle befinden sich 2 große und 4 kleine Kerne. Die letzteren besitzen je einen ziemlich homogenen, deutlich sichtbaren Nucleolus, außerdem aber keine oder nur zweifelhafte färbbare Substanzen (Chromatin?). Die beiden großen Kerne dagegen weisen eine größere Anzahl nucleolusartiger Körper von sehr verschiedener Größe auf. Ob einige dieser Körner als Chromatinmassen anzusehen sind, geht aus der Färbungsart nicht hervor. Trotz der relativ geringen Kernzahl darf doch deren Verteilung im Zellraum als eine ungleichmäßige bezeichnet werden.

Fig. 18, Taf. III. Es geschieht nur unter Vorbehalt, wenn wir die zahlreichen „Vakuolen“, die teils als leere Blasenräume, teils mit einigen dunkel gefärbten chromatinartigen Körnern versehen sind, als Zellkerne ansprechen. Es ist lediglich das Vorhandensein von „Chromatinkörnern“ in einigen derselben, das uns zu diesem Schlusse etwelche Berechtigung gibt. Auch die Bezeichnung „Chromatinkörner“ darf hier nur in dem Sinne aufgefaßt werden, als wir hier gewissen Bestandteilen diese Deutung unterschieben, weil ihr Verhalten den Kernfarbstoffen gegenüber ähnlich ist demjenigen des gewöhnlichen Chromatins. Es soll noch hervorgehoben werden, daß auch diejenigen gefärbten Körner, die scheinbar isoliert im Plasma liegen, von einem deutlichen und mehr oder weniger scharf abgegrenzten Hof (Kernhöhle?) umschlossen werden.

Fig. 19, Taf. III. Mit bedeutend größerer Sicherheit sind hier die blasigen Strukturen dieser Zelle als Kerne anzusprechen; einmal deshalb, weil die Konturen dieser Gebilde schärfer und somit als richtige Kernmembranen aufzufassen sind, dann aber auch, weil die Inhaltsbestandteile denen normaler Kerne ziemlich ähnlich sehen: große, meist stark vakuolisierte Nucleolen, meist in der Einzahl vorhanden, daneben ganz feine, zarte Körnchen, die ein undeutliches Chromatingerüst bilden. Auch im färberischen Verhalten kennzeichnen sich diese zweierlei Inhaltsbestandteile

als Nucleolen und Chromatin (erstere dunkelrot, letztere violettrot). Besonders bemerkenswert ist die Gruppierung dieser Kerne zu einem dichten, einseitig gelagerten Haufwerk.

Fig. 20, Taf. III. Von den eben dargestellten Beispielen ist sicher dieses hier das eigenartigste. Das Plasma der Pilzzelle zeigt auf der Seite, die der Außenseite der Wirtszelle gegenüberliegt, grobschaumiges Aussehen, im übrigen Zellraum ist es gleichmäßig homogen. Von Einschlüssen lassen sich zweierlei unterscheiden: Auf der einen Seite befindet sich ein Klumpen von (in diesem Schnitt) etwa 10 größeren Kernen, die zwar nicht scharf voneinander getrennt sind, deren Membranen auch nicht so deutlich hervortreten wie gewöhnlich; es ist somit fraglich, ob es sich wirklich um ein Haufwerk von einzelnen Kernen oder etwa um einen Kernklumpen von äußerst unregelmäßiger Form, mit Ausbuchtungen und teilweise abgetrennten Stücken handelt. Das Auftreten von separaten Nucleolen läßt eher die erste Möglichkeit als die zutreffende erscheinen. Das Chromatin zeigt auch hier wieder eine unregelmäßige Körnung — Auf der andern Seite bemerkt man eine größere Anzahl stark färbbarer Körner oder Gruppen von solchen, die den Anschein von extranucleären Nucleolen machen. Bei einzelnen dieser Massen bemerkt man hellere Zwischenräume, die vielleicht als Vakuolen zu deuten sind; dann würde ihre Nucleolennatur noch sicherer anzunehmen sein. Ob um diese Massen herum auch Kernräume vorhanden sind, konnte nur bei einzelnen mit Sicherheit festgestellt werden. Die Mehrzahl schien frei im Plasma zu liegen.

Fig. 21 a—m, Taf. III. Die bisher betrachteten Fälle waren derart, daß die Darstellung eines einzelnen Schnittes statt der ganzen Serie durch die betreffende Zelle genügen konnte. Hier liegen die Verhältnisse aber derart, daß eine richtige Würdigung derselben nur an Hand der ganzen Serie möglich ist. Der Vollständigkeit halber bemerken wir noch, daß 2 Schnitte, der Anfangs- und der Endschnitt, weggelassen sind, weil in ihnen keinerlei Spuren von Kernen zu sehen waren, ähnlich dem Schnitt e, der ebenfalls keine Kernteile enthält. Dieser Schnitt teilt unsere Serie von 12 Schnitten in zwei ungleiche Hälften: 1. a—d, 2. f—m. Bei der ersten Serienhälfte handelt es sich im wesentlichen um zwei große Kerne von ungleicher Größe: Der rechts gelegene (a, b) ist der kleinere und besaß offenbar nahezu Kugelgestalt; er weist nur einen klein-vakuolisierten Nucleolus (b) und ziemlich grobkörniges Chromatin auf. Der größere, links davon, zeigt nicht ganz regelmäßige Gestalt: ein Lappen mit einem ziemlich großen, leicht vakuolisierten Nucleolus ist im Bilde nach oben gerichtet (c, d); ein zweiter, großer, von halbkugeliger Form und mit einem sehr großen, ziemlich reichvakuolisierten Nucleolus von unregelmäßiger Form und mit fadenartigen Fortsätzen setzt sich rechts unten im Bilde an (c, d); endlich ist das untere Ende des Kernes selber noch derart eingeschnürt, daß eine breite Lappung entstand (b, c). Auch hier bemerkt man einen vakuolisierten, etwas



in die Breite gezogenen Nucleolue (*b*), von dem ebenfalls feine, strahlenartige Fadenstrukturen abgehen. Die körnige Chromatinsubstanz ist teils zu Gruppen vereinigt, teils gerüstartig angeordnet. Außer den erwähnten beiden Kernen mit ihren Lappen bemerkt man noch 5 kleine Fragmente (in Schnitt *a* 2, in Schnitt *c* 3), die man wohl als völlig abgetrennte Teile der beschriebenen Hauptkerne ansehen darf; sie weisen keine Nucleolen auf.

Die andere Serienhälfte zeigt ein wesentlich einfacheres Bild. Wenn wir von den Schnitten *l* und *m* absehen, bei denen es sich wohl wiederum um vereinzelte abgesprengte Kernfragmente handelt, so erkennt man leicht in den übrigen 5 Schnitten (*f—k*) zwei ungefähr gleich große Kerne: der Kern links, in den Schnitten *g—k*, mit 2 relativ kleinen Nucleolen, der Kern rechts, in den Schnitten *f—i*, mit ebenfalls 2 fast genau gleichgroßen Nucleolen. Die Chromatinmasse ist bei beiden ziemlich grobkörnig und ohne strukturelle Besonderheit. Eine nähere Begründung dieser Bilder erübrigt sich hier, wo es nur auf objektive Darstellung ankommt. Im Abschnitt „Diskussion der Resultate“ soll noch eingehend auf diese Serie eingetreten werden.

Fig. 14, Taf. II. Im Anschluß an das vorige Beispiel, bei dem auch Kernlappungen zu finden waren, können wir hier bei einem Einkernstadium eine solche Lappung zur Darstellung bringen. Der Nucleolus ist eigentümlich trapezförmig erweitert und deutlich vakuolisiert. Das Chromatingerüst weist teils Körner, teils fadenartige Gebilde auf. Die Kernmembran ist sehr scharf und deutlich zu verfolgen.

Fig. 15, Taf. II. Ein Bild ähnlich dem vorigen mit dem Unterschied, daß die Lappung noch viel ausgeprägter ist; der Kern erscheint direkt biskuitförmig. Der Nucleolus scheint Ringform angenommen zu haben und steht mit seiner Hauptmasse senkrecht zur Bildebene. Eine flächenartig verbreiterte Masse mit einigen Vakuolen schließt sich nach einer Seite hin an; es handelt sich wohl auch hier um Nucleolarsubstanz. Das Chromatingerüst zeigt wieder Körner und Fäden. Auch hier ist die Kernmembran scharf umrissen.

## II. Kerne mit deutlichen Teilungsstrukturen (Spindeln).

Meine Untersuchungen über die Mitose bei *Synchytrium* sind noch zu wenig weit gediehen, um hier schon eine vollständige Darstellung dieser Kernteilungsart geben zu können. So z. B. ist es mir so wenig wie meinen Vorgängern gelungen, die erste Teilung des Primärkernes zu erhalten. Wenn ich trotzdem schon zur Veröffentlichung der wenigen Resultate schreite, so geschieht es mehr im Hinblick auf die Gesamtdarstellung, besonders aber wegen meiner Stellungnahme zu den „amitotischen“ Teilungen (s. u.). Ich hoffe aber, diesem Entwicklungsabschnitt später eine eigene, ausführliche Darstellung zu widmen.

**a. Metaphasenartige Spindelfiguren.** Taf. IV, Fig. 22 und 23.

Die Spindel ist deutlich intranucleär, in der Regel ziemlich schlank, wenigstens bei vielkernigen Stadien. Das Chromatin ist verhältnismäßig spärlich, der Nucleolus ist extranucleär, gewöhnlich in der Nähe eines Spindelpoles.

**b. Anaphasen und Telophasen.** Taf. IV, Fig. 24—31.

Das Charakteristikum dieser Phasen ist einerseits die sehr stark verlängerte, feine Spindel, andererseits der eigenartig ring- oder halbringförmige Nucleolus, der aber mitunter eher wie eine Platte aussieht, deren Rand ganz oder doch teilweise einen Ringwulst besitzt. Dieses Aussehen kann oft sogar die scharfe Unterscheidung zwischen chromatischer und achromatischer Substanz verwischen, wie denn überhaupt Kernteilungsfiguren vorkommen, die völlig von den bekannten bei anderen Pilzen abweichen. In Fig. 30, Taf. IV, scheinen die großen Schleifen in der Mitte Nucleolen zu sein. Da in der ganzen Serie 4 solcher Schleifen gezählt wurden, so erlaubt dieser Umstand den Schluß, hier ein Teilungsstadium einer 4-kernigen Zelle vor sich zu haben. Gleichzeitig mag auch noch die Vermutung ausgesprochen sein, daß in den gebrochenen Schleifenlinien eine Teilung der Nucleolen zu sehen ist.

**C. Diskussion der Resultate.**

In Anbetracht der vielen Lücken, die meine Untersuchungen noch aufweisen, werde ich davon absehen, eine Gesamtdarstellung des ganzen Entwicklungsganges von *Synchytrium Taraxaci* zu geben. Ich greife vielmehr nur diejenigen Punkte heraus, über die ich mir nach meiner Überzeugung ein Urteil bilden konnte, wobei ich besonders auf jene Verhältnisse eingehen werde, die von anderer Seite anders beurteilt worden sind.

Vor allem interessierte mich die Frage nach dem Teilungsmodus der Kerne. Lange Zeit wollte es niemandem glücken, hierüber sichere Anhaltspunkte zu gewinnen: D a n g e a r d , R o s e n z. B. nahmen als Regel für die ersten Kerne amitotische, für die kleinen Kerne der spätern Stadien auch mitotische Teilungen an, und erst seit es S t e v e n s und K u s a n o gelungen war — allerdings bei andern Arten — mitotische Kernteilungsbilder bei der Teilung des Primärkernes festzustellen, setzte wieder eine neue Untersuchungstätigkeit ein. Auch B a l l y ist es gelungen, Mitosen bei unserm Pilz zu beobachten, wenigstens bei mehrkernigen Stadien; meine Untersuchungen bringen nur eine Bestätigung. Dagegen ist es weder B a l l y noch mir möglich gewesen, eine mitotische Teilung des Primärkernes festzustellen. Man glaubte bisher, entweder verlaufe die Teilung äußerst rasch, so daß die Wahrscheinlichkeit, durch die Fixierung den Kern gerade während dieser Teilung zu überraschen, sehr gering sein müsse, oder sie vollziehe sich nur zu einer ganz bestimmten Zeit. Daß letzteres nicht zutreffen kann, habe ich bereits oben gezeigt: Fixierungen zu allen Tages- und Nachtzeiten hatten genau den

gleichen Erfolg. Daß aber auch der erstangeführte Grund nicht Schuld an der Seltenheit des Auftretens mitotischer Teilungsfiguren, speziell des Primärkernes, sein kann, das hoffe ich im folgenden noch zeigen zu können.

Von ziemlicher Wichtigkeit ist das Vorkommen ungleichgroßer Kerne in derselben Zelle. Dies wurde als Beweis angesehen einerseits für anisochrome Teilungen, anderseits für Stadien einer amitotischen Teilung, endlich noch für eine Wiedervereinigung einzelner Kerne. Diesen Erscheinungen stelle ich auch jene Beobachtungen von Kernneubildungen an die Seite, die hervorgegangen sein sollen aus Nucleolusfragmenten, die zuvor aus dem Kern ausgestoßen worden waren. Von Griggs wurden solche Kernknospungen (nuclear gemmation) an *S. decipiens*, von Kusano bei *S. Puerariae*, von Percival und Bally bei *S. endobioticum* dargestellt. Für *S. Taraxaci* soll nach Bally eine derartige Kernneubildung nur gelegentlich vorkommen, während sie bei *S. endobioticum* „eine weittragende, die wichtigsten Lebensvorgänge beherrschende Bedeutung gewinnt“ (Bally). Ein Vergleich meiner Figuren 17—21, Taf. III, mit den Figuren 6, 8, 9 und 10, Taf. I, von Bally könnte ganz den Eindruck erwecken, als ob jene Ausstoßung von Nucleolen und ihre Umwandlung zu sekundären Kernen in der Tat unbestritten seien, und dennoch muß ich eine derartige Deutung entschieden ablehnen. Ich sehe in den fraglichen Bildern nichts anderes als **Abnormitäten** oder **pathologische Erscheinungen**, entstanden unter dem Einfluß der **Fixierungsflüssigkeit**. Zum Beweis kann ich folgendes vorbringen: Die in Rede stehenden Abnormitäten von mehrkernigen Zellen mit ungleichgroßen Kernen finden sich in allen nur denkbaren Abstufungen, von Stadien, in denen nur vereinzelt ein einziger oder wenige Kerne größer sind, als die übrigen, die aber alle in der Zelle ganz gleichmäßig verteilt liegen, bis zu solchen, wo sämtliche Kerne ungleiche Größe und ganz unregelmäßige Verteilung aufweisen. Besonders hebe ich hervor, daß nach meinen Beobachtungen (und ebenso nach Figuren anderer Forscher zu schließen) niemals der umgekehrte Fall vorkommt: vereinzelt kleine Kerne unter mehreren größeren aber anscheinend normalen und regelmäßig im Zellraum verteilten. Wenn kleine Kerne in einer Zelle vorkommen neben andern, größeren, dann sind entweder die kleinen alle gleich groß und ziemlich gleichmäßig verteilt, oder dann haben die größeren verschiedene Dimensionen und sind häufig auch noch unregelmäßig verteilt. Einen besonderen, aber durchaus mit unserer Erklärung harmonisierenden Fall habe ich in Fig. 19, Taf. III, dargestellt: sämtliche Kerne sind so ziemlich gleich groß (wie normale), aber ungleichmäßig verteilt, d. h. zu einem Haufen gruppiert.

Das Zustandekommen dieser „Abnormitäten“ kann ich mir etwa vorstellen wie folgt:

Die Fixierungsflüssigkeit — vorläufig kenne ich noch keine, die hiervon eine Ausnahme machen würde — ist offenbar in

solchen Fällen nicht gleichmäßig von allen Seiten in die Pilzzelle eingedrungen, teils wegen der exzentrischen Lage derselben im Gewebe der Wirtspflanze, teils vielleicht wegen etwaiger Hindernisse in der Umgebung der Pilzzelle (dieser Punkt ist noch nicht völlig aufgeklärt). Traf sie dann im Innern der Pilzzelle auf einen oder mehrere große Kerne, so konnten leicht Druckdifferenzen zwischen dem Pilzplasma und dem Kernsaft entstehen, bis sie unter Umständen mit dem Platzen der Kerne ihren Ausgleich fanden. Welche Umstände hier maßgebend waren für das Schicksal der Kerne, ist schwer zu sagen; ich kann nur Vermutungen aufstellen. Die ungleichmäßige Verteilung der Kerne mag vielleicht einer Umlagerung oder Strömung im Plasma zugeschrieben werden, die ebenfalls als Folgeerscheinung der ungleichmäßig wirkenden Fixierungsflüssigkeit aufzufassen wäre. Befanden sich die Kerne im Momente des Eindringens der Fixierungsflüssigkeit gerade im Teilungszustand (Mitose), so konnte — es ist immer die Rede von den großen Kernen der ein- und wenigkernigen Stadien — erst recht eine Störung, d. h. ein Platzen der Kernmembran stattfinden. So erklärt sich auch das seltene Vorkommen von Teilungsfiguren bei ein- oder auch noch bei wenigkernigen Zellen. Es ist leicht begreiflich, daß kleine Kerne viel weniger leicht zum Platzen kommen müssen als große, weil der Rauminhalt zu gering ist, als daß erhebliche Druckdifferenzen entstehen könnten. Damit stimmt aufs schönste die Beobachtung, daß in Stadien mit sehr vielen und dann auch ganz kleinen Kernen Ungleichheiten nicht vorkommen. Man kann geradezu behaupten, die Möglichkeit, daß Kerne von *Synchytrium* unter der Einwirkung von Fixierungsflüssigkeiten zum Platzen kommen, ist direkt proportional ihrer Größe und umgekehrt proportional ihrer Zahl.

In Fig. 14 und 15, Taf. II, sind zwei einkernige Stadien zur Darstellung gelangt, bei denen der Kern eine Ausstülpung zeigt, hervorgerufen durch die Fixierung. Die Nucleolen zeigen hier bereits jene Vakuolisierung, die nach Griggs, Kusano und Bally als Merkmal der Prophase anzusehen ist, wie ich übrigens auch an meinen Präparaten wahrnehmen konnte. Diese vakuolisierten Nucleolen geben denn auch die Erklärung, weshalb diese Kerne von der Fixierungsflüssigkeit zur Bildung einer solchen Ausstülpung veranlaßt werden konnten: im Teilungszustande sind sie, wie wir oben schon bemerkten, offenbar empfindlicher — große Kerne vorausgesetzt —, wahrscheinlich deshalb, weil die Kernmembranen schon für eine spätere Auflösung (bei der Telophase) vorbereitet, also geschwächt ist.

Nach dem Gesagten wird nun auch die Serie Fig. 21, Taf. III, leicht verständlich: in der einen Zellhälfte (*f—k*) haben wir 2 ungefähr gleichgroße Kerne, in der andern Zellhälfte (*a—d*) ist ein großer Kern, der mehrere voluminöse Lappen aufweist, daneben noch einige kleine Fragmente. Nach meiner Auffassung handelte es sich hier ursprünglich um ein 2-Kernstadium; die beiden Kerne

schickten sich eben zur neuen Teilung an, als die Fixierungsflüssigkeit von der einen Seite her in die Zelle einzudringen begann. Der Kern, welcher als der nähere zuerst diesem Einfluß ausgesetzt war, erlitt starke Deformationen, ja einzelne Lappen lösten sich sogar ganz ab — Schnitt *a—d*. Der andere Kern, der entfernter lag, fand offenbar noch Zeit, bis die Fixierungsflüssigkeit auch auf ihn einzuwirken begann, die angefangene Teilung in etwas beschleunigtem Tempo zu vollenden (auf eine beschleunigte, also nicht ganz normale Kernteilung lassen die unregelmäßigen Inhaltsbestandteile — mehrere Nucleolen, grobe Chromatinkörper — schließen).

Eine Erklärung, wie ich sie hier gebracht habe, enthebt uns übrigens auch verschiedener anderer Schwierigkeiten: Wie sollte man z. B. annehmen können, daß in ein und derselben Zelle vorerst mitotische Teilungen vorkommen, dann während einer sogenannten Irregularitätsperiode, in einem Zustande von Idiosynkrasie (Griggs) die folgenden Teilungen amitotisch verlaufen, um zum Schlusse wieder zur mitotischen Teilungsart zurückzukehren? Ein Verhalten, das in der ganzen cytologischen Literatur vereinzelt dastünde. Gerade für diese Teilungsfolge müßte eine weitere Folgerung die größten Bedenken hervorrufen: Wenn mitotische und amitotische Teilungen in ein und demselben Entwicklungsgang neben- oder vielmehr nacheinander vorkommen, dann kann jedenfalls bei diesem Organismus von einer Individualität der Chromosomen nicht mehr die Rede sein, auch wenn die Zahl derselben trotz vorausgegangener Amitosen konstant bleibt. Griggs hat diese Schwierigkeit in einer langen Auseinandersetzung gebührend berücksichtigt; ob aber der von ihm gefundene Ausweg<sup>1)</sup> überzeugend genug ist, um alle Zweifel zu zerstreuen, erscheint mir zum mindesten fraglich, und sein Vorschlag, unsere Theorien über die Vererbung einer gründlichen Revision zu unterwerfen, dürfte dieses einen abweichenden und rätselhaften Falles wegen jedenfalls noch kaum Gehör finden. Eine Voraussetzung, die gerade bei der Erörterung über die Individualität von grundlegender Bedeutung ist, kann sicher nie bewiesen werden, es sei denn durch Beobachtung am lebenden Material: daß gewisse Kerne, die man in mitotischer Teilung begriffen sieht, in einer früheren Generation Amitosen durchgemacht haben können. Es ist meiner Überzeugung nach völlig unzulässig, zu sagen, wie Griggs es tut, man wisse von bestimmten Kernen, daß sie durch Amitose entstanden seien. Man ist ohnehin in gewissen Kreisen nur allzu leicht geneigt, den Ergebnissen moderner Fixierungs- und Färbeverfahren, überhaupt der ganzen Mikrotomtechnik alles zuzutrauen; ja man hält sie wohl gar für unfehlbar.

Welches nun das Schicksal solcher pathologischer Kerne sein wird, ob sie sich später wieder wie normale verhalten und wohl

<sup>1)</sup> Nach Griggs findet sich bei *Synchytrium* keine morphologische oder materielle Kontinuität der Chromosomen von Kerngeneration zu Kerngeneration, sondern die Chromosomenzahl ist eine physiologische Konstante, wie andere Speziesmerkmale.

gar mitotisch sich teilen werden, oder aber im Gegenteil sich wieder vereinigen können, darüber vermag ich auch nicht einmal eine Vermutung auszusprechen. Wie bereits bemerkt, kann nur direkte Beobachtung die entscheidende Antwort geben. Zwar ist ein Wiederverschmelzen von anormalerweise durch Amitose zerfallenen Kernen bei höheren Pflanzen schon wiederholt beobachtet worden<sup>1)</sup>; die Analogie mit unserm Beispiel ist aber nur eine entfernte; immerhin dürfte diese Angelegenheit erhöhter Aufmerksamkeit wert sein.

Es sei im Anschluß an obige Kritik noch auf einige andere Fehlschlüsse hingewiesen, die wohl fast sicher mit der Mikrotom- und Färbetechnik zusammenhängen. Fig. 3, Taf. I, in Ballys Arbeit stellt einen gelappten Wirtszellkern dar — Bally deutet die Einbuchtungen im Sinne der Beobachtungen von Guttentbergs als Anfänge jener Kanalsysteme. Auch ich traf in meinen Präparaten vereinzelt solche Gebilde, mußte aber erkennen, daß es sich nur um Schrumpfungen handelte. (Analog der Wirtszellkern in Fig. 1 B.) Von Fig. 14, Taf. II, die den Austritt des Nucleolus aus dem Kern darstellen soll, vermutet schon Bally selber, „daß das Mikrotommesser hier einen Schabernack gespielt hat“. Für mich ist diese Erklärung noch viel wahrscheinlicher. Durch einen Zufall kam ich einmal dazu, solche Nucleolusaustritte aus dem Kern direkt in ihrem Zustandekommen zu verfolgen. Ein bereits fertiggestelltes Präparat sollte umgefärbt werden. Zu diesem Zwecke mußte das Deckglas wieder entfernt werden; es geschah dies durch Einweichen in Xylol. Da ich nun das selbständige Abgleiten des Deckglases durch Drücken und Schieben etwas beschleunigen wollte, so bewirkte ich, wie sich bei späterer Durchsicht ergab, Verschiebungen im Präparat selber: bei mehreren großen *Synchytrium*-Kernen waren die Nucleolen verschoben, häufig bis ins Cytoplasma hinausgedrängt, während ich von den meisten mit Sicherheit wußte, daß ich sie vor der Umfärbung an ihrem normalen Platze im Kerne drin gesehen hatte. Der Umstand, daß sie alle nach der gleichen Seite hin verschoben waren, ließ mich als Ursache jenes unvorsichtige Schieben des Deckglases annehmen. Ins gleiche Kapitel der Fehlschlüsse infolge technischer Unvollkommenheiten gehört sehr wahrscheinlich auch Ballys Textfigur 6, die für uns aber keine Rolle spielt.

Es muß zwar als überflüssig erscheinen, wenn ich bemerke, daß man nirgends so sehr auf der Hut sein muß vor Fehlschlüssen wie bei Mikrotompräparaten; und doch scheint eine solche Bemerkung immer wieder zu wenig beherzigt zu werden.

Nach dieser Auseinandersetzung ist es angezeigt, daß ich endlich noch kurz auf die normale Teilungsart, die Mitose selber zu sprechen komme. Ich habe sie — allerdings noch nicht lückenlos

<sup>1)</sup> Schürhoff, Paul N. Karyomerenbildung von *Hemerocallis fulva*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 1913 (405—409). Taf. V. Ders. Amitosen von Riesenkerne im Endosperm von *Ranunculus acer*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 55, 1915 (499—519). Taf. III—IV.

— beobachten können vom 4-Kernstadium hinweg (Fig. 30, Taf. IV). Aber auch ohne diese direkte Beobachtung könnte sie mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden auf Grund der beobachteten Kernzahlen. Ein 2-kerniges Stadium habe ich noch nie beobachten können, dagegen sind mir wohl alle folgenden Kernzahlen begegnet, soweit solche überhaupt zahlenmäßig durch Beobachtung allein feststellbar sind: 4—8—16—32—64 . . . s. o. Solche Zahlen können aber nur durch fortgesetzte Zweiteilung entstehen, was wiederum nur auf dem Wege der Mitose entstanden sein kann. Alle diese Teilungen verlaufen isochron, höchstens können die bereits isolierten Sporangien ein und desselben Sorus sich wie selbständige Zellen verhalten; diese Beobachtung hat schon Bally gemacht (vgl. seine Textfigur 1).

## D. Der Einfluß des Pilzes auf die Nährpflanze.

Seit den klassischen Untersuchungen de Barys und Woronins (1865) galt als absolut feststehend, daß der *Taraxacum*-Pilz sich in der Epidermiszelle seines Wirtes aufhalte, in derselben Zelle, in die er als Schwärmer eingedrungen war, die sich dann infolge der Infektion stark vergrößerte. Außer dieser Vergrößerung wurden keine besonderen Veränderungen festgestellt. In seiner *Chytridineen*-Arbeit stellt nun Bally die Behauptung auf, daß nach Art und Weise der Infektion und Verhalten der Wirtszelle der *Taraxacum*-Pilz dem von Kusano untersuchten *S. Puerariae* gleiche. Für diese Spezies hat Kusano nämlich nachweisen können, daß nicht Epidermiszellen, sondern subepidermale, chlorophyllose Zellen befallen werden und zwar durch Vermittlung der Spaltöffnungen. Diese Zellen werden durch den eingedrungenen Pilz zu gesteigertem Wachstum veranlaßt, welche Erscheinung sich hauptsächlich in der Richtung der Spaltöffnung hin geltend macht, die Schließzellen wohl gar auseinanderdrängt und so den Anschein erwecken hilft, als seien sie selber Epidermiszellen. Daß auch *S. Taraxaci* ein derartiges Verhalten zeige, mußte sehr verwunderlich erscheinen und wäre geeignet gewesen, den früheren Beobachtern nicht gerade das beste Zeugnis auszustellen. Immerhin ist uns Bally selber den Beweis schuldig geblieben; er sagt nur „ich glaube, daß seine (Kusano's) Angaben auch für *Synchytrium Taraxaci* zutreffen“. Außerdem kann durch Infektionsversuche, wie schon de Bary und Woronin ausgeführt haben, leicht gezeigt werden, daß vorzugsweise die ganz jungen,  $\frac{1}{2}$ —4 cm langen Blätter sich infizieren lassen; bei älteren gelingt eine Infektion nur vereinzelt und ausnahmsweise. Bei den jungen Blättern sind aber die Spaltöffnungen zum mindesten noch geschlossen, wenn sie überhaupt schon gebildet sind. Nach all diesen Erwägungen, die ja auch Bally hätten bekannt sein können, ist es mir ganz unbegreiflich, wie man trotzdem noch behaupten kann, daß die Zoosporen durch die Spaltöffnungen eindringen und subepidermale Zellen



infizieren. Wenn man aber die Möglichkeit hat, sich über irgend ein Verhalten Klarheit zu verschaffen an Hand bereits veröffentlichter Untersuchungen, so wird man in erster Linie diejenige Darstellung berücksichtigen — das ist wenigstens logisch —, die sich mit demselben Gegenstand beschäftigte. Während nun K u s a n o die Infektionsart von *Synchytrium Puerariae* festzustellen suchte, haben de Bary und Woronin schon im Jahre 1863 das Eindringen der Schwärmosporen bei unserm Pilz (*S. Taraxaci*) zu beobachten sich vorgenommen und auch tatsächlich gesehen. An ihren instruktiven Figuren (11, 12, 13, 14) kann nichts umgedeutet werden.<sup>1)</sup> Eines sei noch betont: Die erwähnten Beobachtungen der beiden Autoritäten auf mykologischem Gebiete geschahen an frischem, lebendem Material und nicht nur an Mikrotomschnitten. Es ist eigentlich fast überflüssig, wenn ich nun noch beifüge, daß mir in meinen Tausenden von Mikrotomschnitten auch nicht ein einziger Fall vorgekommen ist, der sich im Sinne Ballys resp. Kusanos deuten ließe (vgl. Fig. 1, 12, 13, Taf. II; 16, Taf. III). Ballys Fig. 1 A und B (Taf. I) bedarf keiner derartigen Deutung, sondern nur eines Vergleichs mit parallelen Schnitten durch dieselbe Wirtszelle. Lüdis halbschematische Figur, welche von Bally bei dieser Gelegenheit angeführt wird, besagt ganz einfach, daß bei *S. Taraxaci*, wie schon Löwenthal und auch ich feststellen konnte, häufig nicht auf der Seite eine Gewebevorwölbung (Gallenbildung) erfolge, welcher die Wirtszelle angehört, sondern gerade auf der entgegengesetzten. Die Vergrößerung der Wirtszelle bewirkt nicht das Emporgehobenwerden ihrer selbst, sondern das Ausweichen der darunter befindlichen Zellen nach der Tiefe.

Man wird sich aber auch nicht wundern nach dem Gesagten, wenn man die Nährzellen des Pilzes in der Epidermis der Oberseite gut wie der Unterseite der Blätter antrifft; nach Bally wäre dies nicht gut verständlich, da ja bekanntlich die Spaltöffnungen an der Oberseite viel spärlicher vorkommen, als auf der Unterseite.

Ebensowenig wie die Behauptung Ballys von der hypodermalen Natur der Nährzellen kann ich eine zweite gelten lassen: daß durch ein vom Pilz abgegebenes Enzym die Membranen der Zellen, welche die Wirtszelle umgeben, aufgelöst werden und so ein Symplast entstehe. Auch diese Erscheinung hat Kusano bei *S. Puerariae* beobachtet. Bally übertrug diese Beobachtung ebenfalls auf *S. Taraxaci*; als Beweis dient ihm die Textfigur 2, wo die Erklärung dazu lautet: „von den umliegenden Zellen befinden sich einige in Auflösung“. In der Tat sieht man bei einigen Zellen aus der Umgebung der Wirtszelle die Membranen als unterbrochene Linien gezeichnet. Trotzdem ist es ihm nicht gelungen, die allein entscheidenden Tatsachen beizubringen, wie dies Kusano (Nr. 12) bei *S. Puerariae* getan hat (seine Fig. 5,

<sup>1)</sup> Ob die entsprechenden Figuren in meiner ersten *Synchytrium*-Arbeit (1907), z. B. Textfig. 6, auch etwa im Sinne Ballys „ungezwungen erklärt“ werden können, mag vorderhand dahingestellt bleiben. Eine diesbezügliche Untersuchung soll später zur Veröffentlichung kommen.

6 und 7). Wenn ein Symplast entsteht, müssen in seinem Raum ebensoviele Kerne nachzuweisen sein, wie Zellen an seinem Aufbau beteiligt waren. Aus meinen eigenen Beobachtungen geht aber hervor, daß auch bei recht alten Stadien des Pilzes, wo schon zahlreiche Kerne die Pilzzelle erfüllen, der Kern der Wirtszelle — und dieser allein — noch ganz deutlich sichtbar ist (z. B. Fig. 12, Taf. II; 25 und 26, Taf. IV). Er läßt sich mit absoluter Sicherheit vom ursprünglichen Wirtszellkern ableiten (Fig. 1, Taf. II), der unter dem Einfluß des Pilzes, gleich wie die Zelle, eine starke Vergrößerung erfahren hat und sich meist als halbmondförmiges Gebilde an die *Synchytrium*-Zelle anlegt, gewöhnlich an deren Außenseite. Er besitzt in der Regel nur einen einzigen Nucleolus. Das Chromatin bildet fast immer ein regelmäßiges, engmaschiges Gerüstwerk mit feinen Knoten.

Bei dieser Gelegenheit sei an die Beobachtungen von G u t t e n b e r g s erinnert, der in den Wirtszellen von *Synchytrium Anemones*, *S. Mercurialis*, *S. anomalum* Zellkerne fand, die sich durch äußere Lappungen und oft sehr weitverzweigte Kanalsysteme auszeichneten. Er führt diese Porenkanäle auf den Einfluß des Pilzes zurück. Bei unserer *Synchytrium*-Spezies habe ich ähnliches nie beobachten können. Leichte Faltungen in den Konturen der Kerne kamen wohl gelegentlich vor, ließen sich aber eher als Schrumpfungen deuten. So erkläre ich mir die unregelmäßig gewellte Umrißlinie auf der konkaven, dem Pilz zugekehrten Seite des Wirtszellkernes in Fig. 2, Taf. II.

## Thesen.

Die wichtigsten Gesichtspunkte, die im vorstehenden ausgeführt wurden, mögen in einigen Leitsätzen niedergelegt werden:

1. *Synchytrium Taraxaci* lebt parasitisch in den Epidermiszellen, und nur in diesen, von *Taraxacum officinale*. Wie schon de Bary und W o r o n i n gezeigt haben, dringen die Zoosporen direkt von außen her durch die Membran in die Wirtszelle ein, nie durch die Spaltöffnungen.
2. Die Wirtszelle vergrößert sich unter dem Einfluß des Pilzes ziemlich bedeutend, erfährt aber keine Überwallung durch benachbarte Zellen; sie bleibt also auch in morphologischer Beziehung Epidermiszelle.
3. Von einer Auflösung der Membranen der benachbarten Zellen und der Bildung eines Symplastes kann keine Rede sein, denn zeitlebens findet sich in der Wirtszelle nur ein einziger, ebenfalls stark vergrößerter Zellkern.
4. Sobald der Pilz ausgewachsen ist, beginnen die Kernteilungen, die stets mitotisch verlaufen. In mehrkernigen Stadien finden die Teilungen synchron statt. Es entstehen so Kernzahlen, die eine regelmäßige arithmetische Progression darstellen (1—2—4—8—16—32—64—128—256 . . . . .). Parallel zum Anwachsen der Zahl der Kerne geht die Abnahme ihrer Größe.

5. Die bisher von den meisten Untersuchern beschriebenen und für normale Teilungen gehaltenen Amitosen sind als pathologische Erscheinungen aufzufassen, hervorgerufen durch den Einfluß der Fixierungsflüssigkeit. Diese ist offenbar imstande, Spannungsdifferenzen in und außerhalb des Kernes zu erzeugen, die zum Platzen desselben führen können. Bei der bedeutenden Größe der ersten Kerne ist es leicht verständlich, daß gerade diese großkernigen Stadien am ehesten solche „amitotische“ Kernstrukturen zeigen.
6. In dieser Empfindlichkeit der Fixierungsflüssigkeit gegenüber liegt der wesentliche Grund für das so seltene Auffinden von Teilungen des Primärkernes, sowie der nächstfolgenden großkernigen Generationen. Dazu kommt noch, daß offenbar während der Mitose die Kerne am empfindlichsten sind.

---

### Literaturübersicht.

1. Bally, Walter, Cytologische Studien an Chytridieen. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **50**. 1911. p. 95—156. Taf. I—V.)
2. Bary, A. de und Woronin M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chytridiaceen. (Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B. **3**. 1865. p. 22.)
3. — Supplément à l'histoire des Chytridinées. (Ann. sci. nat. Tome III. 1865. Fasc. II. p. 30.)
4. Dangeard, P. A., Etude du noyau dans quelques groupes inférieures de végétaux. Note préliminaire. (Comptes-rendus de l'Acad. des sciences. No. 5, 29 juillet 1889.)
5. Dasselbe. (Le Botaniste. 1<sup>re</sup> sér. 15 Déc. 1889. p. 208—210.)
6. — Recherches histologiques sur les champignons. (Le Botaniste. 2<sup>me</sup> sér. 1890—1891. 10 Août. 1890. p. 63—149. Taf. III—VII.)
7. Griggs, Robert F., Some aspects of Amitosis in *Synchytrium*. (Bot. Gaz. **47**. 1909 p. 127—138. pl. III—IV.)
8. — Mitosis in *Synchytrium* with some observations on the individuality of the chromosomes. (Bot. Gaz. **48**. 1909. p. 339—358. pl. XVI—XVIII.)
9. Guttentberg, Hermann Ritter von, Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **46**. 1909. p. 453—477. Taf. XIII—XIV.)
10. Harper, R. A., Cell Division in Sporangia and Asci. (Ann. of Bot. **13**. 1899. p. 467—525.)
11. Kusano, S., On the Nucleus of *Synchytrium Puerariae* Miyabe. (The Bot. Mag. Tokyo. **21**. 1907. (No. 245.) p. 118—121.)
12. On the cytology of *Synchytrium*. (Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. 2. **19**. 1907. p. 538—543. 1 Taf.)
13. Studies on a Disease of *Puerariae* caused by *Synchytrium Puerariae*. (The Bot. Mag. Tokyo. **22**. 1908. (No. 252.) p. 1—2. Taf. I.)
14. — A Contribution to the Cytology of *Synchytrium* and its Hosts. (Bull. of the College of Agriculture, Tokyo Imperial University. **8**. 1909. (No. 2.) p. 79—147. pl. VIII—XI.)

15. L ö w e n t h a l , Waldemar, Tierversuche mit *Plasmodiophora brassicae* und *Synchytrium Taraxaci* nebst Beiträgen zur Kenntnis des letzteren. (Ztschr. f. Krebsforschung. **3**. 1905. p. 46—60. Taf. II.)
16. Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen. (Archiv f. Protistenk. **5**. 1905. p. 227—239. Taf.)
17. L ü d i , Rudolf, Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceen. (Hedwigia. **40**. 1901. p. 1—44.; **41**. 1902. p. 1—10. [Diss. Bern].)
18. P e r c i v a l , John, Potato „Wart“ disease: the life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Percl. (Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. **2**. **25**. 1910. p. 440—447. Taf. I—III.)
19. R o s e n , Felix, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. **6**. 1893. p. 237—266.)
20. R y t z , Walther, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. (Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. **2**. **18**. 1907. p. 635—655, 799—825. 1 Taf. [Diss. Bern].)
21. — Über *Synchytrium*, eine Gruppe einfachster, gallenerzeugender Pilze. (Mitt. Natf. Ges. Bern. **1916**. Sitzungsber. v. 29. April 1916.)
22. — Cytologische Untersuchungen an *Synchytrium Taraxaci* de Bary et Woronin. (Ber. Schweiz. Botan. Ges. Heft XXIV/XXV. 1916.)
23. S t e v e n s , Frank Lincoln and S t e v e n s , Adeline Chapman, Mitosis of the Primary Nucleus in *Synchytrium decipiens* Farlow. (Bot. Gaz. **35**. 1903. p. 405—415. pl.)
24. F. L., Some remarkable nuclear structures in *Synchytrium*. (Ann. Mycol. **5**. 1907. p. 480—484. Taf. XIII.)
25. T o b l e r geb. Wolff, Gertrud, Die *Synchytrien*. Studien zu einer Monographie der Gattung. (Archiv f. Protistenk. **28**. 1913. p. 141—238. Taf. 10—13.)

### Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe eines Abbéschen Zeichenapparates entworfen, die feineren Details aber ohne denselben bei stärkeren Vergrößerungen ergänzt. Zur Untersuchung benutzte ich teils ein Leitz-Mikroskop, teils ein Zeiß-Instrument, das mir Herr Professor Dr. Ed. Fischer gütigst zur Verfügung stellte.

#### T a f e l I I .

##### A. Einkernige Stadien.

- Fig. 1. Junge Pilzzelle in einer noch wenig vergrößerten Epidermiszelle, deren Kern schon eine erhebliche Vergrößerung erfahren hat. Die subepidermalen Zellen führen zahlreiche Chromatophoren, den Epidermiszellen und solchen, die sich von ihnen ableiten lassen, fehlen sie. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 878.)
- Fig. 2. Noch nicht ganz ausgewachsene Pilzzelle mit großem Kern; darin sind ein homogener, kugelig Nucleolus und zahlreiche körnige, aber unregelmäßig verteilte Chromatinmassen zu unterscheiden. Außen an der Pilzzelle der voluminöse, halbmondförmige Kern der Wirtszelle. Seine gegen den Pilz zugekehrte, wellige Kontur scheint auf eine Schrumpfung hinzudeuten. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 1240.)

- Fig. 3. Ausgewachsene Pilzzelle mit großem blasenförmigem Kern; dessen Nucleolus ist noch kompakt (ohne Vakuolen), aber von halbmondförmiger Gestalt; das Chromatin hat sich in Fäden angeordnet. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 1240.)
- Fig. 4. Ausgewachsene Pilzzelle. Kern mit 2 vakuolisierten Nucleolen; Chromatin zu Fäden angeordnet. Außen an der Pilzzelle, dicht angeschmiegt, der Kern der Wirtszelle (typisches Bild), mit 2 Nucleolen. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1170.)
- Fig. 5. Ausgewachsene Pilzzelle mit bläschenförmigem Kern; Nucleolus scheibenförmig, stark vakuolisiert, besonders am Rande; Chromatin spärlich, als perlschnurartiger Faden über dem Nucleolus liegend. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 1240.)
- Fig. 6. Kern aus einer ähnlichen *Synchytrium*-Zelle, in 2 Bildebenen gezeichnet: die eine zeigt das Chromatingerüst als starre, sich kreuzende Fäden mit knotigen Verdickungen, die andere stellt nur den scheibenförmigen, stark vakuolisierten Nucleolus dar. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 1170.)
- Fig. 7. Ausgewachsene Pilzzelle mit einem Zellkern, dessen Chromatingerüst durch deutliche Perlschnüre dargestellt ist. Der Nucleolus ist in diesem Schnitt nicht sichtbar. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1170.)
- Fig. 8. Ausgewachsene Pilzzelle mit bläschenförmigem Kern. Der Nucleolus weist unbestimmte Umrisse auf mit fadenartigen Fortsätzen -- wohl eine Folge des Aufplatzens der Randvakuolen. Chromatin spärlich, eine dunkelgefärbte, perlschnurartige Masse. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 1240.)

### B. Mehrkernige Stadien.

Alle Kerne gleichgroß.

- Fig. 9. Schnitt aus einem 4-Kernstadium (2 Kerne ganz, ein dritter nur teilweise, der vierte gar nicht sichtbar). Die einzelnen Kerne zeigen Strukturen analog denen in Fig. 5 und 6, der Nucleolus ist aber hier im Profil (halbmondförmig) sichtbar. Das Plasma der Zelle ist auf der einen Seite von peripheren Vakuolen durchsetzt. (Fix. Juel, ting. Haematoxylin, Vergr. 1170.)
- Fig. 10. 16-Kernstadium. Die Strukturen der einzelnen Kerne erinnern an Fig. 3: Nucleolus halbmondförmig (im Profil), nicht vakuolisiert. *a* = einzelner Kern aus einem parallelen Schnitt durch dieselbe Zelle; Nucleolus ringförmig. (Fix. Flemming, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)
- Fig. 11. 32 (?) -Kernstadium. Die einzelnen Kerne gleichen denen in Fig. 10 und Fig. 3. (Fix. Juel, ting. Pianese, Vergr. 652.)
- Fig. 12. Mehrkernige *Synchytrium*-Zelle in einer sehr stark vergrößerten Epidermiszelle des Blattes von *Taraxacum officinale*. Plasma der Pilzzelle an den Rändern mit Vakuolen. Kerne in ihrer Struktur analog denen in Fig. 11, 10 und 3. An der Außenseite der Pilzzelle ist der Kern der Wirtszelle bemerkbar (vgl. Fig. 4 und 1). (Fix. Guignard, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

Fig. 13. Vielkernige *Synchytrium*-Zelle, noch älteres Stadium als Fig. 12, aber sonst durchaus analog. 13a einzelne Kerne daraus stärker vergrößert, entsprechen völlig denen in Fig. 12. (Fix. Guignard, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

### C. Einkernige Stadien

in anormaler Teilung begriffen.

Fig. 14. Ausgewachsene Pilzzelle; Kern mit einseitiger Aussackung als Folge der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit. Der Nucleolus ist deutlich vakuolisiert, zeigt aber gegenüber dem Chromatin keine scharfe Trennung und auch keine ausgesprochene Verschiedenheit in der Färbung. (Fix. Juel, ting. Haematoxylin, Vergr. 1170.)

Fig. 15. Ähnlich dem vorigen Beispiel. Der Nucleolus zeigt ebenfalls eine unregelmäßige Lappung, indem die eine Hälfte in der Bildebene scheibenartig, die andere aber senkrecht zur Bildebene ringwulstartig ausgebildet ist. Die färberische Differenzierung war hier noch vorhanden: Chromatin rotviolett, Nucleolus tiefrot. (Fix. Juel, ting. Haematoxylin, Vergr. 1170.)

### T a f e l I I I .

### D. Mehrkernige Stadien.

Kerne ungleich groß.

Fig. 16. Ähnliches Stadium wie in Fig. 12, aber Kerne ungleich groß: neben einem großen Kern mehrere kleinere Kerne, die alle mehr oder weniger unregelmäßige Strukturen aufweisen (man vergleiche damit die Kerne in Fig. 12 z. B.). (Fix. Guignard, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

Fig. 17. Pilzzelle mit (in diesem Schnitt) 2 großen und 4 kleinen Kernen. Das Chromatin ist, wenn überhaupt vorhanden, als große Körnermasse sichtbar und oft nicht mehr von den Nucleolen deutlich zu unterscheiden. Letztere in den kleinen Kernen in Einzahl, in den großen aber zu mehreren. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

Fig. 18. *Synchytrium*-Zelle mit eigenartig blasenförmigen Vakuolen, die sehr wahrscheinlich als „Kerne“ oder „Kernhöhlen“ anzusprechen sind. In einzelnen von ihnen sind noch chromatinartige Körner vorhanden. Wo solche Chromatinkörner scheinbar isoliert im Plasma zu liegen scheinen, ist stets bei genauerer Untersuchung ein deutlicher, mehr oder weniger scharf abgegrenzter Hof nachzuweisen, der als Kernhöhle anzusprechen ist. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

Fig. 19. *Synchytrium*-Zelle mit nahezu gleichgroßen, aber unregelmäßig verteilten Kernen; letztere liegen einseitig gehäuft in der Zelle, eine Anomalie, die sehr wahrscheinlich ebenfalls dem Einfluß der Fixierungsflüssigkeit zuzuschreiben ist. Ihre Nucleolen sind vakuolisiert (vgl. Fig. 5 und 6); das Chromatin ist nur als feinkörnige Masse im Kernraum sichtbar. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

Fig. 20. Pilzzelle, deren Plasma auf der Seite des Scheitels der Wirtszelle feinkörnig-engmaschig, auf der Gegenseite aber grobvakuolisiert er-

scheint, deren Kerne sehr verschieden von Gestalt und ganz ungleichmäßig verteilt sind; die einen klein, ohne deutlich in Nucleolus und Chromatin zu scheidenden Inhalt, die andern ziemlich groß, von ungefähr demselben Durchmesser, aber zu einem Klumpen gehäuft, mit deutlich unterscheidbarem Nucleolus (dieser oft vakuolisiert). Die Fixierungsflüssigkeit hat hier offenbar eine wenigkernige Pilzzelle derart getroffen, daß die Kerne zum Teil geplatzt, zum Teil aber zu einem dichten Haufen zusammengedrückt sind. Das beim Platzen ins Cytoplasma hinausgelangte Chromatinmaterial scheint nicht immer von einem kernhöhlenartigen Hohlraum umgeben, sondern oft frei zu liegen. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

Fig. 21 *a—m*. Serie von 12 Schnitten durch dieselbe Zelle; der erste und letzte Schnitt wurde weggelassen, weil ohne Kernfragmente. Schnitt *e* ist ebenfalls kernlos; er trennt deshalb die Zelle in zwei ungleiche Hälften: die erste (*a—d*) führt im wesentlichen 2 größere Kerne nebst einer Anzahl kleinerer. Der fast genau in der Mitte liegende hatte offenbar Kugelgestalt, während der andere, große, sich durch große Lappen auszeichnet, in denen große, vakuolisierte, unregelmäßig gestaltete Nucleolen mit fadenartigen Fortsätzen zu bemerken sind. In der andern Zellhälfte (*f h*) liegen 2 ungefähr gleichgroße Kerne. Ihr Inhalt ist aber allem Anschein nach nicht ganz normal (Nucleolen vermehrt, Chromatin grobkörnig). Schnitte *l* und *m*, der Vollständigkeit halber hier noch beigegeben, zeigen nicht näher definierbare färbare Massen (Kernfragmente?). Es dürfte sich hier ursprünglich um ein 2-Kernstadium gehandelt haben; dabei wurden die 2 Kerne im Momente, da sie sich zur neuen Teilung anschickten, von der Fixierungsflüssigkeit überrascht. Der zuerst betroffene (in *a—d*) platzte auf, während der andere noch die Teilung (wahrscheinlich in beschleunigtem Tempo) zu vollenden vermochte ohne Schaden zu nehmen. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 652.)

#### T a f e l I V.

##### Verschiedene mitotische Kernteilungsphasen.

- Fig. 22. Verschiedene Spindelfiguren aus derselben Zelle; sie erweisen sich deutlich als intranucleär. Die Chromosomen können nicht sicher gezählt werden. Bei zwei Spindeln (unten links) sind in der Gegend eines Pols Nucleolen wahrzunehmen. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 23. Spindelstadium in Anaphase. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1170.)
- Fig. 24. Spindeln sehr lang und schmal. Nucleolen ringförmig oder Platten mit Ringwulst. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 25. Als Spindeln können hier wohl einige schwach gefärbte fadenartige Strukturen gelten. Nucleolen ringförmig, mitunter einseitig offen. An der Außenseite der Pilzzelle ist der halbmondförmige Kern der Wirtszelle in typischer Form sichtbar. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 26. Ähnlich wie Fig. 25. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 27. Aus der gleichen Serie wie Fig. 26. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)



- Fig. 28. Telophasen. Spindeln sehr lang ausgezogen. An den Polen scheinen neue Kernräume gebildet zu sein. Einige Strukturen bleiben undefinierbar (Nucleolen?). (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 29. 2 Spindeln neben zwei vakuolisierten Nucleolen. Die Kernhöhle war hier nicht sicher nachzuweisen. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 30. Drei Schleifengruppen — in einem parallelen Schnitt noch eine vierte — scheinen auf ein 4-Kernstadium in Teilung (Telophase?) hinzuweisen. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 1480.)
- Fig. 31. Keine Spindelstrukturen sichtbar, wohl aber jene ringwulstigen Nucleolusscheiben, zum Teil einseitig aufgebrochen, wie in Fig. 26 und 24. (Fix. Juel, ting. 3 Farben, Vergr. 760.)
-







