

## **Dictyostelium mucoroides.**

Ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten.

von **Dr. Oscar Brefeld.**

*Eine Untersuchung aus dem botanischen Laboratorium in Halle.*

Mit drei Tafeln.

Auf einer Reihe von Culturen mistbewohnender Pilze, die ich den Winter unterhielt, begegnete ich zu Ende der Blüthezeit von *Mucor Mucedo*, der in stolzer Ueppigkeit die unerschöpflich reiche Pilzflora auf diesem Nährboden einleitet, nicht selten einer Art von Sporen, die zwar wenig in ihrer Form, aber bedeutend in der Grösse von denen jener *Mucorspecies* abwichen. Sie hatten wie diese cylindrisch-längliche, zu beiden Enden abgerundete Gestalt (Fig. 1, Taf. I), die durchschnittliche Länge betrug 0,004 MM., während sie in der Breite 0,0024 MM. massen, Grössenverhältnisse, die nahezu um das Dreifache gegen die Sporen von *Mucor Mucedo* zurückbleiben. Die enorme Massenhaftigkeit, mit der die kleinen Sporen oft in dem Tropfen Wasser des Objectträgers zum Vorschein kamen, zog vornehmlich meine Aufmerksamkeit an. Sie waren auch häufig an Fäden in Klumpen angehäuft. Die parenchymatische Structur dieser Fäden legte damals die Vermuthung nahe, dass die Sporen zufällig dort anhafteten und dass sie selbst kleine Parteen pflanzlichen Gewebes seien, das auf seinem Wege durch den Leib des Thieres aus dem Zusammenhange getreten. Meine weiteren Bemühungen, diese in Form und Masse von denen anderer Pilze, die auf dem Mist vorkamen, so abweichenden Sporen auf bestimmten Ursprung zurückzuführen, blieben zunächst erfolglos. Eine neue Cultur von Kaninchenmist gab mir über ihre Herkunft ganz unerwartet Aufschluss. Sie blieb abweichend von allen früheren Culturen durch 6 Tage völlig pilzfrei, dann erst zeigten sich, wie es äusserlich schien, sehr schwache, kurzgestielte *Mucorfruchtträger* mit ganz weissen, ungewöhnlich dicken Sporangien. Bei einer zufälligen Berührung derselben mit einer Nadel blieb das ganze Sporangium an dieser hängen, den Fruchtträger nackt zurücklassend; ein Umstand, der mich zur näheren Besichtigung veranlasste. Zu meiner Ueberraschung bestand bei einem vorsichtig mit der Pincette abgenommenen Fruchtträger das leicht zerfliessende Köpfchen aus den obenerwähnten kleinen Sporen, die in ungeheurer Menge von der Spitze eines

fadenförmigen Fruchträgers abflossen, der deutlich parenchymatische Structur zeigte (Fig. 26, Taf. III). Auch bei mit grösster Vorsicht abgehobenen Fruchträgern gelang es mir nicht, deren Mycelium zu finden, eben so wenig die das Sporangium muthmasslich umgebende Membran. Sie befanden sich sämmtlich im gleichen Stadium der Sporenreife und gaben nach keiner Seite einen Fingerzeig über ihre Entwicklung. Ich versuchte nun diese auf dem Wege der Cultur der Sporen kennen zu lernen, und liess mich bei dem weiten Felde, das der Vermuthung offen lag, zunächst von der Idee leiten, dass es sich hier um einen Parasiten handelte, der die Fruchträger von *Mucor* befallte. Ich säete also Sporen des neuen Wesens mit *Mucor*sporen zusammen aus, machte aber gleichzeitig Aussaaten von den Sporen ohne *Mucor*. Die Sporen wurden zu diesem Zwecke einfach in den Tropfen eines filtrirten Decoctes gebracht, wie man es durch Auskochen frischen Pferdemistes gewinnt, und mit dem Objectträger unter einer Glocke in feuchter Luft gehalten. Ich will bemerken, dass ich diese Aussaaten sehr sparsam machte, d. h., dass nur etwa gegen 30—40 Sporen in dem Culturtropfen vertheilt waren, um eben von der einzelnen Spore aus die Entwicklung sicher und genau verfolgen zu können und so die Gefahr eines Irrthumes möglichst auszuschliessen. Schon am 3. Tage war die erste Cultur völlig von *Mucormycelium* durchwachsen, von dem grosse Fruchträger in die Luft ragten. Sie waren ganz normal entwickelt, nirgends zeigte sich ein Mycelium von den anderen Sporen. Ebenso wenig war dies bei der zweiten Cultur der Fall, in der ich am 4. Tage noch einige unveränderte Sporen fand, während deren Mehrzahl durch die unvermeidlichen Bacterien, die sich in jeder Mistdecoctcultur bald massenhaft einstellen, wie ich glaubte, verdeckt waren. Am 6. Tage unverdrossener Besichtigung, die nie zur Auffindung eines Mycelium führte, zeigten sich plötzlich am Rande der Cultur mehrere Fruchträger, die zwar kleiner, aber sonst völlig identisch waren mit denen auf dem Kaninchenmiste (Fig. 29, Taf. III). Ganz wie dort war der Stiel dieser Fruchträger aus parenchymatischen Zellen aufgebaut, im einfachsten Falle auf eine einzige Zellreihe reducirt; die sehr kleinen kugeligen Köpfchen waren leicht zerfliesslich und verbreiteten in Wasser ganz dieselben Sporen, nur bei der geringen Ueppigkeit weit weniger massenhaft. Hier konnte es bestimmt festgestellt werden, dass die Fruchträger ohne alles Mycelium aufgewachsen waren. Die Sporen hatten also offenbar gekeimt, doch in einer von der Erwartung so abweichenden Art, dass es der Beobachtung entgangen war. Um Unreinlichkeiten und störende Einflüsse auszuschliessen, versuchte ich nun weitere Culturen in Wasser zu machen; aber noch nach acht Tagen blieben die Sporen unverändert. Ich ging zum Mistdecocte zurück und

stellte dieses vorsichtiger, zur besseren Haltbarkeit concentrirter dar, als früher. Nach zweimaliger Filtration durch doppelte Filter wurde es nochmals ausgekocht und nie anderes, als ganz frisches Decoct zur Cultur verwendet. Da es sich nun nicht mehr um die Verfolgung von Keimschläuchen und Mycelium handelte, glaubte ich mehr Vortheile bei massenhafter Aussaat zu finden und verwendete für die Folge das ganze Köpfchen eines Fruchträgers zu je einer Cultur.

So gelang es mir, die Untersuchung von der Keimung der Sporen bis zum fertigen Fruchträger zu Ende zu führen, als deren nächstes Resultat sich die Kenntniss eines bisher unbekanntem, meines Wissens nirgends beschriebenen Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten herausstellte.

Es wurden gleichzeitig mehrere Culturen zur vergleichenden Beobachtung hergerichtet; die Sporen lagen in diesen so zahlreich, dass man mehr als Hundert in einem Gesichtsfelde übersehen konnte. Sie behielten während der ersten 24 Stunden ihre ursprüngliche Form unverändert bei, auch zeigte die glatte, durchsichtige Membran keine Veränderung des gleichförmigen Inhaltes. Am folgenden Tage hatte sich ihre Gestalt mehr der Eiform genähert. Diese Veränderung war die Folge einer stattgehabten Quellung, die vorzugsweise in Richtung der Breite gewirkt hatte. Die Zunahme des Volumens mochte etwa ein Drittel der ursprünglichen Grösse betragen. Im Innern dieser gequollenen Sporen wurden weitere Anzeichen eintretender Lebendthätigkeit sichtbar; ihr Inhalt war in beständiger Veränderung begriffen. Es trat eine kleine Vacuole auf, die bald rechts, bald links und zu beiden Enden erschien und wieder verschwand. Neben dieser waren Körnchen wahrzunehmen, die ebenfalls ihren Ort wechselten (Fig. 2 b., Taf. I). Die Vermuthung, in diesen regelmässig wiederkehrenden Erscheinungen die Vorboten beginnender Keimung zu erkennen, erhielt am nächsten Morgen die Bestätigung durch die Auffindung höchst zarter leerer Membranen, die genau die Gestalt und Grösse der Sporen hatten (Fig. 2 a., Taf. I). Gleichzeitig wurde eine Anzahl kleiner Amoeben bemerkbar, die munter umherkrochen, kleine Fortsätze treibend und wieder einziehend, bald hier, bald dort in ihrem bewegten Innern Vacuolen entstehen und verschwinden lassend. Sie hatten aller Wahrscheinlichkeit nach aus den leeren Membranen der Sporen ihren Ursprung genommen. Sehr bald gelang es mir denn auch, den Act der Keimung in einer ganzen Reihe von Fällen genau zu beobachten. Es tritt aus einer apicalen Oeffnung der Membran, die wahrscheinlich an dieser Stelle resorbirt wird, der Sporenhalt langsam aus (Fig. 2 c., Taf. I). Während die eine Hälfte noch in der Membran steckt, erleichtern schon auftretende kleine

Fortsätze der freien Hälfte den Austritt. Dabei erhält die sehr zarte Sporenmembran nicht selten einen seitlichen Riss, wodurch die Entleerung beschleunigt wird (Fig. 2 a., Taf. I). Die kleine Amoebe beginnt sofort, nachdem sie die Hülle verlassen hat, ihre kriechende Bewegung. In Fig. 2 d., Taf. I sind eine Reihe von Formveränderungen einer eben ausgeschlüpften Amoebe dargestellt, deren Folge eine ziemlich schnelle Locomotion ist. Die jungen Amoeben lassen in ihrem Innern eine Menge feinerer Körnchen erkennen, die namentlich deutlich hervortreten, wenn sie durch das Anwachsen der Vacuolen zur Seite gedrängt werden (Fig. 3 a., Taf. I). Begegneten sich Amoeben, wie es bei deren Masse in den Culturen häufig war, so legten sie sich eng an einander, umschlossen sich nicht selten so, dass für Momente eine scheinbar völlige Homogenität der Masse eintrat (Fig. 3 b., Taf. I); dann wurde die Grenze ihrer Berührung wieder deutlich, an der ausnahmslos wieder Trennung erfolgte. Im Laufe mehrerer Tage war dies Spiel zu sehen. Oft stiessen 5—6 Amoeben zusammen, umschlangen sich fest, krochen über einander, dann trennten sie sich in gleicher Zahl (Fig. 3 c., Taf. I). In diesem Zustande nehmen die Amoeben dauernd an Grösse zu (Fig. 4 a. u. Fig. 5, Taf. I). Nach einiger Zeit beginnt an denselben eine Vermehrung durch Zweitheilung, und zwar war diese Theilung am 3. Tage seit dem Ausschlüpfen allgemein. Die Amoebe nimmt unter Einziehung ihrer Pseudopodien runde, dann längliche Gestalt an, in der Mitte erfolgt eine allmähliche Einschnürung, und diese schreitet fort bis zur völligen Trennung in zwei Hälften unter gleichzeitigem Auftreten wechselnder Fortsätze an beiden (Fig. 4 b., Taf. I). Gelang es im ersten Jugendzustande nicht, auch nicht mit dem Hartnack'schen Immersionsobjective Nro. 9, den Zellkern sicher zu sehen, so trat er in den grösseren Amoeben besonders deutlich hervor (Fig. 5, Taf. I). Zur Zeit der Theilung schwindet er, ohne in den Theilhälften mit gleicher Deutlichkeit sogleich wieder zu erscheinen (Fig. 4 b., Taf. I). Das nicht seltene Vorkommen ungekeimter Sporen in den erwachsenen Amoeben beweist deren Fähigkeit, feste Körper in sich aufzunehmen. In einem Falle waren 3 Sporen während langer Zeit in einer Amoebe sichtbar, ohne verdaut oder ausgestossen zu werden. Eben so wenig gelang es mir bei vielen anderen, oft lange verfolgten Amoeben die Frage sicher zu entscheiden, ob und welchen Antheil die aufgenommenen Sporen an der Ernährung nehmen. Am nun folgenden Tage hatte sich das Ansehen der Amoeben wesentlich geändert. Ihre Substanz war homogener, feinkörniger, der Zellkern nicht mehr zu sehen, die Vacuolen waren kleiner, pulsirten langsam, das wechselvolle Spiel der sehr zarten, spitzen Pseudopodien, wie sie in kurzen Intervallen auftraten und

wieder verschwanden, hatte aufgehört, und so erschienen die Bewegungen der ganzen Amoebe träger. Mit diesem Stadium beschliesst die Amoebe ihre selbstständige Existenz, die mit der Verschmelzung zu einem Plasmodium endet.

Es treten hierbei nun die Amoeben zusammen, ohne sich wieder zu trennen; bald sieht man eine ganze Schaar zu einem Klumpen sich häufen, in dem die Umrisse der einzelnen Individuen noch erkennbar sind, der das Aussehen an- in- und übereinander gekrochener Amoeben hat (Fig. 8 c., Taf. I u. Fig. 31, Taf. II). Er wird für das benachbarte Terrain zum Attractionspunkte, nach dem bald alle umherliegenden Amoeben convergiren. Hier einzeln, dort zu langen mannichfach gestalteten Fäden und Ballen verklebt, fliessen sie allmählich in das Centrum ein. Noch hat hier keine Verschmelzung der Amoeben stattgefunden. Versuche zur Erkennung des Zellkernes, die ich bei anderen Culturen in gleicher Entwicklung machte, überzeugten mich hiervon. Ich sah nach Auflegen eines Deckglases, — das für die Verwendung der Immersionslinse nöthig ward und das in früheren Fällen die Erkennung des Kernes durchaus nicht hinderte — keinen Zellkern, wohl aber eine völlige Auflösung des jungen scheinbaren Plasmodium in Amoeben. Erst ganz allmählich tritt ein wirkliches Verschmelzen ein zu einer Masse, deren Gleichförmigkeit nur von sehr kleinen Vacuolen unterbrochen wird. Die Lebensfrist des so gebildeten Plasmodium ist von sehr kurzer Dauer. Weder die für die Plasmodien anderer Myxomyceten so charakteristischen Strömungen des Protoplasma, noch die damit zusammenhängenden kriechenden Bewegungen der ganzen Masse sind hier wahrzunehmen. Es ist einfach das aus dem Verschmelzen der Amoeben gebildete Uebergangsglied zur Fructification, das im Gegensatze zu allen bisher bekannten Gebilden dieser Art, seien sie Entwicklungsglieder von Myxomyceten oder Monaden etc., des vegetativen Lebens und damit verbundener Lebenserscheinungen und Lebensdauer durchaus entbehrt. Sofort nach erfolgter Verschmelzung der Amoeben und noch während der Zeit, wo aus der Umgebung die umherliegenden Amoeben in Strahlen einfließen, deutet sich die erste Anlage des zukünftigen Sporangium als eine von dem Substrat sich senkrecht abhebende, stumpfe Proeminenz an. Bei einem grossen Plasmodium, das sich eben unter meinen Augen gebildet hatte, gewahrte ich sie zuerst um  $\frac{1}{2}$ 10 Uhr Morgens, als dessen Zusammenhang in der Mitte noch durch eine grosse Lücke unterbrochen war. Die Darstellung dieses Plasmodium ist in Fig. 8, Taf. I versucht, soweit es die schnellen Formänderungen zuliessen. Die totale Verschmelzung ist hier nur erst in der mittleren Hauptmasse erfolgt, in den zahlreichen langen Armen, besonders in dem grossen Complexe (c.) sind die einzelnen Amoeben noch deutlich unterscheidbar.

Nach einer halben Stunde (in der die Lücke auf ein Minimum geschwunden) wurden die Umrisse der Proeminenz deutlicher (Fig 9 a., Taf. I). Nun wurden die Arme, diese scheinbaren Fortsätze des Plasmodium, in dem Masse, als auch hier die Amoeben völlig verschmolzen, schnell eingezogen und schon um  $\frac{1}{2}$  11 Uhr hatte das Ganze das Ansehen der Fig. 10, Taf. II, in weiteren Fristen von je einen halben Stunde die in Fig. 11 u. Fig. 12, Taf. II gezeichneten Gestalten durchlaufend. Gegen 12 Uhr war das Plasmodium abgerundet bis auf eine kleine Spitze; die Anlage des Fruchträgers erschien in der Mitte als grosse, erhabene und dunkle Wölbung (Fig. 13, Taf. II). Im nächsten Bilde sieht man in ihr bei bestimmter Einstellung ein dunkleres Centrum — die Anlage des Stieles (Fig. 14, Taf. II), während am Rande das noch nicht in das Sporangium eingetretene Plasmodium eine stärker lichtbrechende Randschicht erkennen lässt. Die Fig. 15, Taf. II macht den Uebergang zur Kugelgestalt, wie sie von 1 Uhr ab gesehen wurde (Fig. 16, Taf. II).

Bis zu diesem Punkte lässt sich die Entwicklung in allen angeführten Stadien an Objectträgerculturen ohne Anwendung eines Deckglases verfolgen. Sie verlief mit stets gleichem Resultate bei vielen Culturen, die ich beobachtete, aus denen der hier speciell beschriebene Fall beliebig ausgewählt ist.

Es erfolgt nun im Innern die Differenzirung des Stieles, der das Sporangium bei völliger Reife an der Spitze trägt (Fig. 25, Taf. III). Schon die Undurchsichtigkeit der Masse allein hindert die directe Beobachtung dieser Veränderungen, die noch aus einem zweiten Grunde unmöglich wird. In dem Masse nämlich, als die Fruchträger in die Höhe wachsen, wird ihre Stellung bei der Ergänzung der Culturflüssigkeit, an deren Oberfläche sie sich ohne alle Befestigung aufrichten, mehr und mehr schwankend, endlich fallen sie fast ohne Ausnahme um, damit ihr Wachsthum zu beschliessen. Wiewohl nun diese Umstände zwingen, den sichersten Weg der Untersuchung in der Verfolgung allmählicher Veränderung an dem lebenden Individuum zu verlassen, so geben doch die an verschiedenen Punkten ihrer Entwicklung gestörten Zustände vollkommenen Aufschluss über die weiteren Vorgänge. Sie lückenlos von der jüngsten Stielanlage bis zur Sporenreife in stufenweisen Uebergängen zu einem Gesamtbilde zu combiniren, wurde eine grosse Zahl von Culturen in geeigneten Momenten durch Auflegen eines Deckglases unterbrochen und darin die verschiedenen Entwicklungsglieder aufgesucht. In Fig. 17 bis Fig. 25 Taf. III ist eine solche Reihe zusammengestellt.

Schon sehr früh, wenn eben das junge Sporangium sich deutlich in dem Plasmodium abhebt, beginnt die erste Bildung des Stieles. Er ist, wie schon erwähnt, im

fertigen Zustande durch seinen Bau — ein Gewebe aus isodiametrischen Zellen — ausgezeichnet. In seinen Dimensionen wechselt er je nach der Ueppigkeit von einer einfachen Zellreihe bis zu sechs Zellen im Querdurchmesser. Die jüngsten Zustände, die es mir aufzufinden gelang, zeigen schon eine erheblich vorgeschrittene Zellenzahl (Fig. 17 u. Fig. 18, Taf. III) ohne jedoch über den Vorgang selbst auch nur den geringsten Zweifel zu lassen. Die Zellen treten in der Längsaxe der protoplasmatischen Masse einzeln frei auf (Fig. 17, Taf. III). Sie haben Kugelgestalt und sind zu einem mehrreihigen axilen Strange geordnet. Man erkennt bald, dass diese Anordnung durch eine Hülle oder Scheide bedingt ist, die sich in der Axe der Fruchtanlage gleichzeitig mit den Zellen aus dem Protoplasma differenzirt. Diese hat die Gestalt einer ungefähr cylindrischen zarten Röhre, ist nach oben ungeschlossen und umfasst als Mantel die Zellen des Stieles (Fig. 17 bis 21 a., Taf. III). Mit ihrem Wachstum treten neue Zellen in ihr auf, die jüngsten immer höher, als die nächst älteren und nie durch Theilung aus diesen, sondern stets „frei“ aus dem Protoplasma entstehend. In jungen Zuständen scheinen Scheide und Zellen des Stieles sich gleichen Schrittes zu entwickeln, in älteren Stadien eilt dagegen die Scheide der Zellbildung in ihrem Innern entschieden voran (Fig. 21, Taf. III). In dem Masse, als der Stiel sich ausbildet, verändern sich von unten nach oben fortschreitend die Zellen des Stieles innerhalb der Scheide. Sie treten in immer festere Berührung mit einander, um durch gegenseitigen Druck aus der ursprünglichen Kugelform allmählich in eine polyedrische überzugehen und sich endlich zu einem parenchymähnlichen Gewebe zusammenzuschliessen, welches die Scheide des Stieles völlig ausfüllt. Man kann an ein und demselben Stiele diesen Uebergang von unten nach oben leicht verfolgen. In Fig. 19 und 21, Taf. III liegen die Zellen am oberen ungeschlossenen Ende des Stieles ganz frei, aus dem sie leicht hervortreten; sie sind völlig rund, von annähernd gleicher Grösse und zeigen nur einen sehr geringen Inhalt an Protoplasma (Fig. 20, Taf. III). Weiter nach unten berühren sich schon bald die Zellen, sich an den Berührungsstellen allmählich abplattend. Die so entstandenen Intercellularräume werden enger, verschwinden endlich ganz nach dem unteren Theile zu, wo ein lückenloses Gewebe gebildet ist. Dass dieses Gewebe in der eben ausgeführten einfachen Art durch blosses Zusammentreten frei entstandener Zellen und nicht durch weitere Theilung dieser Zellen zu Stande kömmt, lässt sich auch noch aus anderen Umständen herleiten. Zunächst macht der sehr geringe Inhalt an Protoplasma eine Theilung der Zellen schon an und für sich unwahrscheinlich; dann gelang es nie, auch nur Andeutungen einer Theilung zu beob-

achten. Da die Stielzellen von annähernd gleicher Grösse sind, so müsste doch, falls eine Theilung erfolgen sollte, Ausdehnung der Zellen der Scheidewandbildung vorangehen; solche Zellen waren aber nie aufzufinden, im Gegentheile hatten die jüngst entstandenen Zellen die Grösse der älteren, die sich schon unter gegenseitigem Drucke zum Gewebe zu schliessen begannen. Der Druck selbst würde eine sehr einfache Erklärung in der Belastung finden, der die unteren Theile des Stieles bei seinem senkrechten Wachstume durch die überliegenden Zellen ausgesetzt sind, sie hält aber nicht Stich bei horizontal gewachsenen Stielen, in denen auch ohne den Einfluss der Schwere die enge Verbindung der Zellen eintritt. Diese muss innere Ursachen haben, die sich allein auf die Annahme beschränken, dass die Zellen nachträglich eine unbedeutende Volumenzunahme erfahren, welche ausreicht, sie ohne Zwischenräume durch gegenseitigen Druck zu verbinden.

Das Auftreten der Stielzellen in dem Protoplasma des jungen Sporangium schliesst sich den bekannten Fällen freier Zellbildung einigermaßen an, wobei von einer strengen Analogie bei der Sonderheit der Gebilde der Myxomyceten allerdings abzusehen ist. Die Einzelheiten des Vorganges, wie sie in den Ascis der Pilze, bei den Keimbläschen und den ersten Zellen des Endosperm im Keimsack der Phanerogamen bekannt, sind hier der Beobachtung nicht zugänglich. Die einfache Art der Gewebebildung durch äussere Verbindung freier Zellen würde sich der Bildung des Endosperm vergleichen lassen mit dem Unterschiede, dass bei diesem die frei entstandenen Zellen theilungsfähig sind und der Gewebeschluss in den meisten Fällen auch erst durch Theilung dieser Zellen zu Stande kömmt, was dort nie zutrifft.

Mit dem Längenwachsthum des Stieles streckt sich die ganze Masse des jungen Fruchtkörpers senkrecht zum Substrat und auf Kosten ihrer Breite in die Länge. Die sehr dünne, diesen umkleidende Membran vermag der Streckung nur wenig zu folgen, bald zerreisst sie und das Sporenplasma, nicht selten Reste des Membran am unteren Ende des Stieles zurücklassend (Fig. 23 a., Taf. III) wandert diesen entlang in die Höhe, ganz ähnlich wie bei Stemonitis (de Bary: Myxomyceten S. 64). Es zeigt hier eine homogen körnige Beschaffenheit und noch keine Andeutung einer Theilung zur Bildung von Sporen (Fig. 22, Taf. III). Diese erfolgt jedoch sehr bald mit fortschreitender Wanderung zur Stielspitze. Schon Fig. 23, Taf. III lässt die einzelnen Particlen unterscheiden, wie sie den späteren Sporen entsprechend durch simultane Theilung des Protoplasma zuerst auftreten. (Das untere Ende des Stieles trägt hier deutlich die Reste der Membran, die vordem Sporangium und Stiel umkleidete.) Um

sie wird bald je eine Membran angelegt und damit hat die Spore ihre definitive Gestalt erhalten (Fig. 24, Taf. III). Noch ist in der letzten Figur die sehr dünne Membran des Sporangium oben und an der Stelle, wo es unten etwas vom Stiele gelöst ist, zu erkennen. Sie zergeht völlig in dem nun folgenden Zustande völliger Reife (Fig. 25, Taf. III) wahrscheinlich zu einer Gallerte, die die Sporen zusammenhält. In Wasser fliessen diese mit grosser Leichtigkeit auseinander bis nur das nackte Ende des Stieles übrig bleibt; zwischen der zahllosen Menge der Sporen ist nicht die Spur eines Capillitium vorhanden.

Es sind hiernach zwei wesentliche Momente in der Bildung der Fruchträger unterscheidbar: Die Ausbildung des Stieles durch freie Zellbildung, dann die Sporenbildung durch simultane Theilung. Gleich mit der Beendigung des ersten Processes beginnt der zweite und es kommt hierzu in Verwendung die ganze Masse des Protoplasma, die nach der Stielanlage übrig bleibt. Bei *Arcyria* (de Bary: *Myxomyceten* S. 21—23, Taf. 5, Fig. 2) scheint, wenn man vom fertigen Fruchträger ausgeht, äusserlich der gleiche Fall vorzuliegen. De Bary fand auch hier im Stiele in der Grösse von den Sporen unterscheidbare Zellen, die nicht keimfähig waren und die auch noch nach der Sporementleerung den Stiel ausfüllten. Doch entstehen beide, die Sporen und die Stielzellen, nach de Bary durch simultane Theilung, sind also morphologisch gleichwerthig, die letzteren nur durch ihre Grösse und Keimunfähigkeit unterschieden. Die scheinbare Analogie mit unserem *Myxomyceten*, dessen Stielzellen und Sporen morphologisch wie physiologisch durchaus ungleichwerthig sind, sinkt daher zu einer rein zufälligen Aehnlichkeit eines bestimmten Zustandes herab.

Die Membranen der Stielzellen und die Scheide haben die Eigenschaften einer Cellulosemembran; sie färben sich mit Chlorzinkjod tief violett und bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure blau. Sie zeigen diese Reaction schon sehr früh. Man kann mit Hülfe jenes Reagens den Stiel fast bis zu seinen jüngsten Anlagen im Sporangium durch die schön violette Färbung verfolgen, die grell gegen die gleichmässig gelb gefärbte Masse des Sporenplasma absticht. Die Sporen erhalten mit ihrer Reife ebenfalls eine Membran aus Cellulose. Dagegen zeigt die Membran, die das Sporangium bis zu seiner Reife umgibt, zu keiner Zeit deutliche Cellulosereaction. Es ist wohl wahrscheinlich, dass die grosse Neigung dieser Membran zu zerfliessen, für die Regel eher zur Geltung kommt, als sie die Qualität von Cellulose erhalten hat. Dann wäre der umgekehrte Fall immerhin nicht ausgeschlossen und die Membran würde für sehr

kurze Zeit die Eigenschaften einer Cellulosemembran tragen können. Einige nicht hinreichend deutliche Reactionen sprechen für diese Annahme.

Eine Reihe von Objectträgerculturen zeigte nicht immer diesen normalen Entwicklungsgang; ich will sie nicht übergehen, da sie durch eine Reihe von Uebergangsformen nicht uninteressant sein dürften.

Unter einer Menge normal entwickelter Fruchträger fanden sich hie und da zwerghafte Exemplare von Sporangien, in denen es zur Bildung mehrerer Zellen als Stielanlage gekommen ist (Fig. 35 a., b., c., Taf. II), die aber dem schon zur Sporenbildung getheilten Plasma unregelmässig eingebettet sind. Im gleichen Zustande der Entwicklung mit höchst rudimentärem Stiele ist der Fruchträger der Fig. 36; Taf. II begriffen. Das ganze Sporangium ist hier von einer dicken Membran umgeben, die sich um das kurze, hier ausser dem Sporenplasma liegende Stielchen fortsetzt. Manchmal scheint es gar nicht zur Anlage eines Stieles zu kommen, dann wird eine um so dickere Membran um das Sporangium angelegt. Fig. 32 bis 34, Taf. II zeigen mehrere Sporangien der Art in verschiedenen Grössen und Stadien der Entwicklung, aus denen hervorgeht, wie auch ohne Stiel die Bildung von Sporen normal verläuft.

In älter werdenden Culturen auf Objectträgern fand ich diese kleinen Zustände häufig. Ihre Ausbildung geht langsamer vor sich. Von einer derselben habe ich das Bild eines kleinen Plasmodium entnommen (Fig. 30, Taf. II), in dessen Mitte sich ein schon von einer Membran umgebenes junges Sporangium (a.) befindet, das erst am folgenden Tage den nächsten Zustand — die Theilung des Plasma — zeigte. Das umliegende Plasmodium mit seinen Armen war nun zu einem anderen kleinen Sporangium verschmolzen, von denen man in der Regel mehrere nahe zusammen findet. Die dicken Membranen dieser kleinen Sporangien, die sich nur bei unterdrückter Stielbildung entwickeln, sind oft deutlich geschichtet (Fig. 33 u. 34 c., Taf. II), sie werden ebenso wie die rudimentären Stielchen mit Chlorzinkjod violett gefärbt; eine gleiche Färbung zeigten die Sporen in Fig. 34 a. bis c., Taf. II innerhalb der Membran.

Auch unter den grossen Fruchträgern fehlt es nicht an abnormen Bildungen, deren hier mit wenigen Worten gedacht sein mag. Es finden sich einzelne Fruchträger vor, die Seitenzweige gebildet haben, welche das Bild eines Fruchträgers im Kleinen wiederholen; und andere, die auf verschiedenen Höhen des Stieles Sporangien tragen, die einzeln ungestielt sind, oberflächlich betrachtet als Verdickungen des Stieles erscheinen. Beide Fälle finden dieselbe sehr einfache Erklärung. Beim Hinaufsteigen des Plasma zur Stielhöhe trennen sich Theile desselben unterwegs von der Hauptmasse. Zur Zeit,

wo dies geschieht, ist das obere Ende des Stieles noch in Bildung begriffen, es hat also auch der zurückgebliebene Theil noch weitere Fähigkeit, Stielzellen zu bilden, der dann weiter eine Theilung des Plasma zu Sporen folgt. Ordnen sich die Zellen regelmässig an, so stellen sie ein kleines Stielchen dar, das sich als Seitenzweig unmittelbar dem Hauptstiele anschliesst; bei ungeordnetem Auftreten bilden sie nur lappige Verbreitungen des Hauptstieles. Hier wie dort ist die Sporenbildung eine ganz normale.

In älter gewordenen Culturen schien die Lebensenergie der Amoeben noch weiter abzunehmen, sie schickten sich gar nicht zur Bildung eines Plasmodium an. Man sieht sie in ihren Bewegungen allmählich erlahmen und dann nach Einziehung ihrer Pseudopodien eine runde Gestalt annehmen (Fig. 6 a., Taf. I). Noch sind Vacuolen und Kern wahrzunehmen, sie werden erst undeutlich, verschwinden endlich ganz mit der Ausbildung und Ausscheidung einer Membran. Anfangs ist diese dünn und glatt, bald erscheint sie doppelt contourirt; mit zunehmender Mächtigkeit wird sie geschichtet und faltig (Fig. 6 c., Taf. I). In vielen alten Culturen, namentlich da, wo sie am Rande austrockneten, zeigten sich diese encystirten Amoeben; in einer Cultur encystirten sich sämtliche sonst zu ansehnlicher Grösse gediehenen Amoeben, ehe sie austrocknete. Sie wurde zu einem Wiederbelebungsversuche benutzt. Als sie ganz trocken war und einige Tage geruht hatte, wurde sie mit einem Tropfen Wasser benetzt und unter eine Glocke gestellt. Noch nach 5 Tagen war keine Amoebe ausgekrochen. Dies geschah aber bald nach dem Zusatze frischen Mistdecoctes. Schon am folgenden Morgen waren Amoeben und leere Cysten zu sehen, der Inhalt der übrigen wesentlich verändert. In vielen deuteten grössere und kleinere Vacuolen die Wiederbelebung an (Fig. 7 a., Taf. I). Die Vacuolen sind oft stundenlang mit geringem Grössenwechsel sichtbar und keineswegs Anzeichen sofortiger Entleerung. Diese erfolgt langsam aus einer kleinen Oeffnung der Membran (Fig. 7 b., Taf. I), die dann leer zurückbleibt, also ganz so, wie es Cienkowski bei *Licea pannorum* beschrieben hat. Nach dem Ausschlüpfen hat die Amoebe ihr gewöhnliches Aussehen, deutlichen Zellkern und contractile Vacuolen (Fig. 7 c., Taf. I). Sie besitzt auch jetzt die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren. So reichlich diese auch in meiner Cultur eintrat, so war meine Hoffnung, aus diesen Amoeben wieder Fruchträger hervorgehen zu sehen, dennoch vergebens; nach 6 Tagen encystirten sie sich sämtlich von Neuem. Die Membranen der Cysten bestehen nicht aus Cellulose, ich konnte sie nie mit Chlorzinkjod violett färben.

Den Bedingungen der Encystirung der Amoeben ist schwer beizukommen. Eine namhafte Versuchsreihe, die ich zu diesem Zwecke unternahm, führte zu keinem bestimmten Resultate. Doch scheint aus derselben hervorzugehen, dass der Zustand des Substrates, hier der Culturflüssigkeit, deren Constituentien durch ihre schnelle und mannichfache Zersetzung zunächst einen bestimmten Einfluss auf die Entwicklung der Amoeben vermuthen lassen, für die Encystirung von nicht zu wesentlicher Bedeutung ist. Nicht in dem Alter der Culturflüssigkeit, auch nicht in dem langsamen Austrocknen ist die Ursache zu suchen. In Fällen, wo beiden Umständen Rechnung getragen war, fand doch keine Encystirung statt, während sie mehrfach in frischer Culturflüssigkeit eintrat, in der auch gleichzeitig Plasmodien und Fruchträger sich bildeten. Ob die Amoeben an der Oberfläche der Flüssigkeit (also mit der Luft in Berührung) oder untergetaucht sind, ist ganz gleichgültig, in beiden Fällen bildeten sich Cysten. Ebenso erfolgt die Cystenbildung ganz unabhängig von der Grösse der Amoeben und ihrem Alter, ich bemerkte sie mitunter schon am vierten Tage nach der Sporenaussaat. Die Grösse der Cysten ist darnach eine sehr wechselnde, das Durchschnittsmass der grösseren betrug 0,0099 MM., wogegen andere nur von halber Grösse waren. Da es nicht gelungen ist, aus den encystirten Amoeben nach ihrem Ausschlüpfen wieder Fruchträger zu erziehen, so ist der positive Beweis für ihre Identität mit denen unseres Myxomyceten freilich nicht beigebracht. Es kann mit Grund geltend gemacht werden, dass ein Einschleichen anderer Amoeben in die Culturen nicht unmöglich gewesen sei. Doch die grosse Vorsicht, die bei vollkommener Reinheit des Materials stets beobachtet wurde, die völlige Gleichheit der sich encystirenden und aus den Cysten wieder ausschlüpfenden Amoeben mit den übrigen, die kaum denkbare Möglichkeit, dass einzelne zufällig hineingekommene Amoeben sich in kurzer Zeit unter gänzlicher Verdrängung der vorhandenen so kolossal vermehrt haben können, lassen es jedenfalls zu, die Cysten mit allerhöchster Wahrscheinlichkeit als Ruhezustände unserer Amoeben anzusehen.

Es war zur Ergänzung meiner Culturversuche noch erforderlich, die nothwendigen Bedingungen der Keimung und Entwicklung näher festzustellen. Das Substrat, auf dem ich den Myxomyceten fand, weist schon mit Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass eine stickstoffreiche Nahrung mit der Entwicklung im engen Zusammenhange stehe. Ich fand dies völlig bestätigt. Bereits zu Anfang dieser Arbeit wurde hervorgehoben, dass die Keimung der Sporen erst bei Anwendung einer stickstoffreichen Culturflüssigkeit gelang; sie erfolgte nicht in gewöhnlichem und destillirtem Wasser. Als ganz stickstofffreie Flüssigkeit wählte ich nun eine 10 % Traubenzuckerlösung und als stickstoff-

arme ein filtrirtes Decoct von Pflaumenmuss. Während langer Zeit, bis eingedrungenes *Penicillium* die Cultur erwürgte, trat keine Keimung ein, die auch mit sehr verdünntem Mistdecocte nicht zu erreichen war. Von anderen Culturen, in denen bereits massenhaft die Amoeben herumkrochen, entfernte ich die Culturflüssigkeit, um sie dann durch Wasser zu ersetzen. Die Amoeben zerfielen zusehends, und bald waren nur mehr die ungekeimten Sporen sichtbar. Bei der sehr grossen Zahl von Culturen, die ich mit stets frisch bereitetem Mistdecocte anstellte, das wieder nur aus frischem Pferdemiste bereitet wurde, machten sich oft merkwürdige Unterschiede in der Entwicklung geltend. In dem einen Falle war die Keimung ganz allgemein, in dem andern nur höchst spärlich. Sie führten mich darauf, ihren Grund in der Qualität des Mistes, resp. in der Nahrung des Pferdes zu suchen und zu finden. Die Excremente des Thieres, das nur mit Hafer gefüttert wird, müssen nothwendig stickstoffreicher sein, als dies bei gleichzeitiger Fütterung mit Heu und Stroh der Fall sein kann. In der That nahmen alle Culturen einen ganz normalen und schnellen Verlauf, als ich nur mehr Decocte der ersteren verwendete.

Aus allem geht unzweifelhaft hervor, dass sowohl zur Keimung wie zur weiteren Entwicklung der Amoeben ein stickstoffreiches Substrat unerlässlich ist. Ich fand dies weiter bestätigt in Massenculturen auf festem Substrat. Ich nahm dazu eine Partie Pferdemist eines nur mit Hafer genährten Thieres. Er wurde in einer verdeckten Schale mit wenig Wasser eine halbe Stunde gekocht, bis nahezu die natürliche Consistenz des Mistes wiederhergestellt war, darauf mehrere Sporangien ausgesät und nun die Schale wohl verdeckt bei Seite gestellt. Durch grössere Concentration und folglich grösseren Reichthum stickstoffhaltiger Bestandtheile war nun dieses Substrat wesentlich von den ungleich verdünnteren Decocten unterschieden, und also auch eine weit üppigere Entwicklung wie bei den Objectträgerculturen zu vermuthen. Am sechsten Tage erschienen die ersten stattlichen Fruchträger, mit denen sich bald die ganze Cultur bedeckte. Hier waren nun die verschiedenen Gestaltveränderungen, die der Fruchträger bis zur Sporenreife durchläuft, auf einmal übersichtlich. Zwischen schon ganz kugeligen Sporangien waren alle möglichen Formenübergänge zu sehen. Hier war ihre Gestalt zu einem Cylinder verlängert, dessen Ende von dem aufragenden Stiele aufgespannt erschien (Fig. 28, Taf. III.), dort war sie schon oval geworden, bei wieder anderen war die Kugelform (Fig. 27, Taf. III.) schon nahezu erreicht. In all diesen Stadien kann man die Fruchträger ohne Schwierigkeit vom Substrat abheben, da die Sporangien von der noch nicht zerflossenen Membran umgeben sind. Die Frucht-

träger erhielten sich in der Cultur mehrere Tage bis allmählich die Sporenmasse des Sporangium den Stiel hinabfloss. In dieser Zeit des Zerfliessens kehrt das wechselvolle Bild aufwachsender Fruchträger oft noch einmal wieder, nur mit dem Unterschiede, dass nun durch eingetretenes Zerfliessen der Sporangienmembran die leiseste Berührung die Formen zerstört. Zu Ende sieht man nur mehr die leeren Stiele auf der Fläche hervorragen. Sie hatten, wie als Beweis ihrer Ueppigkeit erwähnt sein mag, durchschnittlich 6 Zellen Breite, die Sporangien die Dicke eines Nadelknopfes (Fig. 21, Taf. III.). Beim Zerfliessen dieser Sporangien in Wasser blieb stets nach der Trennung der Sporen eine ziemlich unscheinbare kleine Masse am oberen Ende des Stieles haften. Sie war structurlos und verbrennlich und nicht als Andeutung eines Capillitium oder Kalkabscheidung zu deuten. Bei Sporangien von filtrirtem Mistdecocte habe ich sie nie bemerkt, nur bei denen auf unreinem festem Substrate. Sie wird also eine blosser Verunreinigung, vielleicht ein zufälliger Einschluss beim Verschmelzen der Amoeben sein, der bei der Sporenbildung aus dem Plasma wieder abgeschieden wird.

Es lag der Gedanke nahe, das natürliche stickstoffreiche Substrat durch ein künstliches zu ersetzen, um hierdurch den Körpern näher zu treten, die bei der Keimung und Ernährung von Einfluss sind und so die directe Bestätigung der bisher gewonnenen Erfahrung zu erhalten. Ich wählte für diesen Zweck als Culturflüssigkeit verschieden concentrirte Lösungen von Stoffen, die im Mist enthalten sind, zunächst Lösungen von reinem Harnstoff, ferner diese Lösung mit phosphorsaurem Natron und phosphorsaurem Ammoniak versetzt, gleichzeitig Lösungen der letzten Salze mit Traubenzucker, endlich kohlensaures Ammoniak und dieses mit Traubenzucker; es wurde in keinem Falle auch nur die Keimung erreicht. Die saure Reaction des Mistdecoctes, die erwiesene Einflusslosigkeit des Ammoniak und seiner Salze führten zu weiteren Versuchen mit saurer Culturflüssigkeit. Es wurde hierzu als stickstoffhaltige Säure die Hippursäure gewählt und ein Gegenversuch mit stickstofffreien Säuren, der Weinsteinsäure und Citronensäure, gemacht. In der That trat in der Hippursäure regelmässige Keimung und Entwicklung von Fruchträgern ein; dagegen in den beiden anderen Säuren keine Keimung. Die Harnsäure, die für sich in Wasser nahezu unlöslich ist, konnte nur als Kalisalz (von den Salzen das löslichste) Verwendung finden. Die Culturlösung reagirte nicht sauer, und doch fand die reichlichste Keimung und Bildung von Fruchträgern statt, deren Sporen normal ausgebildet waren, wie bei der Hippursäure, und auch wieder keimten. Die zufällige saure Eigenschaft des Substrates ergiebt sich demnach als nicht wesentlich für die Ent-

wicklung, die weiter auch ohne irgend zugesetzte anorganische Bestandtheile erfolgt, sie steht in directer Abhängigkeit zu einer stickstoffreichen Verbindung, der natürlich auch der erforderliche Kohlenstoff nicht fehlen darf; Umstände, die bei der hohen atomistischen Zusammensetzung der Hippursäure und Harnsäure, nicht aber beim Harnstoff völlig zutreffen.

Der Fähigkeit der Amöben, feste Körper in sich aufzunehmen, wurde schon früher gedacht, ohne dass deren Antheil an der Ernährung festzustellen war. Auch bei Anwendung feinzerteilten Carmines gelang es nicht, der Entscheidung der Frage näher zu treten; mit Bestimmtheit liess es sich hier sogar nicht einmal erkennen, ob die Carminkörnchen von den Amöben aufgenommen waren oder nur äusserlich anhafteten. Auf alle Fälle geht die Entwicklung der Amöben ohne feste Nahrungsaufnahme normal vor sich, diese ist also im gegebenen Falle als ganz unwesentlich anzusehen, den zufälligen Erscheinungen sich anschliessend.

Vom Lichte und von der Schwerkraft ist die Ausbildung der Fruchträger ganz unbeeinflusst. Massenculturen gedeihen im Finstern zu gleicher Ueppigkeit wie im Lichte. — Um etwaige geocentrische Krümmungen der Fruchträger beobachten zu können, wurden Aussaaten von Sporen auf Substrat mit senkrecht gerichteter und horizontaler, nach oben und unten freier Oberfläche gemacht. In allen Fällen wuchsen die Fruchträger senkrecht zur Oberfläche des Substrats, gleichviel ob dieses flüssig oder fest war.

Die Wärme beschleunigt die Entwicklung erheblich. Da der letzte Theil meiner Versuche schon in die wärmere Jahreszeit fiel, hatte ich zu einer Vergleichung Gelegenheit. Die Keimung trat schon am zweiten Tage der Aussaat ein, und mit dem Beginn des fünften waren die Culturen mit Fruchträgern bedeckt.

Die Keimkraft der Sporen ist von nur kurzer Dauer. Bei trocken auf Objectträgern aufbewahrtm Materiale war sie nach Verlauf von 6 Wochen bestimmt erloschen. Nach 3 Wochen keimten die Sporen noch ziemlich allgemein, in der fünften Woche nur mehr einzeln, nach der sechsten habe ich nie mehr die Keimung gesehen.

Das Wesen, dessen Untersuchung ich hier, so weit sie mir möglich war, mitgetheilt habe, stellt einen Schleimpilz einfachster Entwicklung dar, der eine Amöbe mit deutlichem Zellkern und pulsirenden Vacuolen in seinen Kreis einschliesst; es mag den Namen *Dictyostelium mucoroides* führen. Die ihm zugehörige Amöbenform ist

wohl *Amoeba Limax* Duj., die neben vollkommener Aehnlichkeit gleiches Vorkommen auf stickstoffhaltigen faulenden Substanzen und Secreten zeigt. Die Reihe der Amoeben, die sich bisher bei den Botanikern und Zoologen einer selbständigen Stellung allerdings nur gezwungener Maassen zu erfreuen hatten, ist hierdurch um ein Glied verkürzt, und für eine sehr häufige, frei lebende Amoebe der genetische Zusammenhang gefunden. Bald nach seinen Myxomyceten-Untersuchungen sprach de Bary (Botanische Zeitung 16. Jahrgang, 1858, über die Myxomyceten, Seite 357) über die Selbständigkeit frei lebender Amoeben Zweifel aus. Ihre Aehnlichkeit mit denen der Myxomyceten liess ihn vermuthen, dass sie Entwicklungsglieder noch unbekannter Schleimpilze seien. Cienkowski schliesst sich in den Bemerkungen, die er seinem Aufsätze — das Plasmodium — (Pringsheims Jahrbücher B. 2, S. 434 und 436) über die schwebende Amoebenfrage anknüpft, dieser Ansicht für einen Theil der Amoeben entschieden an. Er hebt als weitere Analogie die Cystenbildung hervor, die er bei einigen frei lebenden Amoeben beobachtet hat. Bei einer Amoebe mit einem Cytoblasten und contractilen Vacuolen, die er massenhaft auf faulenden Substanzen fand, verfolgte er die Encystirung bis zur Anlage einer derben gefalteten Membran. Die Abbildung der Cyste dieser Amoebe, die er für *Amoeba Limax* hält, stimmt genau mit den von mir beobachteten Cysten überein, und macht es wahrscheinlich, dass er seinen Verdacht an einer Amoebe begründete, deren weitere Entwicklung nun in *Dictyostelium mucoroides* gefunden ist. Der inzwischen durch die Kenntniss der Monaden von Cienkowski (Schulze's Archiv B. 1, S. 204) und eine Reihe von Haeckel (Haeckel, Monographie der Moneren) gefundener Protisten sehr erweiterte Begriff „Amoebe“ gilt zur Zeit für eine Reihe bei so einfacher Structur immerhin einander ähnlicher Gebilde, die ohne Zweifel Entwicklungsglieder heterogener Organismen sind. Für einen Theil von ihnen ist ein Unterkommen bei den Myxomyceten gleich der *Amoeba Limax* mit Sicherheit zu erwarten. Das wird vornehmlich für diejenigen gelten, in denen Zellkern und Vacuolen auf schärfere Differenzirung und höhere Organisation des Protoplasma deuten. Ohne Zweifel existirt noch eine Reihe ähnlicher Myxomyceten, wie *Dictyostelium*, das sich trotz seiner allgemeinen Verbreitung so lange der Erkenntniss entziehen konnte. Ich habe es nachträglich auf beliebiger Miscultur kaum vergeblich gesucht, am sichersten und reichsten aber immer auf Kaninchenmist angetroffen. Seine Auffindung ist durch die leichte Vergänglichkeit des Sporangium, den trügerischen parenchymatischen Stiel, vornehmlich aber wohl durch die äussere Aehnlichkeit mit *Mucor Mucedo* und dessen gemeinschaftliches Vorkommen sehr erschwert. Wohl den meisten

Mycologen, die sich eingehend mit Mistpilzen beschäftigt haben, dürfte es begegnet sein; Prof. de Bary entsann sich seiner bestimmt aus seinem süddeutschen Aufenthalte; es lässt sich sogar mit Sicherheit erweisen, dass seine Untersuchung schon einmal versucht ist, und zwar von Eugène Coemans. In seinem *Spicilège mycologique*\*), worin Coemans eine Reihe von Untersuchungen sehr verschiedener Mistpilze zusammenstellt, sind auch die Mucorineen mit 2 Abhandlungen bedacht. In der zweiten führt Coemans als Hauptresultat seiner Arbeit die Existenz von Pycniden bei den Mucorineen auf. Nach ihm sind diese Organe bei Mucor nicht wiedergefunden, dagegen ist es nach den höchst ausführlichen Untersuchungen von de Bary und Woronin (Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze von de Bary und M. Woronin 2. Reihe S. 13) seit ihrer Veröffentlichung unzählige Mal wiederholt, nicht unwahrscheinlich, dass die Fruchtförmigkeiten von Mucor in ihren allmählichen sich so ungezwungen aneinander anschließenden Uebergängen bis auf vielleicht unwesentliche Zwischenformen eine geschlossene Kette bilden. Coemans selbst hebt den Mangel an Stylosporen bei diesen Pycniden hervor, und gibt ihnen diese Bezeichnung nur, um keine neue zu machen. Eine weitere Disharmonie in der Fruchtfolge ist ihm ebenfalls auffällig; er erwähnt ausdrücklich, dass diese Pycniden erst beim Verblühen von Mucor erschienen seien. In Folge der leichten Zerbrechlichkeit der Fruchttträger hat er über die Entleerung ihrer Sporen nicht ins Klare kommen können. Er vermuthet, dass sie durch eine apicale Pore erfolge, fügt dann aber hinzu, dass die Annahme einer solchen Oeffnung unnütz sei, weil das Sporangium bald von selbst zerfließe. Nach seiner weiteren Beschreibung sind die Pycniden stets gestielt, der Stiel von zelligem Bau, ihre Sporangien wechseln von der runden Kugelgestalt bis zur langgezogenen Flaschenform, sie sind umgeben von einer sehr zarten durchscheinenden Membran, die eine unendliche Masse von Sporen einschliesst. Nach all diesem hält er die Pycniden für metamorphosirte Fruchttträger von Mucor. Die angegebenen Charaktere, ebenso die ihnen beigefügten Abbildungen passen genau auf unseren Myxomyceten, so dass es nicht zweifelhaft sein kann, dass sich Coemans durch das gemeinschaftliche Vorkommen und durch die Aehnlichkeit mit Mucor hat verleiten lassen, ihn als Pycnide in den bunten Formenkreis von Mucor zu ziehen. Was mich anfangs hinderte, dies bestimmt anzunehmen, war der Umstand, dass Coemans seine gestielten Pycniden aus einem Mycelium ent-

---

\*) Extrait des bulletins de l'Académie royale de Belgique 2. Serie tome XVI. Nro. 8.

sprungen abbildet. Doch collidirt in seinem Bilde (Fig. 10) die Dicke des bei 25facher Vergrösserung gezeichneten Mycelium so auffällig mit den natürlichen Dimensionen eines Mucormycelium, dass es nur für eine Zeichnung in Luft gelten kann, wo jeder langgestreckte Körper, an dem der Fruchtsiel haftet, damit verwachsen scheint; dazu war es ja auch eine nothwendige Consequenz der vorgefassten Annahme, dass der Organismus zu Mucor gehöre. Die zellige Membran, die Coemans für das Sporangium abbildet, findet ihre Erklärung in dem getheilten Zustande des Protoplasma, ebenso sind die wenig ausführlichen, fast nur in Luft gemachten Zeichnungen von Coemans auf die leichte Vergänglichkeit der Sporangien zurückzuführen.

Es erübrigt zum Schlusse noch die Frage zu erörtern, welche Stellung im System unserem Dictyostelium anzuweisen sei. Nach dem Mitgetheilten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die nächsten Verwandten desselben die typischen Myxomyceten sind. Wir wollen sie zunächst in Vergleich ziehen, und diesen dann so kurz wie möglich auch über die parasitischen Monaden und Moneren ausdehnen, die den Schleimpilzen in einigen Punkten nahe stehen.

Der Entwicklungsgang der typischen Schleimpilze beginnt mit dem Ausschlüpfen eines cilientragenden Schwärmers aus der Spore. Die Schwärmer vermehren sich durch Zweitheilung eine Anzahl von Generationen hindurch, deren letzte, die Cilien verlierend, die Eigenschaften kriechender Amöben annehmen, die denen von Dictyostelium im Wesentlichen gleich sind. Weiterhin verschmelzen die Amöben unter Verschwinden der Zellkerne in grosser Zahl zu Plasmodien — grossen, frei beweglichen Protoplasmasträngen — die als solche eine Zeit lang vegetiren, an Grösse zunehmen, „wachsen,“ um sich schliesslich zu einem oder mehreren Sporangien zu formen. Diese stellen blasige Behälter dar, in welchen durch simultane Theilung des Protoplasma zahlreiche Sporen, mit oder ohne accessorische Bildungen (Capillitium), entstehen. Alle beweglichen Formen können vorübergehend Ruhezustände eingehen (Encystirung, Sclerotien). Bei den Amöben und Plasmodien ist ferner die Aufnahme und Wiederausstossung fester Ingesta beobachtet, von welchen es wahrscheinlich ist, dass sie dem Ernährungsprocesse der Myxomyceten dienen. — Dictyostelium stimmt nun in seinem Entwicklungsgange darin mit den Myxomyceten überein, dass aus der keimenden Spore nackte, bewegliche, durch Zweitheilung sich vermehrende Primordialzellen — Amöben — ausschlüpfen; dass diese zuletzt in grosser Zahl zu einem Körper verschmelzen, welcher sich zu einem oder einigen Sporangien formt; dass in diesen durch simultane Theilung des Protoplasma wiederum Sporen gebildet werden nach vorheriger

Entwicklung accessorischer Bildungen (Stiel), die vielfach an ähnliche bei der Myxomycetengattung *Stemonitis* erinnern. Auch die Encystirung der beweglichen Zustände kommt dem *Dictyostelium* zu. Sein Entwicklungsgang unterscheidet sich andererseits von dem der typischen Myxomyceten dadurch, dass: 1) der Zustand der cilientragenden Schwärmer gleichsam übersprungen wird, cilienlose Amöben direct aus der Spore entstehen, und 2) dass ein Plasmodium nur transitorisch auftritt, nicht als selbstständig vegetirender Körper, indem in dem Moment, wo die Amöben in Eins verschmelzen, sofort die Formung der Sporangien beginnt. — Von den parasitischen Monaden und Moneren wird es genügen, 2 Repräsentanten, denen sich die übrigen mit untergeordneten Abweichungen anschliessen, vergleichend mit *Dictyostelium* hervorzuheben, und wir wollen hierzu *Monas Amyli* und *Vampyrella Spirogyrae* wählen. Von diesen nähert sich *Monas Amyli* den Myxomyceten wohl am meisten. Von ihr sind Schwärmer bekannt, die auch Amöbenform annehmen, sich durch Theilung vermehren und zu Plasmodien verschmelzen an Stärkekörnern, die sie zu ihrer Ernährung aussaugen. Die Plasmodien, wie der einzelne Schwärmer, umgeben sich hinreichend entwickelt mit einer Membran, theilen ihren Inhalt, aus dem ohne Sporenbildung direct wieder die Schwärmer hervorgehen. Den obigen Unterschieden treten die weiteren hinzu, dass aus den Plasmodien keine besonderen Fruchthälter mit Sporen gebildet werden, dass jeder einzelne Schwärmer sich genau wie ein Plasmodium nach Anlage einer Hülle in Portionen theilt, deren jede einem Schwärmer entspricht. — Bei *Vampyrella* fehlt der Schwärmer, die Amöben verschmelzen nicht zu einem Plasmodium, und theilen sich, gesättigt von dem Inhalte der *Spirogyra*-Zellen, den sie direct in sich aufnehmen, ebenso wie die Schwärmer von *Monas* innerhalb einer erst abgeschiedenen Umhüllung. Hier ist der Ausfall des Schwärmerzustandes die einzige Analogie.

Als Resultat unseres Vergleiches finden wir in *Dictyostelium* einen den typischen Myxomyceten nahe verwandten Schleimpilz, deren Entwicklungsgang hier auf die denkbar möglichste Weise vereinfacht ist. Seine directe Einreihung bei diesen ist nach den oben betonten Unterschieden nicht möglich, es wird daher neben ihnen vorläufig seinen Platz einnehmen, der wohl nicht lange ein vereinsamter sein wird. Doch hiermit ist seine systematische Stellung nur einseitig begrenzt hervorgehoben, und es wird weiter nöthig sein, seine eventuellen Nachbarn auch nach der anderen Seite zu ermitteln.

Bisher gelangte man im System von den typischen Schleimpilzen mit einem nicht

unerheblichen Sprunge zu den eigentlichen Pilzen, da es an Mittelgliedern für einen engeren Anschluss vorerst noch gebrach. Als solches ist nun Dictyostelium eingetreten und wir wollen sehen, ob es die Lücke auszufüllen vermag.

Bei den typischen Myxomyceten bildet das vegetative Leben, die Ernährung, vornehmlich in den grossen, beweglichen, auf festem Substrat umherkriechenden Plasmodien, die feste Ingesta aufnehmen und abscheiden, den Hauptgegensatz zu den Pilzen, die nur von gelösten Nährstoffen leben. Dieser ist bei Dictyostelium nicht mehr vorhanden. Es kommt in filtrirtem Mistdecocte und in Lösungen von Hippursäure etc. zu normaler Entwicklung, und ein vegetatives Plasmodium fehlt ihm gänzlich. Es handelt sich also um weitere Vergleichspunkte mit den Pilzen. — Aus den Sporen von Dictyostelium keimen nackte Primordialzellen, die sich vergrössern und vermehren durch einfache Zweitheilung in einer nicht begrenzten Zahl von Generationen. Von diesen vereinigen sich viele, ein Sporangium mit Sporen zu bilden, von denen wir ausgingen. Stellen wir hier den Entwicklungsgang der Pilze gegenüber, so finden wir zunächst die Vermehrung durch Theilung und Propagation (Conidien), diese oft in verschiedener Form, endlich den Abschluss durch einen Fruchträger, dessen erste Entstehung nach dem Ergebniss vieler, freilich noch nicht allseitig durchgeführter Untersuchungen auf die Vereinigung von zwei Zellen zurückzuführen ist (z. B. die Copulation der Mucorineen). Die Analogie ist sofort auffällig, die Vermehrung durch Theilung und Propagation bei den Pilzen ist der der Theilung der Primordialzellen bei Dictyostelium gleichzusetzen. Auch Mucor vermehrt sich in seiner einfachsten Form durch Sprossung und hiervon sind die weiteren nur graduell abweichend. Es ist im vorliegenden Falle von untergeordneter Bedeutung, ob die aus der Sporen keimende Zelle — nackt oder mit einer Membran umgeben — sofort durch einfache Theilung Vermehrungszellen bildet, oder ob diese erst nach ihrer weiteren Theilung von den mit einander in Verbindung bleibenden Zellen (Mycelium) gebildet werden, und ob sie von ihnen einzeln oder in Mehrzahl (Sporangien) erzeugt werden. Gerade bei Mucor haben wir den verschiedenen Ausdruck für denselben Vorgang der Vermehrung in der einfachen Sprossung und dem Formenspiel der Sporangien. Der Unterschied zwischen den Pilzen und Dictyostelium besteht also, bei der Analogie in der ersten Art der Fortpflanzung, nur mehr in der Bildung der letzten Fruchform, die hier wie dort den Lebensgang abschliesst. Sie entsteht bei den Pilzen aus der Vereinigung von zwei Zellen, bei Dictyostelium aus der Verschmelzung von mehr als zweien derselben. Die physiologische Bedeutung dieses letztgenannten Vorganges der Verschmelzung, die Frage, ob damit ein

geschlechtlicher Act vollzogen wird, und der daraus erzeugte Fruchtkörper als ein geschlechtlich erzeugter anzusehen ist, kann hier, wo wir von der einfachen Thatsache und ihrem morphologischen Werthe ausgehen, ganz unerörtet bleiben. Ich will nur allein an den Umstand erinnern, dass schon bei den Algen die Verschmelzung von mehr als zwei Zellen zur Fruchtbildung ausnahmsweise vorkommt, (de Bary Conjugaten S. 13. Taf. I. Fig. 17 b.) die hier als Regel gilt. Lassen wir die vegetative Seite aus dem Spiele, so gilt für die typischen Myxomyceten dasselbe, was von Dictyostelium gesagt ist. Die Formänderung der Primordialzellen, der nicht sofortige Beginn der Fruchtbildung mit deren Verschmelzung, sind Unterschiede zweiten Ranges, die hier nicht in Betracht kommen.

Nach den gewonnenen Gesichtspunkten kann eine Verbindung der Schleimpilze mit den Pilzen in Dictyostelium sehr wohl angeknüpft werden, sie kann sogar ohne Verlust des Hauptcharakters in einer einfacheren Form kaum gedacht werden. Es kömmt nur in Frage, wo sie am leichtesten vermittelt wird. — Unter den in ihren Fruchtformen meist unvollständig bekannten Pilzgruppen werden wir auf die wenigen recurriren müssen, die genauer untersucht sind. Zu diesen gehören die schon mehrfach in unserem Vergleiche erwähnten Mucorineen; sie haben den Vorzug, dass bei ihnen der Charakter der Pilze zum vollkommensten Ausdruck kömmt. Bis auf Weiteres wird etwa hier der Anschluss eintreten können.

Demnach würde also die systematische Stellung von Dictyostelium so zu fassen sein: Es schliesst sich als einfacher Schleimpilz den typischen Myxomyceten einerseits an, und bildet als solcher die Brücke zu den eigentlichen Pilzen anderseits; der Anschluss an diese kann provisorisch bei den Mucorineen stattfinden.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel I.

Fig. 1.  $\frac{450}{1}$ . Sporen von Dictyostelium.

Fig. 2.  $\frac{1000}{1}$ . Dieselben vor, während und nach der Keimung. *a*) deren Membranen nach der Keimung, die apicale Keimöffnung ist bei zweien zu einem seitlichen Riss erweitert; *b*) Inhaltsveränderungen einer Spore vor der Keimung, in einem Falle die Spore von oben gesehen; *c*) Keimung einer Spore in ihren verschiedenen Zuständen; *d*) Formveränderungen der eben ausgeschlüpften Amöbe.

Fig. 3.  $\frac{200}{1}$ . Junge Amöben am Tage nach der Keimung; *a*) in verschiedener Gestalt; *b*) zwei zusammengetretene Amöben, die sich wieder trennen; *c*) sechs eng verschlungene Amöben und deren Trennung.

Fig. 4.  $\frac{450}{1}$ . Erwachsene Amöben *a*) mit deutlichem Zellkerne; *b*) der Teilungsvorgang einer Amöbe.

Fig. 5.  $\frac{630}{1}$ . Erwachsene Amöben stärker vergrößert.

Fig. 6.  $\frac{450}{1}$ . Cystenbildung der Amöben. *a*) Amöbe vor der Encystirung; *b*) dieselbe schon mit einer Membran umgeben; *c*) fertige Cysten mit dicker, geschichteter Membran.

Fig. 7.  $\frac{450}{1}$ . Keimung der Cysten. *a*) Auftreten der Vacuolen vor der Keimung; *b*) Ausschlüpfen der Amöbe; *c*) diese nach erfolgter Keimung.

Fig. 8.  $\frac{300}{1}$ . Grosses Plasmodium, aus der Verschmelzung der Amöben entstanden, um  $\frac{1}{2}$  10 Uhr Morgens. Die Verschmelzung ist nur erst in der Mitte völlig eingetreten, in den Armen und namentlich in dem Complexe *c* sind die Umrisse der einzelnen Amöben noch erkennbar. *a*) Beginn der Sporangiumbildung.

Fig. 9.  $\frac{300}{1}$ . Dasselbe Plasmodium nach einer halben Stunde, binnen welcher auch in den Armen eine völlige Verschmelzung erfolgt ist. *a*) Vorgeschrittene Sporangiumanlage. (Die oberen Arme sind des Raumes wegen verkürzt.)

## Tafel II.

Fig. 10 bis 16 (incl.).  $\frac{300}{1}$ . Dasselbe Plasmodium von Taf. I. Fig. 7 in Fristen von je einer halben Stunde. *a*) Sporangiumanlage, die immer mehr hervortritt bis endlich das ganze Protoplasma (Fig. 16) darin aufgegangen ist; *b*) in Fig. 14 bis 16 der dunkle Punkt der beginnenden Stielbildung.

Fig. 30.  $\frac{450}{1}$ . Kleines Plasmodium einer alten Objectträgercultur, aus dem sich 2 zwerghafte Sporangien bilden; *a*) ein solches schon mit einer Membran umgeben.

Fig. 31.  $\frac{450}{1}$ . Beginn der Bildung eines sehr kleinen Plasmodium aus derselben Cultur. (Bei Fig. 30 und 31 ist die Zeichnung der Einfachheit halber minder vollständig und naturgetreu ausgeführt, als auf voriger Tafel.)

Fig. 32.  $\frac{300}{1}$ . Junges zwerghaftes Sporangium mit einer Membran umgeben aber noch ungetheiltem Sporenplasma.

Fig. 33.  $\frac{880}{1}$ . 34.  $\frac{800}{1}$ . Sporangien derselben Art *a*) mit simultan getheiltem, den späteren Sporen entsprechendem Protoplasma; *b*) mit schon gebildeten Sporen; *c*) deutlich geschichtete, dicke Membran eines sehr kleinen Sporangium.

Fig. 35.  $\frac{300}{1}$ . Desgleichen mit rudimentärer Stielanlage im Innern des schon zur Sporenbildung getheilten Protoplasma.

Fig. 36.  $\frac{300}{1}$ . Desgleichen mit einem kleinen Stielchen ausserhalb des getheilten Protoplasma, und mit diesem von einer gemeinschaftlichen Membran umgeben.

### Tafel III.

Fig. 17.  $\frac{450}{1}$ . Ein junges Sporangium mit beginnender Stielbildung. *a*) Scheide des Stieles; *b*) die in dieser frei entstehenden Stielzellen. (Optischer Längsschnitt.)

Fig. 18.  $\frac{450}{1}$ . Desgleichen mit weiter vorgeschrittener Stielbildung.

Fig. 19.  $\frac{450}{1}$ . Desgleichen mit beendigter Stielbildung und simultan getheiltem Sporenplasma. *a*) Stielscheide; *b*) den Stiel ausfüllende Zellen, die oben frei liegen, weiter unten sich allmählich zu einem parenchymähnlichen Gewebe eng zusammenschliessen; *c*) simultan getheiltes Sporenplasma, nur ein sehr kleiner Theil des ganzen Sporangium.

Fig. 20.  $\frac{450}{1}$ . Kleines Sporangium in gleicher Entwicklung wie Fig. 19; der Stiel nur aus einer Zellreihe gebildet.

Fig. 21.  $\frac{680}{1}$ . Oberes Ende eines grossen, noch in der Ausbildung begriffenen Stieles. *a*) Die Scheide des Stieles, die den Zellen in ihrem Innern im Wachsthum etwas vorangeeilt ist. Die oberen noch frei liegenden Zellen sind vom Lithographen zu klein wiedergegeben, die unteren an einer Stelle verzeichnet. (Optischer Längsschnitt.)

Fig. 22.  $\frac{450}{1}$ . Sporangium mit am Stiel hinaufwanderndem Sporenplasma.

Fig. 23.  $\frac{450}{1}$ . Ein solches mit fast zur Stielhöhe gestiegenem und schon getheiltem Sporenplasma. *a*) Reste der früheren, mit gesteigertem Wachsthum des Stieles gesprengten Membran des Sporangium. (Optischer Längsschnitt.)

Fig. 24.  $\frac{300}{1}$ . Fertiges Sporangium mit noch zusammenhaftenden Sporen, der Stiel im optischen Längsschnitt.

Fig. 25.  $\frac{300}{1}$ . Kleineres, reifes Sporangium.

Fig. 26.  $\frac{300}{1}$ . Sehr grosses Sporangium, von dem die Sporen in Wasser abfliessen.

Fig. 27.  $\frac{90}{1}$ . Grosses, reifes Sporangium in Luft gezeichnet.

Fig. 28.  $\frac{90}{1}$ . Desgleichen mit noch in der Wanderung begriffenen Sporenplasma.

Fig. 29.  $\frac{300}{1}$ . Kleine, in Luft gezeichnete Sporangien.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1869-1870

Band/Volume: [7\\_1869-1870](#)

Autor(en)/Author(s): Brefeld Oscar

Artikel/Article: [Dictyostelium mucoroides. Ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten. 85-108](#)