

Cytologische Studien an Chytridineen.

Von

Walter Bally.

Mit Tafel I—V und 6 Textfiguren.

Par son orientation générale et ses tendances dominantes la protistologie végétale nous apparaît comme une morphologie phylogénétique des organismes unicellulaires c'est à dire comme un des chapitres les plus essentiels de la philosophie naturelle.

J. Pavillard.

(Progressus rei Botanicae III.)

Im Sommer und im Herbst des Jahres 1908 trat in der Gegend von Düsseldorf an Kartoffeln eine bis dahin noch nicht bekannte Krankheit auf. Es stellte sich heraus, daß der Urheber der seltenen geschwulstartigen Auswüchse *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. war, ein Pilz, den schon 1896 R. Schilbersky in Ungarn beobachtet und als Erreger dieses Krebses angesprochen hatte. Eine ganze Reihe kleinerer Publikationen hatten sich seit dieser Zeit mit jener *Chytridinee* befaßt und dennoch war gar manches in ihrem Entwicklungsgang rätselhaft: Das so stark überwiegende Auftreten der als Dauersporen bezeichneten Gebilde, das Eindringen in tieferliegende Gewebeschichten, die Keimung der Zoosporen, das alles und manche andere Einzelheiten waren ungenügend beobachtet.

Ich faßte daher, nachdem mir genügend Material zur Verfügung stand, den Entschluß, diesen Pilz und die Veränderungen, die er im Bau seiner Wirtspflanze hervorruft, nach den Methoden der neueren Mikrotom- und Färbetechnik zu untersuchen. Aber je tiefer ich in die Materie eindrang, desto rätselhafter wurde sie mir.

Ich dachte deswegen daran, daß mir ein Vergleich mit anderen Chytridineen am ehesten Klarheit verschaffen könnte. Mein Suchen

nach solchen war nicht vergebens. Einmal gelangte ich in den Besitz größerer Mengen einer anderen unterirdisch lebenden Chytridinee, der auf *Rumex scutatus* L. schmarotzenden *Urophlyctis Rübsaameni* Magn., die allerdings mit *Chrysophlyctis endobiotica* wohl nur eine entfernte Verwandtschaft zeigt. Zum anderen war ein Vergleich mit *Synchytrium*-Arten wünschenswert und es bot sich mir das klassische *Synchytrium Taraxaci* de Bary et Woronin in günstigen Entwicklungszuständen dar. Während ich mit diesen Untersuchungen beschäftigt war, publizierte J. Percival seine Arbeit über die Cytologie von *Chrysophlyctis endobiotica*. Er war, unabhängig von mir, auf den gleichen Wegen gewandelt, wie ich. So sind denn auch unsere Resultate im großen und ganzen die gleichen. Was mich dennoch veranlaßt, meine Untersuchungen zu publizieren, das ist vor allem der Einblick, den ich an den ursprünglich nur als Vergleichsobjekten herangezogenen beiden genannten Spezies in die Entwicklungsgeschichte der Chytridineen getan habe. Darauf gründet sich eine von der Percivalschen abweichende Deutung der von ihm und mir beobachteten Tatsachen.

Auf Grund der so gewonnenen Vorstellungen und der in zahlreichen Arbeiten der letzten Jahre enthaltenen cytologischen Daten möchte ich dann in einem letzten Abschnitt auf die Bedeutung all dieser Tatsachen für eine phylogenetische Systematik der so wichtigen und leider oft so vernachlässigten Gruppe der Chytridineen zu sprechen kommen.

Aber parasitologische Arbeiten pflegen zwiefache Erkenntnisse zutage zu fördern. Einmal interessiert uns der Entwicklungsgang des Parasiten, zum anderen sind die Veränderungen, die der Wirt unter dem Einfluß der vom Parasiten ausgehenden Reize erleidet, von Bedeutung. Die Schilderung all dieser Veränderungen soll in dem Gang der Darstellung am passenden Ort eingeflochten werden.

So ergeben sich denn vom relativ einfachen und durch andere Untersuchungen besser bekannten zum komplizierteren schreitend folgende Kapitel:

- I. *Synchytrium Taraxaci* de Bary et Woronin:
 - a) Entwicklung des Pilzes S. 97
 - b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze S. 115
- II. *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb.:
 - a) Entwicklung des Pilzes S. 117
 - b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze S. 128

- III. *Urophlyctis Rübsaameni* Magn.:
 a) Entwicklung des Pilzes S. 130
 b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze S. 138
- IV. Die Bedeutung der cytologischen Forschung für eine auf phylogenetischer Grundlage aufgebaute Systematik der Chytridineen S. 141

1. *Synchytrium Taraxaci* de Bary et Woronin.

a) Entwicklung des Pilzes.

Dieser Pilz wurde zum ersten Mal 1865 von de Bary und Woronin beschrieben und in einer für die damalige Zeit außerordentlich vollständigen Weise untersucht. Auf Grund dieser Untersuchungen stellten de Bary und Woronin die Gattung *Synchytrium* auf, die sie den wenigen damals bekannten Chytridineengattungen *Chytridium* A. Br. und *Rhizidium* A. Br. anschlossen. Die Keimung der Sorussporangien, das Austreten der Schwärmer, die Infektion neuer *Taraxacum*-Pflanzen, die Bildung von „Primordialkugeln“, das Heranwachsen dieser zu Sporangiensori, dann das Auftreten von Dauersporen, all das wurde aufs sorgfältigste beobachtet und durch gute Zeichnungen belegt. Seit jener Zeit ist nun die Gattung *Synchytrium* an Artenzahl sehr reich geworden, wie überhaupt die ganze Familie der Chytridineen. Schon 1884 sprach de Bary von einer „nachgerade sehr mannigfaltigen Reihe mikroskopischer Formen“.

Anfangs der neunziger Jahre erwachte dann auch das Interesse der Cytologen an diesen Formen. Vor allem mußte und muß auch heute noch das Problem anziehend erscheinen, wie aus dem einen Kern der „Primordialkugel“ de Barys sich die oft nach Hunderten zählenden Kerne der Sporangiensori heranbilden. Die Frage, welche Rolle dabei mitotischen, welche amitotischen Vorgängen zukommt, schien besonders durch die schöne Arbeit von Kusano (09) entschieden, wurde aber gleich darauf durch die von Griggs an *Synchytrium decipiens* Farlow gemachten Beobachtungen neu aufgerollt.

Wenn nun auch die auf die Cytologie von *Synchytrium* sich beziehende Literatur vor kurzem von J. Pavillard in trefflicher Weise zusammengestellt worden ist, so halte ich es doch für das Verständnis des folgenden für notwendig, hier noch einmal in kurzen Zügen darauf einzugehen. Die ersten Untersucher Dangeard und

Rosen wandten sich an das auch von mir herangezogene *Synchytrium Taraxaci*. Dangeards Arbeiten waren mir leider nicht zugänglich. Verschiedenen Referaten entnehme ich, daß er gefunden hat, daß sich der primäre Kern amitotisch, die folgenden sich mitotisch teilen. Auch Rosen (92) will eine amitotische Teilung des Primärkerns und der folgenden Kerne gesehen haben. Aus der von ihm gegebenen Fig. 9 geht das nicht ohne weiteres hervor und seine Beschreibung ist auch recht anfechtbar, ganz abgesehen davon, daß die angewandten Färbungen modernen Ansprüchen nicht mehr genügen. Was Griggs (09 a, b) und Kusano (09) als Amitosen beschrieben haben, weicht, wie wir gleich sehen werden, von den Rosenschen Anschauungen durchaus ab. Die Rosensche Fig. 9 kann nach meinen Erfahrungen auch anders gedeutet werden. Es kann sich nämlich erstens ebenso gut um eine Kopulation von zwei Kernen, wobei die Nucleoli zuerst zusammentreten, handeln. Wir werden unten bei *Urophlyctis Rübsaameni* Gelegenheit finden, ähnliche Fälle kennen zu lernen, die mir trotz eingehendster Beobachtung noch jetzt die beiden Deutungen zuzulassen scheinen. Oder aber zweitens kann ein Beobachtungsfehler vorliegen, indem der eine Kern über den anderen gelagert ist. Auch hier gilt es mit der größten Vorsicht und mit Vergrößerungen zu arbeiten, die die von Rosen benützten übertreffen. Weiterhin gibt dann Rosen auch an, Mitosen beobachtet zu haben, von denen er allerdings nur eine recht vage Beschreibung gibt. Klarer ist hingegen seine Fig. 11, wo er das Zurücktreten des Chromatins an die Kernmembran in richtiger Weise wiedergibt.

Der nächste, der sich mit *Synchytrium*-Arten (*decipiens* und *Taraxaci*) beschäftigt hat, ist Harper (99). Er wollte hauptsächlich die Vorgänge, die zur Bildung der Sori aus der einheitlichen vielkernigen Spore führen, kennen lernen. Er hat gezeigt, wie vom Rande her schreitende Zerklüftungen das Sporangium in immer kleinere Teile zerstückeln. Zuletzt bestehen bei *Synchytrium decipiens* zahlreiche einkernige, bei *Synchytrium Taraxaci* vielkernige Stücke. All diese Vorgänge spielen sich, wie das auch Kusano (09) sah und was ich ebenfalls an meinen Präparaten bestätigen konnte, durchaus unabhängig von Kernteilungen ab. Mit dem Studium der Teilung des primären Kerns haben sich dann F. L. und A. C. Stevens (03) abgegeben. Sie kamen an dem amerikanischen *Synchytrium decipiens* zu Resultaten, die von den Rosenschen und Dangeardschen recht abwichen. Es konnte nämlich konstatiert werden, daß sich

der primäre Kern auf mitotischem Wege teilt. Von besonderem Interesse war das Verhalten des Nucleolus, der einen großen Teil seines Chromatins zunächst in die Kernhöhle abgibt. Aus diesem Chromatin werden dann die Chromosomen gebildet. In einer weiteren Arbeit hat dann F. L. Stevens (07) das Schicksal der sekundären Kerne verfolgt und dabei sowohl amitotische als auch mitotische Kernteilungsfiguren zu sehen bekommen. An dem von Stevens fixierten und eingebetteten Material hat Griggs (08, 09 a, b, c) die Untersuchungen fortgesetzt. Als Hauptresultate der Forschungen der beiden Amerikaner können gelten: Der primäre Nucleus teilt sich mitotisch, die sekundären Kerne können sich mitotisch oder amitotisch teilen. Griggs (09 a) glaubt, daß sich amitotische Teilungen besonders in einer ganz bestimmten Periode, der Irregularitätsperiode, finden. Es zeigen sich dabei zwei ganz verschiedene Typen von Amitosen: 1. Kernknospung (nuclear gemmation): Der Nucleolus gibt kleine Stücke in die Kernhöhle ab, die dann die Kernmembran durchwandern, sich im Cytoplasma mit einer eigenen Membran umgeben und so neue Kerne darstellen. Den 2. Vorgang bezeichnet Griggs als Heteroschizis: Es erfolgt hier zuerst eine Auflösung der Kernmembran, worauf sich dann der Nucleolus in zahlreiche Stücke zerteilt, die wiederum zu neuen Kernen werden. Die so auf amitotischem Wege entstandenen Kerne sollen sich dann weiterhin nach Griggs wieder mitotisch teilen. Die Mitose dieser sekundären Kerne wurde sorgfältig beobachtet. Einem, nach meiner Ansicht fälschlich genannten Spiremstadium folgte Spindelbildung, während der sich die Membran des Kernes auflöst, der Nucleolus wird in das Cytoplasma gestoßen, die Chromosomen, deren Zahl 4 beträgt, weichen auseinander, die Spindel beginnt sich außerordentlich intensiv zu strecken. Erst nachdem die Tochterkerne schon recht weit auseinandergerückt sind, bildet sich ein Aster aus, von dem dann in ähnlicher Weise wie das zuerst von Harper (97) für Ascomyceten beschrieben wurde, die Bildung der Kernmembran vor sich geht. Aus der Beobachtung, daß amitotischen Teilungen mitotische folgen, zieht Griggs den scheinbar etwas voreiligen Schluß, daß die Zahl vier der Chromosomen ein rein physiologisches Merkmal sei und daß man bei *Synchytrium* nicht von einer morphologischen oder materiellen Kontinuität der Chromosomen sprechen darf.

Gleichzeitig mit Griggs und Stevens hat Kusano das japanische *Synchytrium Puerariae* Miyabe bearbeitet und zum Vergleich

auch *Synchytrium decipiens* herangezogen (07 a, b, 08, 09). Es sind das die sorgfältigsten Arbeiten, die wir bis heute über die Cytologie der Chytridineen besitzen. Nach Kusano teilen sich die Kerne wohl in den allermeisten Fällen auf karyokinetischem Wege. Doch gibt er auch (09) eine Figur (82), die wohl mit den Griggsschen Anschauungen übereinstimmt. Bei der Beobachtung der Mitosen des primären und der folgenden Kerne interessiert ihn hauptsächlich das Schicksal der chromatischen Substanz. In jungen Kernen ist diese in ihrer Gesamtheit im Nucleolus aufgespeichert. Während des Wachstums gibt dann der primäre Nucleolus sekundäre Nucleolen in die Kernhöhle ab und es bilden sich gleichzeitig in ihm stärkere Vacuolen aus. Die sekundären Nucleoli werden in einem noch späteren Stadium wieder chromatinärmer. Aus den übrigbleibenden Resten bilden sich dann die Chromosomen in der Zahl 5 aus. Die Kernmembran beginnt nun aufgelöst zu werden, während sich die Spindelfasern, die allem Anschein nach intranucleären Ursprungs sind, sich ausbilden. Leider gelang es weder Kusano noch Stevens, den primären Kern später als in der Metaphase zu beobachten. Es ist das eine empfindliche Lücke, die ich aber zu meinem Bedauern auch nicht ausfüllen kann. Es scheint sich eben wohl dabei nur um kurze Zeit währende Stadien zu handeln. Weiter sah Kusano, daß sich die Teilungen der sekundären Kerne im wesentlichen in der gleichen Weise abspielen, wie die des primären. Hier konnten nun auch Telophasen beobachtet werden. Bemerkenswert war bei der Bildung des neuen Kerns das Auftreten von Asten, in deren Zentrum ein centrosomähnlicher Körper beobachtet wurde. Von diesem Körper, den Kusano als Karyodermatoblasten bezeichnet, geht die Bildung der Kernmembran vor sich. Hier stimmen die Beobachtungen von Kusano und Griggs gut überein.

Es seien dann noch in aller Kürze die Arbeiten von Rytz und Löwenthal (04) erwähnt. Die cytologischen Beobachtungen von Rytz erstrecken sich auf Arten, deren Inhalt vor der Sorusbildung aus der alten Sporenmembran heraustritt. Leider ist es ihm nicht gelungen, Kernteilungen zu finden, die gerade bei den von ihm untersuchten Arten viel Interessantes hätten bieten können. Löwenthal, der als Krebsforscher sich mit Chytridineen als den möglichen Erregern von krebsartigen Geschwülsten beschäftigt hat, hat auch *Synchytrium Taraxaci* herangezogen, während er in seiner zweiten Arbeit einige Beobachtungen über *Synchytrium Anemones* Woronin

gibt. Auch ihm gelang es nicht, die Kernteilungen, die mir in so großer Menge entgegentraten, zu erwischen. Über die Deutung seiner Figuren werde ich am passenden Ort bei Besprechung meiner Befunde mich mit ihm auseinandersetzen und damit komme ich auf meine eigenen Untersuchungen zu sprechen.

In der Umgebung von Bonn suchte ich lange Zeit vergebens nach *Synchytrium Taraxaci*. Als ich nach der von de Bary gegebenen Vorschrift Wiesen an der Sieg absuchte, die gerade in dem durch Hochwasser ausgezeichneten Sommer 1910 öfters überschwemmt worden waren, fand ich auch richtig infizierte Pflanzen. Aber die aufgefundenen Entwicklungsstadien waren ungünstig, es waren meist alte Blätter mit Sori, die ihre Schwärmsporen schon abgegeben hatten. Glücklicher war ich in Bern, wo ich mich von Mitte August bis Ende September 1910 aufhielt. Hier waren, wie das ja auch schon Lüdi berichtet, auf den Wiesen viele kräftige Stöcke von *Taraxacum officinale*, die auch junge Blätter trieben, reichlich infiziert. Es handelte sich dabei durchaus nicht immer um Standorte, die auch nur zeitweise von Wasser überschwemmt sind, während ich mich in der Bonner Umgebung streng an solche Stellen halten mußte. Das schien mir etwas rätselhaft. Eine mögliche Lösung bot sich mir bei einem kurzen Berner Aufenthalt im Dezember 1910. Es war ein Föhntag. Der heiße Wind hatte die zentimeterhohe Schneeschicht, die kurz vorher noch auf den Wiesen gelegen hatte, zum Schmelzen gebracht. An dem gleichen im Sommer oft besuchten Standort fand ich wieder die *Taraxacum*-Pflanzen. Einige wenige kleine Blättchen schienen den Winter zu überdauern. Sie waren beinahe alle infiziert. So scheint es denn höchst wahrscheinlich, daß das Schneeschmelzwasser auch hier bei der Übertragung der Schwärmsporen eine maßgebende Rolle spielt. Es sei an dieser Stelle an die ganz ähnlichen an alpinen Synchytrien gemachten hübschen Beobachtungen von Rytz erinnert. Ein gewisser Widerspruch gegen diese Anschauung liegt allerdings in den Versuchen Lüdis, der Kälte als hemmend für die Tätigkeit der Zoosporen bezeichnet. Aber es kommen eben in der freien Natur wohl manche Bedingungen hinzu, die sich im Versuchstopf nicht gut nachmachen lassen.

Als Fixierungs-Flüssigkeit stand mir damals in Bern gerade nur Alkoholeisessig (nach der im Strasburgerschen großen Praktikum gegebenen Vorschrift) zur Verfügung. Die infizierten Blätter verblieben darin ein bis zwei Tage und wurden dann in 80%igem

Alkohol aufbewahrt. Die Fixierung war so trefflich, daß ich die Nichtanwendung anderer Fixierungsflüssigkeiten nicht zu bereuen hatte. Das Material wurde weiterhin in Paraffin eingebettet und mit dem Microtom in $5\ \mu$ dicke Schnitte zerlegt. Gefärbt wurde mit Eisenalaun-Haematoxylin nach Heidenhain und Safranin-Gentiana-Orange nach Fleming und nach dem Pianeseschen Malachitgrün-Säurefuchsinverfahren. Mit Fuchsin-Jodgrün konnte ich nicht so günstige Resultate erzielen, wie das Kusano (09) angibt. Auch das Dreifarbenverfahren hat mich nicht sehr befriedigt, die besten Resultate ergab immer Eisenalaun-Haematoxylin. Merkwürdig ist, daß sich verschiedene in gleichem Blatt sich befindende gleichaltrige Synchronotrien ganz verschieden gut färben. Ja es zeigten sich auffallende Unterschiede in den verschiedenen Sporangien ein- und desselben Sorus, ein Verhalten, das eine gute mikroskopische Kontrolle beim Ausziehen des Haematoxylin recht erschwert, das aber auf der anderen Seite doch auch wieder gewisse Vorteile bietet. Einem ungleichmäßigen Eindringen der Fixierungsflüssigkeit wird wohl die Schuld an diesem Verhalten zuzuschreiben sein.

Die am häufigsten angetroffenen Entwicklungsstadien waren Sporangiosori, die teils noch ungeteilt, teils schon in Sporangien zerklüftet waren. Ganz junge einkernige Sporen waren wohl wegen der etwas vorgerückten Jahreszeit nicht so häufig anzutreffen.

Die jüngsten von mir untersuchten Stadien waren einkernige Sporen. Daß sie von beträchtlichem Alter sein müssen, zeigten schon die im Vergleich zu den umgebenden stark vergrößerten infizierten Zellen des *Taraxacum*. Fig. 1 A, B (Taf. I) soll als Beispiel dienen. In der angeschwollenen Wirtszelle, deren Kern Veränderungen aufweist, auf die ich später noch zu sprechen komme, liegt die mit einer ziemlich starken Membran umgebene Spore. Ihr Plasma zeigt wabigen Bau. Der stattliche Kern weist einen großen Nucleolus und eine Anzahl sekundär entstandener Nucleoli auf. Mit Haematoxylin färben sich der primäre und die sekundären Nucleolen schwarz, mit Safranin-Gentiana der primäre rot, die sekundären blau, mit Malachitgrün-Säurefuchsin der primäre grün, die sekundären rötlich.

Über die Entstehung dieser sekundären Nucleolen erteilt Fig. 3 (Taf. I) Aufschluß. Da sehen wir dicht an den den Farbstoff schlecht speichernden Primär-Nucleolus angelagert einige sekundäre Nucleolen. Ein weiteres Stadium soll Fig. 4 (Taf. I) darstellen. Im Primär-Nucleolus sind stark lichtbrechende Vacuolen aufgetreten,

sein Vermögen, Farbstoffe zu speichern, ist noch geringer geworden, aber auch die sekundären Nucleolen zeigen in ihrem Innern helle Partien; manchmal ist in ihnen das Chromatin halbmondförmig um einen hellen Hof gelagert. Das sind nun alles Dinge, die schon Stevens (03) und besonders ausführlich Kusano beschrieben haben (09). Kusano, dessen Objekt wohl gerade für diese Stadien günstiger war als meines, legt auf die Auswanderung der von ihm so genannten sekundären Nucleolen großen Wert. Er konnte deutlich verfolgen, wie die sekundären Nucleolen immer chromatinärmer werden und wie sich schließlich aus dem wenigen übriggebliebenen Chromatin die Chromosomen herausbilden. Das alles konnte ich beim primären Kern nicht beobachten, was ich indes nur der Tatsache zuschreibe, daß mir eben zu wenig einkernige Sporen vorlagen.

Wohl konnte ich aber eine andere Erscheinung wahrnehmen. Fig. 5 (Taf. I) zeigt, wie sich in einem Kern einige Linielemente herausgebildet haben, und wie am Ende dieser Stränge sich an der Kernwand sekundäre Nucleolen anhäufen, wie auch bereits einige sich außerhalb der Kernwand im Cytoplasma vorfinden. Noch deutlicher ist das alles in Fig. 6 und 7 (Taf. I) zu sehen, die, obwohl einem mehrkernigen Stadium entstammend, doch gleich hier vorweg genommen seien. Diese Vorgänge entsprechen wohl zweifellos der Griggsschen Kernknospung (Nuclear gemmation). Die Frage, ob aus diesen in das Cytoplasma übergewanderten Chromatinstücken dort neue Kerne ihren Ursprung nehmen oder ob sie aufgelöst werden, konnte für dieses Objekt nicht entschieden werden. Für die erste Ansicht spricht das gar nicht so seltene Vorkommen ungleich großer Kerne in den mehrkernigen Sporangiosori. Recht extreme Fälle zeigen die Fig. 8, 9 und 10 (Taf. I). Zum Vergleich könnten auch die Fig. 2 von Stevens (07) und Fig. 3, 5, 6, 9, 13, 18, 19 von Griggs (09 a) herangezogen werden. Und doch möchte ich für *Synechytrium Taraxaci* nicht ohne weiteres der Deutung von Griggs zustimmen, die ich für den vom ihm beobachteten Fall übrigens als durchaus richtig ansehe. Aber meine Fig. 8, 9, 10 scheinen mir noch folgende andere Auslegungen zuzulassen: 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. Gerade Fig. 8 (Taf. I) zeigt an einigen Stellen ein deutliches paarweises Zusammenrücken von kleinen Kernen und es ist das nicht der einzige Fall dieser Art, den ich beobachten konnte. In einer ganzen

Menge etwa gleichaltriger Stadien, die sich im übrigen nicht durch verschieden große Kerne auszeichneten, habe ich ganz ähnliches gesehen. Gegen das Vorhandensein einer solchen Karyogamie könnte nur angeführt werden, daß das Zusammenstoßen verschiedener Nucleolen sowie die Bildung einer neuen Kernmembran nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden konnten. In diesem Zusammenhang sei dann noch einmal an die Rosensche Fig. 9 erinnert, die, wie schon erwähnt, in dem eben gegebenen Sinne gedeutet werden kann. Weitergehende theoretische Betrachtungen an diese wenigen und noch unsicheren Fälle zu knüpfen, wäre zwar verlockend, erscheint mir aber verfrüht. Auch auf die Bedeutung der nucleolären Knospung will ich hier noch nicht eingehen. Bei der Besprechung von *Chrysophlyctis endobiotica* soll gezeigt werden, wie dieser in der Gattung *Synchytrium* wohl nur gelegentlich auftretende Vorgang dort eine weittragende die wichtigsten Lebensvorgänge beherrschende Bedeutung gewinnt. Dort und im letzten Kapitel soll darüber auch das nötige Theoretische gesagt werden. Und damit verlasse ich die für die große Menge untersuchter Schnittserien recht seltenen Fälle amitotischer Kernteilungsvorgänge, um zu den viel häufiger gefundenen karyokinetischen Bildern überzugehen.

Die mitotische Teilung des Primärkerns konnte ich nicht beobachten, doch zweifle ich nicht daran, daß es einem Untersucher, dem im richtigen Moment fixiertes Material vorliegt, gelingen wird, die Befunde von Dangeard und Rosen in dieser Hinsicht richtig zu stellen. Was ich in Fig. 1, 3 und 4 abbilde, das kann verglichen mit den Kusanoschen Figuren als erster vorbereitender Schritt einer mitotischen Teilung angesehen werden. Bessere Aufschlüsse über die Teilungsvorgänge boten die mehrkernigen unzerklüfteten oder zerklüfteten Sporangiensori, in denen ich alle irgendwie erwünschten Zustände auffinden konnte. Der Teilungsmodus in den jüngeren mit noch größeren Kernen versehenen Stadien weicht von dem der älteren kleinkernigen in einem wesentlichen Punkte ab. Die beiden sollen deshalb gesondert betrachtet werden.

1. Kernteilung in unzerklüfteten Sporangiensori.

Es fanden sich alle möglichen Entwicklungszustände von ganz wenigkernigen (8—16) bis zu solchen, die mehrere hundert Kerne enthielten, vor. Die Teilungen spielen sich aber überall in wesentlich derselben Weise ab, ich ziehe es jedoch vor, Beispiele aus recht jungen großkernigen Exemplaren, an denen alle Details viel deutlicher hervortreten, heranzuziehen.

a) Ruhende Kerne sind schon in Fig. 9 wiedergegeben. Fig. 11 (Taf. I) soll als weiteres Beispiel dienen. Sie unterscheiden sich vom primären Nucleus hauptsächlich durch ihre immer in größerer Anzahl vorhandenen sekundären Nucleolen, ferner durch das Vorhandensein von Lininsträngen, die sich bei genügender Vergrößerung immer nachweisen lassen. Ob sich alle sekundären Nucleolen vom primären Nucleolus ableiten lassen, erscheint mir fraglich, zwei bis drei sind immer vorhanden, und erst in den ersten Stadien der Prophasen findet eine reichliche Abgabe von Chromatin aus dem Karyosom in die Kernhöhle statt. Ich möchte übrigens hier bemerken, daß der Ausdruck „Abgabe von Chromatin aus dem Nucleolus in die Kernhöhle“ leicht falsche Vorstellungen erwecken kann. Selbst aus den Bildern von Kusano geht die Berechtigung einer solchen Ausdrucksweise nicht ohne weiteres hervor. Die Kritik, die in ausgiebiger Weise zuletzt Zacharias solchen Anschauungen zuteil werden ließ, war, wenn sie wohl auch den wenigsten Cytologen willkommen war, doch durchaus am Platz. Was wir aus unseren gefärbten Präparaten herauslesen können, ist die Tatsache, daß der primäre Nucleolus Vacuolen aufweist, daß er in geringerem Maße Farbstoffe speichert, und daß zu gleicher Zeit in der Kernhöhle Körper auftreten, die dieses Vermögen Farbstoffe zu speichern in einem höheren Maße besitzen. Wenn wir also von „Auswandern“ oder „Abgeben“ von Chromatin sprechen, so müssen wir uns bewußt sein, daß wir damit eine aus unseren Bildern herausgelesene Abstraktion ausdrücken. Wenn wir uns das vor Augen halten, so dürfen wir wohl der Kürze halber und bis uns die chemische Erforschung der Bestandteile des Zellkerns eines anderen lehrt, die eben genannten Worte „Auswandern“ usw. gebrauchen.

b) Prophasen. Das erste Anzeichen beginnender Teilung ist das starke Überhandnehmen von Chromatinteilen in der Kernhöhle, das mit einer immer schwächeren Färbbarkeit des Nucleolus zusammenläuft. Zugleich treten im primären Nucleolus stark lichtbrechende Partien, Vacuolen, auf. Diese Vakuolisierung konnten Stevens und Griggs an sekundären Nucleolen nicht, Kusano nur in besonders gut gelungenen Präparaten feststellen, während sie bei meinen Präparaten besonders der jüngeren Stadien in der Regel sehr deutlich hervortrat. Fig. 12 (Taf. II) soll das eben Gesagte erläutern, während Fig. 13 (Taf. II) schon einen weiteren Schritt darstellt. Wir sehen da, wie der vakuolisierte Nucleolus seine einst kugelige Gestalt in eine elliptoidische verwandelt hat und

sich in ganz ähnlicher Weise wie das für den als Synapsis bezeichneten meiotischen Teilungszustand höherer Pflanzen bekannt ist, eng an die Kernmembran anschmiegt. Zugleich wird das Lininfadenwerk, auf dem sich die Chromatinkörner verteilen, dichter. Auf einer folgenden Stufe (Fig. 15, 16 Taf. II) sehen wir dann bereits den Nucleolus außerhalb der Kernmembran liegen, deren Auflösung schon anfängt, sich bemerkbar zu machen. Ich habe lange nach Präparaten gesucht, die mir über diesen Vorgang hätten Klarheit verschaffen können, das einzige Bild, das vielleicht in dem Sinne einer Ausstoßung des Nucleolus gedeutet werden kann, ist Fig. 14 (Taf. II). Seine Reproduktion sei nicht unterlassen, trotzdem mir nicht ausgeschlossen scheint, daß das Mikrotommesser hier einen Schabernack gespielt hat. Den besprochenen Stadien reihen sich nun in rascher Folge — die Fig. 15—20 (Taf. II) entstammen demselben Sorus — die Vorgänge, die zur Bildung der Spindel führen, an. Fig. 15, 16, 17 könnten etwa als multipolare Spindelanlage bezeichnet werden, wobei aber ein analoger, kein homologer sich in der meiotischen Teilung der höheren Gewächse abspielender Vorgang zum Vergleich herangezogen wird. Denn hoffentlich geht aus meinen Bildern unzweifelhaft hervor, daß die Spindelfasern, die sich nun in einem Meridian zusammenziehen, intranucleären Ursprungs sind. Sie sind aus Lininsubstanz hervorgegangen. Die zuerst in größerer Anzahl vorhandenen Chromatinkörner verschwinden bis auf wenige. Diese rücken auch an die mediangelegenen dichter angeordneten Spindelstränge, wo sie sich zunächst ganz unregelmäßig verteilen (Fig. 20 Taf. II). Die Kernmembran verschwindet währenddessen langsam, auch die nicht zur Bildung der Spindel verwendeten Lininstränge fallen der Auflösung anheim.

Es sei in kurzen Worten hier auf die Bedeutung dieser Prophase hingewiesen, für deren Studium sich mein Objekt günstiger erwiesen hat als die von Kusano und Griggs untersuchten *Synchytrium*-Arten. Zwei Dinge scheinen mir dabei besonders von Wichtigkeit zu sein.

1. Die Rolle des Nucleolus, den wir mit Berghs als einen Nucleonucleolus oder mit den Protozoenforschern (Doflein) als Amphinucleolus bezeichnen können. Auf die Bedeutung dieses Nucleolus als Chromatinreservoir und auf die Bedenken, die sich gegen diese Auffassung äußern lassen, will ich hier nicht noch einmal eingehen, ich kann auf das, was Kusano über diesen Punkt sagt, hinweisen.

Hier interessiert uns mehr, daß der nur schwach sich färbende Nucleolus während der ganzen nun folgenden Vorgänge außerhalb der Kernmembran weiter persistiert. Das gleiche Verhalten wurde schon von Griggs und Kusano beobachtet, jener weist auf ähnliche Fälle bei Ascomyceten (Guilliermond 05) hin. Ich möchte hier auch analoge Beobachtungen, die Olive bei der Kernteilung der Uredineen gemacht hat, zum Vergleich heranziehen. Fassen wir einmal den Nucleolus als „Store-house“ für die Bildung der bei der Kernteilung benötigten Elemente auf, so können wir wohl auch die Anschauung teilen, daß er eben zuviel Stoffe gespeichert hat und daß er die überflüssigen nun an das Cytoplasma abgibt. Immerhin ist der ganze Vorgang doch sehr merkwürdig und wird noch bedeutungsvoller dadurch, daß die meisten bis dahin bekannten Fälle, in denen ein Gleiches beobachtet wurde, heterotrophen Pilzen entstammen. Sollte nicht diese Tatsache ein gewisses Licht auf die ernährende Rolle des Nucleolus werfen? Diese Frage zu diskutieren, erscheint mir jedoch bei der geringen Kenntnis, die wir heute überhaupt noch von den Kernen der Pilze und Algen haben, verfrüht. Hier sei nur auf die von unserem Fall so verschiedenen Vorgänge, die sich bei der Teilung der Kerne von Protozoen (Hartmann 11) oder verschiedener niedriger Algen (Němec 10 a, *Cladophora*, Berghs *Spirogyra*) oder bei *Plasmodiophora* (Faworsky) abspielen, hingewiesen. In all den genannten Fällen tritt eine Verteilung der weniger färbbaren Substanzen des Nucleolus auf die Tochterkerne, die mit der Teilung der in den Chromosomen vorhandenen chromatischen Substanz isochron verläuft, ein, wie das ja auch von Wager und früher schon von Rosen (95) für die Kerne der Wurzelspitzen von *Phaseolus* beschrieben und abgebildet wurde. Ein Austreten des Nucleolus aus der Kernmembran während der Prophase oder später findet in den genannten Fällen nicht statt. Ein genaueres Nachforschen nach den Ursachen dieses so überaus verschiedenen Schicksals der Nucleolen kann vielleicht auch einmal, wenn wir soweit sein werden, die komplizierten Kernverhältnisse der höheren Pflanzen aus den einfacheren der niederen Gewächse abzuleiten, zur Klärung der immer noch so stark umstrittenen Nucleolusfrage beitragen.

2. Die Bildung der Spindel geht wohl hier zum ersten Mal für die sekundären Kerne mit der erwünschten Klarheit hervor, während für den primären Kern von *Synchytrium decipiens* Stevens (03) schon die Verhältnisse zutreffend beschrieben hat. Kusanos

Bilder lassen uns für diesen Punkt im Stich, während Griggs, der wohl günstige Stadien vor sich hatte, seine Präparate zu wenig differenziert hat. So kommt es denn, daß er von einem „Spirem-stage“ spricht, obwohl zwischen dem, was er Spirem nennt und dem gleichnamigen Stadium der meiotischen Kernteilung höherer Pflanzen gar keine Ähnlichkeit besteht.

Was uns entgegentritt, das sind die die ganze Kernhöhle zunächst kreuz und quer durchziehende Lininstränge, die sich später in einem Meridian ansammeln und die die entfernt liegenden Chromatinkörner gewissermaßen heranziehen. Von einer Chromatinschleife, wie sie bei der Synapsis beobachtet werden kann, ist hier keine Rede und auch das betreffende Stadium der vegetativen Kernteilung höherer Gewächse zeigt, selbst wenn wir Fälle wie die von Strasburger (00) geschilderten intranucleär gebildeten Spindeln von *Lilium Martagon* heranziehen, mit dem hier vorgefundenen nur eine entfernte Ähnlichkeit. Vor allem ist die Funktion, die die Lininfäden später als Spindelfasern übernehmen, etwas von den von höheren Gewächsen her bekannten Tatsachen durchaus verschiedenes. Auch bei Ascomyceten (Harper 97), um nur eine Pilzgruppe mit intranucleärer Spindelbildung zu nennen, herrschen andere Verhältnisse, indem dort die Faserbildung von den Polkappen ausgeht. Anknüpfungen dürften vielleicht am ehesten bei den Plasmodiophoraceen (*Sorosphaera Veronicae* Maire und Tison 10) zu suchen sein.

c) Metaphasen. Die vorher parallel verlaufenden Lininstränge, die zur Spindel werden sollen, beginnen gegeneinander zu divergieren (Fig. 20, Taf. II). Es zeigen sich nun auch einzelne besonders stark hervortretende Fasern (Fig. 21—23, Taf. II). Die Kernmembran löst sich auf (Fig. 22, 23, Taf. II), ohne daß das Cytoplasma bis zur Spindel herantritt, ein heller Hof bleibt noch ziemlich lange Zeit bestehen. Die Chromatinkörner rücken zusammen und werden zu Chromosomen. Dieses Zusammenrücken kann, wenn die Spindel schon fertig gebildet ist, noch nicht vollendet sein. So deute ich wenigstens die Fig. 21 (Taf. II), wo scheinbar fünf Chromosomen vorhanden sind, wo aber das seitwärts gelegene fünfte noch den Lininstrang zeigt, auf dem es herangeholt worden ist. Häufige Zählungen ergaben nämlich vier als Chromosomenzahl in der Metaphase (Fig. 22, Taf. II), acht in der Anaphase (Fig. 24, Taf. II), die sich als durchaus konstant erwies und die mit der von Griggs und Stevens für *Synchytrium decipiens* angegebenen Zahl übereinstimmt, während Kusano für *Synchytrium*

Puerariae fünf als Chromosomenzahl angibt. Über die Spaltung der Chromosomen näheres zu erfahren, verhindert uns ihre geringe Größe. Doch zeigt Fig. 23 (Taf. II), daß diese Spaltung nicht gleichzeitig vor sich geht, die zwei äußeren sind schon gespalten, die beiden inneren noch nicht. Der Nucleolus persistiert, in den Präparaten, denen Fig. 21 u. 22 (Taf. II) entstammen, ist er nur vom Schnitt nicht getroffen worden. In den Mitosen der späteren Kerne verhält er sich etwas anders als in den eben angeführten jüngeren Stadien entstammenden Bildern. Hier ist nach einiger Zeit von einem Inhalt des Nucleolus nichts mehr zu sehen, es bleibt nur ein dunkler Hof (vielleicht die Membran?) zurück (Fig. 25, Tafel II).

d) Anaphasen. Fig. 23 u. 24 (Taf. II) leiten schon zur Anaphase über. Zwischen ihnen und Fig. 26 u. 27 (Taf. II) fehlt mir ein Übergangsstadium, ich werde es aber bei der Darstellung der in den zerklüfteten Sori vor sich gehenden Teilungen schildern, wo wohl für diesen Punkt die Verhältnisse nicht allzu abweichend sind. Eine Unterscheidung von Linin und Chromatin ist in dieser Periode auch in Präparaten, die mit dem Dreifarbenverfahren gefärbt wurden, schwer zu finden. Den gewöhnlichen Anblick, der sich ziemlich häufig bietet, stellt Fig. 27 (Taf. II) dar. Die persistierenden Nucleolen fallen auch hier auf, dann ist aber besonders die außerordentlich starke Streckung, die die Spindel inzwischen erfahren hat, verblüffend. Auch darin zeigt sich zwischen den Beobachtungen Kusanos, Griggs und den meinen Übereinstimmung. Auf ähnliche Bilder bei Ascomyceten, Uredineen, Myxomyceten, Hydrodictyon weist auch Kusano hin (Maire 05, Guilliermond 05, Olive, Harper 00, Timberlake), als Ergänzung kann ich *Cladophora* hinzufügen (Němec 10 a). All diese Fälle haben das Gemeinsame, daß es sich überall um polyenergide Zellen handelt, daß mit anderen Worten Kernteilung und Zellteilung unabhängig voneinander verlaufen. Sollte dieses Zusammentreffen etwa nur zufällig sein?

Ein ausnahmsweise die Sonderung in Linin und Chromatin vorführendes Präparat diene als Grundlage für Fig. 28 (Taf. II), wo recht deutlich zwei Stränge von Linin in der gestreckten Spindel zu sehen sind. Von einer Einbuchtung in der Äquatorialzone, wie sie Griggs und Kusano angeben, ist jedoch hier nichts wahrzunehmen.

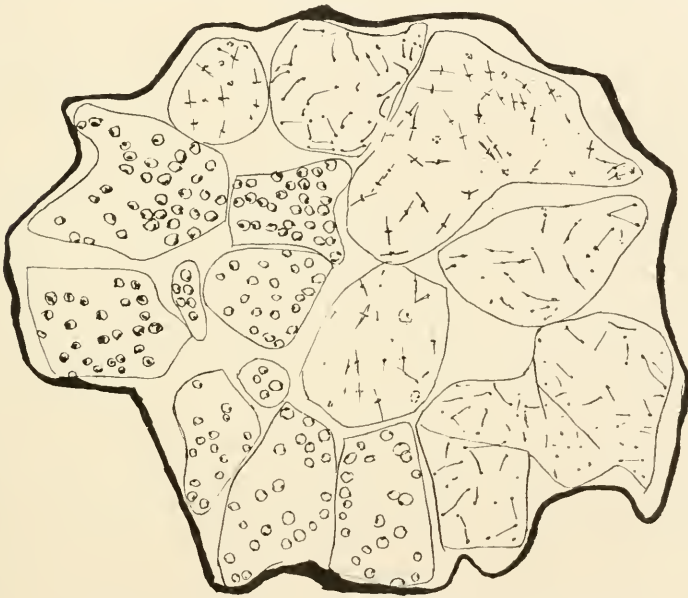
e) Telophasen. Karyodermatoblasten oder Polstrahlungen, wie sie Kusano und Griggs schildern, konnte ich trotz eifrigen Suchens nicht finden. Es scheint auch tatsächlich sehr unwahrscheinlich, daß bei *Synchytrium Taraxaci* weder Strahlenbildung noch Centrosomen vorkommen, trotzdem ich zugeben muß, daß vielleicht meine Fixierung zur Darstellung der betreffenden Elemente nicht geeignet war. Fig. 28 u. 29 (Taf. II), wo die Spindeln noch als dünne Fäden zurückgeblieben sind, zeigen, wie die Bildung der neuen Kernmembran von dem am Ende der Spindel angehäuften Chromatin aus vor sich geht, ohne daß sich im Plasma Strahlungen irgendwelcher Art bemerkbar machen. Sie könnten mir unmöglich entgangen sein, da ich außerordentlich viele in diesem Stadium sich befindende Schnitte untersucht habe. Man kann hingegen recht deutlich bemerken, wie sich schon in den späteren Anaphasen um die jungen Tochterkerne das Cytoplasma zurückzieht und wie so ein heller Hof entsteht. Das gesamte Chromatin wird zum Nucleolus der Tochterzelle, von dem sich dann allerdings, wie schon erwähnt, recht bald sekundäre Nucleolen abzuspalten beginnen.

Synchytrium Taraxaci unterscheidet sich außerdem noch durch das Verhalten der Reste der Kernspindel von den von Griggs und Kusano studierten Arten. Während diese Reste der Spindel in den erwähnten Fällen von der Chromosomenmasse angezogen in die Bildung der neuen Kerne aufgehen (s. Griggs 09 c, Fig. 24 u. 25, Kusano 09, Fig. 49–52), persistieren sie bei *Synchytrium Taraxaci* noch eine Zeitlang im Cytoplasma, wo sie als gerade (Fig. 28, Taf. II) oder mehr oder weniger gekrümmte Stäbe (Fig. 29, Taf. II) noch ziemlich lange Zeit erhalten bleiben, bis sie schließlich der Auflösung anheimfallen. Ob dieses Verhalten mit dem Fehlen von Strahlungen und Karyodermatoblasten in irgend einen Zusammenhang zu bringen ist, werden künftige Untersuchungen, die sich auf andere Spezies der gerade in solchen feinsten Details so mannigfache und verschiedene Erscheinungen zeigenden Gattung *Synchytrium* zu erstrecken haben, noch lehren.

2. Der Zerklüftungsprozeß und die Kernteilungen in den Sporangien der zerklüfteten Sori.

a) Der Vorgang der Zerklüftung ist schon von Harper (99) richtig geschildert worden, der auch auf die Unterschiede, die sich in dieser Beziehung zwischen *Synchytrium decipiens* und *S. Taraxaci* zeigen, aufmerksam gemacht hat. Bei *Synchytrium decipiens* können

wir nämlich drei Perioden unterscheiden: 1. die Entstehung des mehrkernigen Zustands aus dem einkernigen, 2. die vom Rande her schreitende Zerklüftung, 3. innerhalb der zerklüfteten Partien die Abgrenzung der mehrkernigen sogenannten „Protosporen“. Bei *Synchytrium Taraxaci* fällt dieser letzte Schritt weg. Die durch den ersten Zerklüftungsprozeß hervorgegangenen Sporangien erzeugen in ihrem Innern direkt die Zoosporen. Bilden sich die trennenden Wände von außen her, wie Harper das beschrieb, oder entstehen sie selbständig im Cytoplasma ähnlich wie beim Endosperm höherer Pflanzen? Fig. 30 (Taf. II) scheint mir eher



Textfig. 1. *Synchytrium Taraxaci*. Älterer Sporangiensorus.

für die Harpersche Auffassung zu sprechen, doch lagen zu wenig günstige Stadien vor, um über diesen Punkt eine endgültige Entscheidung zu treffen. Griggs und Kusano geben für *Synchytrium decipiens*, das ja auch schon Harper vorlag, die beiden Möglichkeiten an.

b) Kernteilungen. Finden im ungeteilten Sorus die Kernteilungen isochron statt, so ist das, sobald einmal die Zerklüftung und das darauffolgende Auseinanderrücken der Sporangien begonnen hat, nicht mehr der Fall. Da treten uns denn Bilder entgegen, wie sie Textfig. 1 darstellt. Jedes Sporangium ist im Rhythmus

seiner Kernteilungen selbständig geworden. So kommt es, daß wir im selben Sorus da Prophasen, dort Metaphasen, hier Anaphasen, nebenan Telophasen oder ruhenden Kernen begegnen. Dieser Umstand ermöglicht uns alle Teilungsschritte zu studieren, was eine große Erleichterung der Arbeit bedeutet. Doch auch theoretisch ist dieses selbständige Fortschreiten der Kernteilungen in den einzelnen Sporangien von bedeutendem Interesse. Hat doch erst vor kurzem Němec (10 a) gezeigt, daß sich in den mehrkernigen Zellen von *Cladophora* die Kerne durchaus ungleichzeitig teilen, während z. B. bei Plasmodiophoraceen diese Teilungen gleichzeitig vor sich gehen (Maire und Tison 09). Nehmen wir an, daß vom Cytoplasma ausgehende Reize Kernteilungen auslösen und daß diese Reize wohl in erster Linie durch den Einfluß der Umgebung bedingt werden, so muß uns das verschiedene Verhalten freilebender oder parasitischer polyenergider Organismen einleuchten. Anders wirkt dann die Umgebung auf die tiefer gelegenen Sporangien eines Sorus, anders auf die der Außenwelt genäherten. Das äußert sich auch in den gleichzeitigen Kernteilungen der innerhalb einer Membran sich befindenden Kerne, der so kleinen Sporangien von *Synchytrium*, während, um ein Beispiel von höheren Pflanzen zu wählen, man im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* (Strasburger 07) von einem Ende zum anderen schreitend, den verschiedenen Stadien der Karyokinese begegnen kann. Für die eben gegebene Auffassung spricht auch die scheinbar etwas abweichende Fig. 37 (Taf. II), wo von außen nach innen schreitend, späte Prophasen, Metaphasen, frühe Anaphasen beobachtet werden können. Daß diese Individualisierung der Sporangien erst vor sich geht, wenn die Trennung vollständig vollzogen ist, soll das in der Textfig. 1 rechts unten gelegene Sporangium zeigen, wo die Membran eben angelegt wurde, ohne daß die Tochtorsporangien schon auseinander gerückt wären. Die Kerne finden sich in der Anaphase auf der einen und auf der anderen Seite der jungen Membran.

Wodurch unterscheidet sich nun der Kernteilungsmodus in den Sporangien der zerklüfteten Sori von dem Verhalten der sich teilenden Kerne im unzerklüfteten Sorus? Der wesentliche Punkt ist das Schicksal des Nucleolus, der hier bei der Bildung der Chromosomen (und auch der Spindelfasern?) vollständig verbraucht wird. Nie ist es mir gelungen, in den zahlreichen untersuchten karyokinetischen Figuren noch in irgend einer Phase jene vakuoli-

sierten außerhalb der Kernmembran liegenden Reste nachzuweisen, die uns doch in den unzertheilten Sporangien in so charakteristischer Form entgegengetreten sind. Die Zusammensetzung des Nucleolus, der außer der in den Chromosomen sich abscheidenden Erbsubstanz und dem Kinoplasma noch zur Ernährung dienende Stoffe in sich speichert, läßt uns dies ganze Verhalten erklärlich finden. Aus einer Periode, in der das Ansammeln von Nähr- und Reservestoffen die wichtigste Lebenserscheinung ist, tritt das *Synchytrium* in eine andere Periode, in der die Bildung von zur Verbreitung der Art dienenden Schwärmosporen in den Vordergrund rückt. Es ist ja immerhin noch die Möglichkeit vorhanden, daß überflüssige Stoffe des Nucleolus in gelöster Form durch die Kernmembran ins Cytoplasma diffundieren, aber daß es sich dabei nicht mehr um dominierende Stoffwechsellerscheinungen handeln kann, geht doch schon aus der im Vergleich zu den früheren Kernen relativ recht geringen Größe des Nucleolus hervor.

Die Fig. 31—42 (Taf. II) sollen das Gesagte erläutern. Gute Prophasen zu finden ist hier nicht so leicht, wie in früheren Stadien. Eine Vermehrung der Nucleolen leitet auch hier den ganzen Vorgang ein (Fig. 31—34 Taf. II). Dann tritt uns ein Stadium entgegen, das etwas rätselhaft aussieht. Die Nucleolen scheinen merkwürdig unregelmäßige Auswüchse zu treiben. Ich gebe gerne zu, daß mir hier die Färbung nicht besonders gelungen ist, aber ein Vergleich meiner Fig. 33 (Taf. II) mit den von Kusano (09) gegebenen Fig. 73 und 74 wird uns auf den richtigen Weg führen und zeigen, daß es sich hier um eine direkte Umformung des Nucleolus in die Chromosomen und Spindelfasern handelt. Die darauffolgende Fig. 35 (Taf. II) zeigt uns diesen Übergang schon vollzogen. Ähnliche Bilder, wie meine Fig. 33 und 34 (Taf. II) lagen offenbar auch Löwenthal in seiner Fig. 8 vor, wo er „solide und bläschenförmige Kerne“ abbildet. Die scheinbar so unregelmäßigen Teilungen fügen sich recht gut in unser Schema, wenn wir wissen, daß das, was Löwenthal als „Kern“ bezeichnet, eben nichts anderes ist, als ein Nucleolus, und daß es offenbar ihm mit seinen Färbungsmethoden nicht gelungen ist, die eigentliche Kernmembran in seinen Fig 8 a, b, c nachzuweisen, während diese Membran durch einen glücklichen Zufall in Fig. 8 d deutlich wurde. Noch sei erwähnt, daß sich bei dem Kusanoschen *Synchytrium Puerariae* der Nucleolus auch in den allerletzten Teilungen noch gleich verhält wie in den früheren, während Griggs bei *Synchytrium decipiens* keinerlei

Gesetzmäßigkeiten fand. Bald lagen in einer Cyste neben allen Spindeln Nucleoli, bald waren sie in der Metaphase schon überall verschwunden. Solch feine und gewiß für das Leben der Pflanze nicht gleichgültigen Unterschiede zeigen uns, daß sich pilzcytologische Arbeiten auf einzelne Arten zu erstrecken haben und daß man nicht aus dem Verhalten einer Art auf die Gattung schließen darf. Das haben ja auch z. B. die Publikationen, die sich mit der Cytologie von *Albugo* beschäftigten, gezeigt, wo sich unter einer äußerlich so ähnlichen Form so seltsam verschiedene Lebensvorgänge bergen (s. die Zusammenfassung bei Lotsy).

Außer den am Nucleolus während der Prophase sich abspielenden Vorgängen bieten die späteren Mitosen nichts Neues. Sie fügen sich im großen Ganzen den Schilderungen, die ich schon von den Kernteilungsvorgängen in unzerklüfteten Soris gegeben habe, ein. Auch hier gelingt es, 4 als Chromosomenzahl mit großer Sicherheit festzustellen, seitlich getroffene Spindeln zeigen naturgemäß manchmal zwei, manchmal drei, manchmal vier, aber diese Zahl wird nirgends überschritten und Ansichten von Kernplatten bestärken unsere Auffassung (Fig. 36 a, b; 37 Taf. II). Fig. 38 und 39 (Taf. II) zeigen Anaphasen in einem Stadium, das zur Ergänzung des oben bei den jüngeren Kernen Auseinandergesetzten dienen kann. Endlich soll Fig. 40 (Taf. II) das recht kraus anmutende Bild sehr gestreckter Anaphasen darstellen, während sich in Fig. 42 (Taf. II) die Tochterkerne schon gebildet haben.

Über die feineren Vorgänge, die sich bei der Bildung der Zoosporen abspielen, die Anlage der Membran, die Bildung der Geißel konnte ich noch weniger wie Kusano klug werden. *Synchytrium Taraxaci* ist auch wohl für diesen Punkt ein besonders ungünstiges Objekt, denn erstens lassen sich gerade diese Stadien nur selten befriedigend färben und dann liegen die Sporen so dicht gelagert, wie es keine Zeichnung auch nur einigermaßen zutreffend wiedergeben kann. Fig. 43 (Taf. II) entspricht dem, was Löwenthal als Fig. 7 reproduziert. Bei ihm finden sich wohl auch die besten Bilder von Zoosporen (Fig. 9, 10), auf die hier verwiesen sei. Kusano (09) bildet in seiner Fig. 79 ein Sporangium ab, wo die Umgrenzung der einzelnen Zoosporen mit einer Membran deutlich zu erkennen ist. Das betreffende Präparat war mit Fuchsin-Jodgrün gefärbt. Trotzdem ich das gleiche Färbeverfahren mehrmals bei den richtigen Stadien anwandte, so kam ich doch nie auch nur zu einigermaßen befriedigenden Bildern. Die Hauptschuld liegt, wie

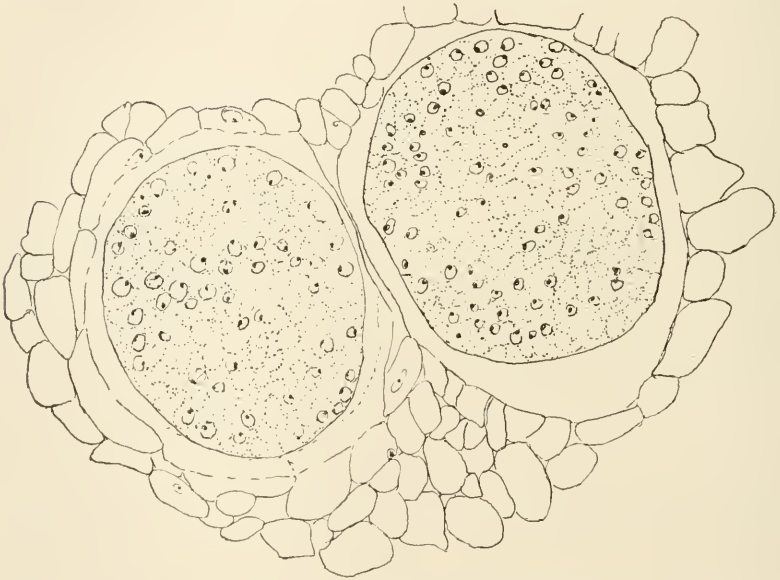
erwähnt, an der Lagerung der Zoosporen, die bei meiner Art viel dichter ist als bei *Synchytrium Puerariae*. Nach dem oben über das Schicksal der Nucleolen Gesagten genügt wohl noch zum Schluß ein Hinweis auf die äußerst geringe Menge chromatischer Substanz, die die Schwärmsporen mit sich führen.

b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze.

Kusano (07 a, 08) konnte für *Synchytrium Puerariae* nachweisen, daß Stoffe, die von unter der Epidermis liegenden farblosen Zellen ausgeschieden werden, auf die Schwärmsporen chemotaktische Reize ausüben. Die Eintrittsstellen der Schwärmer sind die Spaltöffnungen, von der Atemhöhle aus können sie dann, soweit sich intercellulare Räume befinden, weiterwandern, bis sie auf die anzugreifenden Zellen stoßen, die sich stets durch Mangel von Chlorophyll auszeichnen. Einmal eingedrungen, veranlassen die *Synchytrium*-Sporen ein gesteigertes Wachstum der Wirtszellen, die sich nun hauptsächlich in der Richtung zur Spaltöffnung hin ausdehnen können, ein Vorgang, der schließlich ein Auseinanderücken der Schließzellen zur Folge hat. So können dann zuletzt Zustände entstehen, die den Anschein erwecken, als ob ursprünglich eine Epidermiszelle befallen worden wäre. Daß dem jedoch nicht so ist, hat Kusano durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nachgewiesen. Er vermutet, daß auch andere *Synchytrium*-Arten den beschriebenen Krankheitsverlauf hervorrufen und ich glaube, daß seine Angaben auch für *Synchytrium Taraxaci* zutreffen. Es fehlt mir für diese Behauptung allerdings das nötige Beweismaterial, da mir, wie schon einmal erwähnt, ganz junge Stadien nicht vorlagen. Doch scheint mir meine Fig. 1 (Taf. I) eine solche Erklärung eher zuzulassen, wie die Deutung, die Lüdi für ähnliche Zustände von *Synchytrium Taraxaci* in etwas schematischer Weise gegeben hat. Auch die meisten der von Rytz gegebenen instruktiven Figuren (z. B. seine Textfigur 6) finden so eine ungezwungene Erklärung, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß auch einmal die Infektion von Epidermiszellen stattfinden kann.

Noch eine andere Beobachtung Kusanos kann ich bestätigen. Er fand, daß die Membranen, die infizierte Zellen umgeben, durch ein vom Pilz abgegebenes Enzym aufgelöst werden und daß so Symplasten entstehen, bei denen in späteren Stadien nur noch die große Zahl der Kerne für ihren lysigenen Ursprung spricht (Textfig. 2).

Mit den Veränderungen, die der Kern der Wirtspflanze unter dem Einfluß von *Synchytrium* erleidet, hat sich in letzter Zeit hauptsächlich H. von Guttenberg (09) beschäftigt. Bei den von ihm untersuchten Wirtskernen fielen außer einer gegenüber normalen Kernen erstaunlichen Größe Einbuchtungen und Kanäle auf, die sich oft tief ins Innere des Kernes erstreckten. Ferner erschien der Kern dem Parasiten immer sehr eng angeschmiegt. Meine Beobachtungen sind, da ich nicht viele junge Stadien vor mir hatte, nicht so vollständig, wie die von H. von Guttenberg gegebenen. In älteren Stadien ist nämlich meist vom Kern der Wirtszelle



Textfig. 2. *Synchytrium Tararaci*. Zwei junge Kerne, die benachbarte Zellen befallen haben. Von den umliegenden Zellen befinden sich einige in Auflösung.

nichts mehr zu sehen. Es zeigen sich nur manchmal in den benachbarten Zellen die Kerne etwas vergrößert. Immerhin sei, besonders weil sich die noch zu besprechenden Fälle ganz anders verhalten, auf Fig. 2 (Taf. I) aufmerksam gemacht. Sie stellt den Kern der in Fig. 1 A und B wiedergegebenen Wirtszelle bei stärkerer Vergrößerung dar. Auch hier fallen die stattliche Größe und die sich in das Innere erstreckenden Einbuchtungen auf, die allerdings sich nicht wie in den von H. von Guttenberg studierten Kernen in verzweigte Kanäle gabeln. Das Kerngerüst ist bedeutend weitmaschiger als wie in gesunden Kernen. Der Nucleolus ist stattlicher, das Chro-

matin scheint hingegen zum Teil geschwunden zu sein. Kusano glaubt, daß bei der infizierten *Pueraria* die Kerne keine Zu- oder Abnahme von Chromatin und Linin aufweisen. Auch Lappungen oder Kanäle konnte er nicht beobachten. Von Guttenberg vermutet, daß den von ihm gesehenen Kanälen eine gewisse Bedeutung für die Leitung der dem Kern vom Parasiten geraubten Stoffe zukomme. Diese Deutung scheint mir um so wahrscheinlicher, als ich auch ganz ähnliche Verhältnisse bei den Kernen von *Brassica*-Zellen beobachten konnte, die von *Plasmodiophora Brassicae* Wor. befallen waren. Ich fand in solchen Präparaten recht instruktive Bilder, die zeigen, wie überall da, wo ein Parasit dem Kern genähert ist, einfache Kanäle bis zum Nucleolus hineinragen. Nawaschin, sowie die anderen Autoren, die sich seither mit der Cytologie von *Plasmodiophora* beschäftigt haben (Prowazek, Faworsky), berichten nichts von diesen Kanälen. Es scheint mir das um so bemerkenswerter, als sich ja der stark hypertrophierte Kern nach den Angaben von Nawaschin noch weiterhin mitotisch zu teilen vermag. Ob das auch bei solchen von Einbuchtungen durchfurchten Kernen der Fall ist, wäre noch zu prüfen, ausgeschlossen scheint mir ein solches Verhalten, nach dem, was wir über die Kerne von mykorrhizahaltigen Geweben (W. Magnus, Shibata) wissen, nicht. Doch über all dies soll des näheren noch bei dem folgenden Fall, den ich bespreche, die Rede sein, über meine Befunde bei *Plasmodiophora* werde ich vielleicht später noch eingehender berichten.

II. *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb.

a) Entwicklung des Pilzes.

Die durch diesen Pilz hervorgerufene Kartoffelkrankheit trat wohl zuerst in Ungarn auf. Die erste Beschreibung aus dem Jahre 1896, die sich auf aus Oberungarn stammendes Material stützt, rührt von Schilbersky her. In England soll sich nach unsicheren Angaben die Krankheit schon 1893 eingestellt haben, die englischen Funde sind von Masee, Potter, Borthwick, Johnson (zitiert nach Johnson) und Percival bearbeitet worden. Seit einigen Jahren sind nun auch Fälle aus Deutschland und zwar hauptsächlich aus Schlesien, Westfalen und der Rheinprovinz bekannt und auch in Nordamerika soll die Krankheit aufgetreten sein. Auf

eine eingehende Besprechung der in zahlreichen landwirtschaftlichen Zeitschriften zerstreuten Literatur kann ich füglich verzichten. Handelt es sich doch meistens nur um Berichte über das Vorkommen, über Infektionsversuche und Bekämpfungsmittel. Ich verweise deswegen auf das Sammelreferat von Stift. Was wir an anatomischen und cytologischen Tatsachen wissen, findet sich am besten zusammengestellt in den Publikationen von Johnson und Percival. Für Abbildungen von erkrankten Knollen, Stengeln und Wurzeln sei auf die Arbeiten von Schneider, Jösting, Percival und auf den zweiten Band des Sorauerschen Handbuchs für Pflanzenkrankheiten verwiesen.

Mein Material erhielt ich aus der Gegend von Düsseldorf. Herrn Winterschuldirektor Jösting in Vohwinkel, der mich zu verschiedenen Malen damit versorgt hat, sei auch an dieser Stelle für seine Liebenswürdigkeit mein bester Dank ausgesprochen.

Als Fixierungsmittel dienten Alkoholeisessig und das Flemingsche Gemisch, die besseren Erfolge wurden mit dem letzteren erzielt. Um ein möglichst rasches Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten zu erreichen, wurden recht kleine Stücke der erkrankten Gewebe vor der Fixierung mit Nadeln und Skalpellen angestochen. Gefärbt wurde nach dem Flemingschen Dreifarbenverfahren, mit Hämatoxylin-Eisenaun und nach dem Pianeseschen Verfahren.

Es fanden sich unter den zugesandten Pflanzen sowohl erkrankte Knollen, Stolonen und Wurzeln als auch oberirdische Pflanzenteile. Ein Teil wurde zu Kulturversuchen verwendet. Infektionen von unbefallenen Kartoffelknollen wollten mir nicht gelingen. Schneider und die Engländer hatten bessere Erfolge aufzuweisen. Vielleicht hatte ich meine Kulturen etwas zu trocken gehalten. Hingegen konnte ich mehrmals beobachten, wie an infizierten Knollen, die ich über den Winter in Erde oder Sand hatte liegen lassen, die Auswüchse zusammenschumpften, wie jedoch mit dem Erwachen des Lebens im Frühling sich auch wieder neue Geschwülste einstellten, die durchaus nicht an den gleichen Stellen lagen wie die eingetrockneten alten. Und auch hier konnte ich die Beobachtung von Johnson bestätigen, der fand, daß hauptsächlich von den Augen aus die Infektion vor sich geht.

Auf Schnitten lassen sich schon leicht mit einer Lupe braungefärbte Partien, die oft weit in das Innere der Geschwulst reichen, erkennen. Eine mikroskopische Prüfung überzeugt uns, daß in den Zellen des Wirtes dickwandige, sogenannte Dauersporen liegen.

Weit seltener finden sich in Material, das im Sommer geerntet wurde, dünnwandige, zwei- bis viermal zerklüftete Parasiten, die Sporangiosori, während die jungen Zustände erst in gefärbten Schnitten mit der gewünschten Deutlichkeit zutage treten.

Es ist nun gelungen, sowohl die Sori, als auch die Dauersporen, die eigentlich Dauersporangien heißen sollten, zur Keimung zu bringen. Beide Sporangienformen entlassen eine große Menge mit ein bis zwei Fetttropfen versehener, einzelliger Schwärmer, die nach Percival und Johnson sich lebhaft tummeln und nachdem sie einige Zeit zur Ruhe gekommen sind, amöboide Bewegungen ausführen sollen. Es ist mir, trotzdem ich oft zur Ruhe gekommene Schwärmer längere Zeit beobachtet habe, nie gelungen, etwas von diesen amöboiden Bewegungen wahrzunehmen. Ferner berichtet Johnson, daß sich die Schwärmer wie „Mäuse“ bewegen sollen, indem sie ihre Geißel nachziehen. Auch bei den stärksten Vergrößerungen ist es außerordentlich schwer, die Geißel richtig in der Bewegung zu beobachten, aber soviel ich sehen konnte, handelt es sich meist um ein Schlagen der Cilie um den Körper herum und ein nachheriges Zurückziehen in die gestreckte Lage, was eine kreiselförmige Drehung zur Folge hat. Die Bewegungen sind zuerst ziemlich lebhaft, aber bald werden sie träge und schon nach kurzer Zeit gelangen sie gänzlich zur Ruhe. Diese Tatsache und einige Vorversuche ließen mir bald diese Zoosporen zu chemotaktischen Untersuchungen, die ja gerade hier von großem Interesse wären, als gänzlich ungeeignet erscheinen. Auch das Aufspringen der Dauersporen konnte ich nicht sehen, wogegen es Johnson einmal gelungen ist, das Entleeren dieses Gebildes in einem aus Kartoffelbrühe hergestellten hängenden Tropfen zu beobachten. Ich fand immer nur ähnlich wie Percival entleerte Sporangien und dann auch Schwärmer, die sich neben dem Schnitt bewegten und von denen ich jedoch nicht sicher sagen konnte, ob sie einem Dauersporangium oder einem Sorus entstammen.

Welche Vorgänge sich abspielen, bis sich die Schwärmer zu den jüngsten unterscheidbaren parasitischen Zuständen entwickelt haben, das vermag ich so wenig wie Percival zu sagen. Auch bei *Synchytrium* sind die Umwandlungen, die sich in dieser Zeit vollziehen, noch recht wenig bekannt. Das Gesagte gilt vor allem für den Kern, der in den jüngsten parasitischen Stadien immer klar zu sehen ist. Ein großer Nucleolus, umgeben von einer mehr oder weniger mächtigen Kernhöhle, und auch eine Kernmembran,

die nach Percival in diesen Stadien noch nicht vorhanden sein sollen, konnte ich stets deutlich wahrnehmen. Anders verhält sich die Schwärmspore, bei der an chromatischer Substanz nur ganz kleine, nur mit den stärksten Vergrößerungen sichtbare Körnchen zu sehen sind, von einem ausgesprochenen Kern kann dort wirklich nicht die Rede sein (Fig. 59, Taf. IV). Aber auch das Ding, das Kusano (09) in seiner Fig. 80 als Kern einer Schwärmspore von *Synchytrium* anspricht, eine Vakuole, mit zwei winzigen Körnchen Chromatin, hat mit dem Kern der jüngsten parasitischen Stadien nur eine kleine Ähnlichkeit. Diese großen Unterschiede in der Beschaffenheit der Kerne der Schwärmsporen und der jüngsten Parasiten können verschieden gedeutet werden. Einmal können wir annehmen, daß die intensive Nahrungsaufnahme, die der Parasit gleich nach dem Eindringen in die Wirtszelle beginnt, eine starke Ablagerung von Stoffen, die sich hauptsächlich im Nucleolus abspielt, zur Folge hat. Aber auch eine andere Möglichkeit ist denkbar. Die Fälle, wo mehr als ein Parasit sich in der Wirtszelle befindet, traten mir, der ich wohl mehr ganz junge Stadien vor mir hatte als wie Percival, recht häufig entgegen. Fig. 44 (Taf. III) zeigt z. B., wie nicht weniger als sieben Sporen den Kern der Wirtszelle umlagern. Sollte es da nicht möglich sein, daß in noch jüngeren Zuständen, die sich mit unseren jetzigen optischen Mitteln wohl überhaupt kaum erkennen lassen, eine Verschmelzung von zwei oder mehreren Sporen stattgefunden hat? Ich muß allerdings sagen, daß es mir nie gelungen ist, eine solche Kopulation wahrzunehmen. Theoretische Erwägungen, deren Begründung im weiteren gegeben werden soll, veranlassen mich jedoch, einen solchen Prozeß als wahrscheinlich hinzustellen. Fig. 44 ist auch sonst von Interesse. Die Zelle entstammt einem kleinen, ganz frisch infizierten Tumor, in dem beinahe alle Zellen in gleicher Intensität befallen sind. Außerhalb der gleich ins Auge springenden Kerne der Sporen liegt dichteres Cytoplasma, das ohne scharfe Abgrenzung in das lockere Plasma der Wirtszelle übergeht. Von einer Membran ist nichts zu sehen. Wahrscheinlich haben diese Sporen zu ihren Lebzeiten amöboide Bewegungen ausgeführt. Dafür spricht auch Fig. 46 (Taf. III), die aus einer ähnlichen Zelle etwas ältere Zustände darstellt.

In einem etwas älteren Stadium (Fig. 45—47, Taf. II) hat das Cytoplasma den charakteristischen wabigen Bau angenommen. Im allgemeinen zeigen die Sporen eine deutliche Membran und eine runde oder ellipsoidische Gestalt.

Gleichzeitig mit der nun folgenden Größenzunahme beginnen die Vorgänge, die schließlich zur Bildung der Zoosporen führen. Dieser ganze Prozeß ist auch von Percival besonders in seinen Abbildungen recht deutlich geschildert worden und es war für mich recht befriedigend, als ich in seiner Arbeit eine Bestätigung meiner Resultate fand. Handelt es sich doch dabei um eine Art der Sporenbildung, wie sie mir aus dem ganzen Pflanzenreich von nirgends her bekannt ist. Es wird vielleicht zweckmäßig sein, wenn wir, bevor wir die einzelnen Schritte der Entwicklung durchlaufen, einen kurzen Blick auf das endgültig erreichte Stadium werfen. Fig. 55 (Taf. IV) soll zur Erläuterung dienen. Die äußere Membran ist abgesprengt. Innerhalb einer dünnen inneren Membran finden sich durch Plasmastränge verbunden die Zoosporen. Von einem Kern ist nichts mehr zu sehen. So liegen in den meisten Dauersporangien die Verhältnisse. Und doch kann man hin und wieder welche treffen, die noch Reste des alten Kerns aufweisen. Seine Membran ist geschrumpft oder zerbröckelt, der Nucleolus ist chromatinarm und oft auch vakuolisiert, einzelne Lininfäden und zusammengeballte Chromatinmassen sind hie und da noch erhalten, der ganze Kern erscheint im Vergleich mit den Kernen jüngerer Sporen bedeutend verkleinert (Fig. 56 u. 57, Taf. IV, zum Vergleich Fig. 53, Taf. III). Das sind die von mir in Hunderten von Schnitten immer wieder aufgefundenen Tatsachen, die durch die ebenfalls zahlreichen Beobachtungen Percivals bestätigt sind. Nie wurde eine Mitose dieses primären Kerns gefunden, nie auch nur vorbereitende Schritte, die zu einer karyokinetischen Teilung hätten führen können. Sehen wir nun, wie dieser Zustand erreicht wird, welche Beteiligung dabei dem Cytoplasma, welche den Kernbestandteilen zukommt.

Schon ganz junge Sporen fallen in den mit Flemingschem Gemisch fixierten Schnitten durch intensiv von der Osmiumsäure geschwärzte Partien auf, die sich erst nach längerer Behandlung mit H_2O_2 + Alkohol entfernen lassen. Fig. 49 u. 50 (Taf. III) entstammen Präparaten, die nicht gebleicht wurden. Sie zeigen diese schwarzen Partien deutlich. Es sind das Tropfen eines Fettes oder Öles, die sich zunächst beim weiteren Wachstum der Sporen stark vermehren. Das ausgewachsene Sporangium weist davon auf den ersten Blick nichts mehr auf, aber ein näheres Zusehen belehrt uns, daß sich auch in den Zoosporen kleine, mit Osmiumsäure gefärbte Partikelchen vorfinden (Fig. 60, Taf. IV). Es muß also

offenbar eine Verteilung des nicht anderswie aufgebrauchten Reservestoffes auf die jungen Sporen stattgefunden haben. Das wabige Cytoplasma wird mit dem Wachstum der Sporen immer weitmaschiger, schließlich bleiben nur einzelne Verbindungsstränge zwischen den Zoosporen übrig.

Die Membran, die zuerst als einfach konturiert erscheint, wird mit dem Heranwachsen immer dicker, hat der Parasit einmal die ganze Wirtszelle erfüllt, so nimmt sie eine braune Farbe an und es läßt sich dann besonders an entleerten oder aufgesprungenen Sporangien eine äußere derbe und eine innere dünne Hülle unterscheiden. Die äußere Hülle weist Streifen und Leisten auf, die besonders an herauspräparierten Sporangien deutlich hervortreten (Fig. 58). Schon Johnson glaubt, daß es der Wirt ist, der diese äußere Hülle um die Sporangien gebildet hat, und ich kann einen weiteren Beweis für diese Anschauung bringen. Mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich nämlich diese äußeren Hüllen deutlich rot, der ursprünglich braune Ton tritt in solchen Präparaten stark zurück. Um weiter zu prüfen, führte ich die Mäulesche Reaktion (s. Strasburger, „Großes Praktikum“) aus. Es trat eine intensive Braunfärbung ein. Als Kontrolle konnten dabei immer einige Tracheiden dienen, die sich im selben Schnitt vorfanden und die die gleichen Farbenveränderungen aufwiesen. Diese äußeren Membranen sind also zweifellos verholzt und es spricht alle Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Zellwände der Wirtszelle vor allem die Umwandlung aus Cellulose in Lignin erfahren haben. Wir dürfen auch annehmen, daß es sich wohl zunächst um einen nützlichen Vorgang für den Wirt handelt, der so den lästigen Parasiten ein kapselt. Später sind dann allerdings die Rollen vertauscht. Ist einmal die Knolle abgestorben und beginnt sich zu zersetzen, so werden wohl gerade die so geschützten Gebilde am besten ungünstigen Einflüssen aller Art widerstehen können. Daß Verholzung in verletzten Geweben verschiedener Art recht häufig vorkommt, darauf hat z. B. Devaux aufmerksam gemacht, dafür, daß sie unter dem Einfluß eines Parasiten sich in dieser Weise ereignen kann, ist mir kein anderes Beispiel bekannt.

Welches ist nun das Schicksal der Zellkerne während dieser Wachstumsprozesse? Im Kern der jungen Spore sahen wir außer dem Nucleolus keine Einschlüsse innerhalb der Kernmembran (Fig. 44—47, Taf. III). Bald zeigt sich jedoch ein mit Hämatoxylin-Eisenalaun äußerst schwach-bräunlich gefärbtes Gebilde, das nicht

immer deutlich zu erkennen ist, und auf dem einzelne Chromatinkörner aufgelagert sind (Fig. 48 u. 51, Taf. III). Percival bezeichnet dieses Gebilde als Kerngerüst und vergleicht es mit einem von H. von Guttenberg (09) für die Dauersporen von *Synchytrium anomalum* angegebenen Körper. Eine merkwürdige Erscheinung ist dabei, daß sich in diesem Körper gar keine deutlichen Lininfäden unterscheiden lassen und daß auch von einer netzigen Struktur nichts wahrgenommen werden kann. Ich würde diese Tatsache einfach mit einer ungenügenden Differenzierung meiner Präparate erklären, wenn nicht auch in viel älteren Kernen, die alle Lininstrukturen deutlich aufweisen, solche schlecht färbbare gelappte Komplexe manchmal noch auftraten (Fig. 54, Taf. IV).

Die weitere Ausbildung des Liningerüsts folgt nun bald und es können oft recht verworrene Netze von Fäden bemerkt werden, auf denen sich mehr und mehr Chromatinkörner anzuhäufen beginnen (Fig. 51—53, Taf. III). Mit der Zunahme dieses Chromatins Hand in Hand geht eine immer schlechter werdende Färbbarkeit des Nucleolus und bald sehen wir auch die Vakuolen, die uns schon bei *Synchytrium Taraxaci* in so charakteristischer Weise entgegentraten. Einen direkten Austritt von Chromatin aus dem Nucleolus kann man allerdings nicht wahrnehmen. Im weiteren Verlauf sammeln sich die größeren Chromatinkörner in stattlichen Mengen an der Peripherie der Kerne an. Und schließlich läßt sich der Austritt des Chromatins aus dem Kern wahrnehmen. Das hat auch schon Percival beobachtet, aber seine Bilder sind gerade in diesem wichtigen Punkte nicht ganz überzeugend. Meine Fig. 54 (Taf. IV) kann hier wohl bessere Dienste leisten. Der betreffende Kern ist mit der stärksten mir zur Verfügung stehenden Vergrößerung gezeichnet. Wir sehen, wie sich um den Kern herum dichtes Cytoplasma angesammelt hat, in dem schon einige dunkel gefärbte Chromidien auffallen. Die Kernmembran zeigt an manchen Stellen Risse und Ausbuchtungen und oft genug läßt sich wahrnehmen, wie eine solche Ausbuchtung immer einem dahinter liegenden Chromidialkörper entspricht. Die Kernhöhle ist von zahllosen Lininfäden durchzogen, der Nucleolus stark vakuolisiert.

Die Angaben über das Austreten solcher Chromidien aus dem Kern mehren sich auch für höhere Pflanzen von Tag zu Tag. Wie Němec (10b) letzthin richtig bemerkte, kann natürlich von einem Austritt nur dann mit Gewißheit gesprochen werden, wenn es ge-

lingt, in vivo den Übertritt in das Cytoplasma zu verfolgen oder aber, wenn uns zuverlässige mikrochemische Reaktionen über die stoffliche Zusammensetzung der austretenden Substanzen Gewißheit verschaffen können. Mein Untersuchungsobjekt erwies sich infolge einer ganzen Menge von Umständen für derartige Forschungen als ganz ungeeignet, und ich muß mich damit begnügen, zu konstatieren, daß sich die genannten Gebilde, die ich bis auf weiteres als Chromidien bezeichnen will, mit Hämatoxylin-Eisenaun deutlich schwarz, mit Safranin-Gentianviolett rot färben.

Was ist nun die Bedeutung dieses von Percival und mir oft beobachteten Vorgangs? Wir haben oben gesehen, daß in dem mit Zoosporen angefüllten Sporangium kein Kern oder nur noch ein verschrunpfter Rest eines solchen zu finden ist, daß aber auch die Zoosporen nur winzige Chromatinpartikelchen und keine deutlich hervortretenden Kerne besitzen. Ich glaube nun, daß das wenige Chromatin, das hier die Rolle der Erbsubstanz spielt, sich aus dem Chromatin des Kerns ableitet und daß die austretenden Chromidien dabei als Überträger funktionieren. Gerne gebe ich zu, daß diese Auffassung nicht strikte und lückenlos bewiesen ist. Aber es fehlt doch nicht an bei niederen Organismen beobachteten Vorgängen, die sich den hier geschilderten anreihen ließen. Von der Mitochondrien- und Chromidien-Literatur über höhere Pflanzen und Tiere will ich dabei absehen, da ich vermute, daß es sich dort um in ihrer Bedeutung von dem unsrigen verschiedene Prozesse handelt. Erinnerung sei hingegen an das, was oben über amitotische Vorgänge von *Synchytrium Taraxaci* gesagt wurde, besonders an die Griggsche „nuclear gemmation“, die dem eben geschilderten Prozeß wohl homolog ist. Aber bei *Synchytrium* sind das alles eben nur gelegentlich auftretende Fälle, während es sich hier um einen normalen und wichtigen Lebensvorgang handelt. Noch mehr Anklänge an das eben Geschilderte finden wir jedoch bei Protozoen. Es sei einmal an die Mikrogametenbildung bei *Coccidium Schubergi*, wie sie Schaudinn geschildert hat (zitiert nach Doflein) erinnert. Und dann ganz besonders an die Vorgänge, die zur Schwärmerbildung bei der tripyleen Radiolarie *Aulacantha scolymantha* führen. Aus der Darstellung, die uns Borgert (09) davon gegeben hat, geht deutlich hervor, daß auch dort ein zentral gelegener, mächtiger Kern unter Abgabe von Chromidien an das Cytoplasma einschrumpft und schließlich nicht mehr zu sehen ist. Hartmann (11) hat den Vorschlag gemacht, derartige Kerne als polyenergid zu bezeichnen,

eine Bezeichnung, die ich auch für den Kern von *Chrysophlyctis endobiotica* hier einführen will, wenn er auch in seiner Struktur sonst wichtige Abweichungen von Protozoenkernen aufweist. Das wesentliche dabei scheint mir aber der Zerfall in Monocaryen zu sein.

Werfen wir noch einen Blick auf die fertig gebildete Zoospore. Fig. 59 (Taf. IV) entstammt einem Sporangium aus einem gefärbten Präparat. Die Geißeln waren auf den ersten Blick nicht gleich zu erkennen und konnten erst nach einigen Drehungen der Mikrometerschraube in ihrem Verlauf verfolgt werden. Im Inneren bemerken wir nebst einem körnigen Inhalt einige hell leuchtende Höfe und ein oder zwei schwarze Chromatinpünktchen. Fig. 60 (Taf. IV) stellt Sporen aus einem mit Flemingschem Gemisch fixierten unbleichten Präparat dar. Deutlich fallen schwarze Fettpartikelchen auf, die wohl am Rande der in Fig. 61 sichtbaren Vakuolen sitzen. Ob diese Fetttropfchen in engem Zusammenhang mit dem Chromatin stehen und vielleicht mit ihm zusammen in einem Kern eingeschlossen sind, das läßt sich aus meinen Figuren nicht ersehen. Es müßte denn schon eine Methode ausfindig gemacht werden, die erlaubte, durch Färbung Fett und Chromatin deutlich gesondert hervortreten zu lassen. Die Möglichkeit, daß der Nucleolus oder sonstige Bestandteile des Kerns Fett als Reservestoff enthielten, ist ja nicht ausgeschlossen. Zopf hatte diese Anschauung von den Kernen der Schwärmsporen verschiedener Chytridineen und Maire (04) ist es gelungen, in den Kernen von *Coleosporium Campanulae* und *Elaphomyces variegatus* Fett nachzuweisen.

Waren Dauersporen zu allen Jahreszeiten in allen Präparaten häufig in großer Menge zu sehen, so gehörten die Sporangiosori auch bei Material, das im frühen Sommer fixiert wurde, zu den Seltenheiten. Die fertig ausgebildeten Sori gleichen durchaus denen von *Synchytrium* und sie sind es wohl hauptsächlich gewesen, die Percival veranlaßt haben, die Gattung *Chrysophlyctis* zu *Synchytrium* zu ziehen. Fig. 65 (Taf. IV) zeigt einen solchen Sorus mit zwei Sporangien, ihre Zahl kann bis zu fünf betragen. Auch hier wird die äußere Hülle, die bloß wesentlich dünner ist als wie bei den Dauersporen, vom Wirt gebildet, auch hier zeigt sich eine leichte Verholzung. Percival konnte in diesen Sori auch Kernteilungen nachweisen, die große Ähnlichkeit mit den bei *Synchytrium* beobachteten Mitosen haben, so weit man das nach der einzig abgebildeten Metaphase beurteilen kann. Die Spindel ist intranucleär, über das Schicksal des Nucleolus finden sich keine Angaben. So-

lange ich nun auch gesucht habe, so war ich doch nie imstande, diese Kernteilungen selbst zu sehen, trotzdem ich zu recht verschiedenen Tageszeiten fixiertes Material durchmusterte. Hingegen konnte ich einige Schritte fixieren, die zur Ausbildung von Sporangiosori führen. Es sind das die selten angetroffenen, mit mehreren verschieden großen Kernen versehenen Zellen, die ich so deute. Fig. 61 (Taf. IV) zeigt in dem getroffenen Schnitt drei große (im ganzen waren es fünf) und mehrere kleine Kerne. Die Makronuclei, die Fig. 62 A u. B (Taf. IV) bei stärkerer Vergrößerung darstellt, sind durch den Mangel eines Nucleolus ausgezeichnet. Ferner fallen in ihnen die recht zahlreichen verschlungenen Lininfäden auf. Das ganze Bild erinnert etwa an eine Prophase. Neben den großen Kernen liegen dann oft paarweise genähert die Mikronuclei. Durchaus entsprechende Bilder hat Percival in seinen Figuren 32 u. 33 gegeben. Daß die Großkerne auch ein etwas anderes Aussehen haben können, soll Fig. 63 (Taf. IV) beweisen, wo in den Kernen große Nucleolen und an ihrem Rande Chromidien wahrgenommen werden können. Zum Vergleich sei noch einmal an meine Wahrnehmungen über verschieden große Kerne bei *Synchytrium Taraxaci* erinnert. Zur Ausbildung der Sporen leitet dann Fig. 64 (Taf. IV) mit ihren zahlreichen, im ganzen gleich großen Kernen über, während Fig. 65 (Taf. IV) den fertig ausgebildeten Sorus zeigt.

Percival glaubt, die verschiedenen Wege, die zur Ausbildung von Dauersporen und von Sori führen, bis zur einkernigen Spore zurückverfolgen zu können. Er sagt, daß der Kern der Dauerspore außer dem Nucleolus nur den als Kerngerüst bezeichneten Körper aufweise, während im Kern der Sporen, die zur Bildung der Sommersporangien und der Sori führen, Chromatin und Linin und die so charakteristische Chromidienbildung auftreten sollen, er schreibt auch den Sommersporen ein dichteres Plasma zu. Ich konnte die genannten Unterschiede im Bau der Kerne nicht beobachten. Chromatin, Linin und Chromidien und ein vacuoliger Nucleolus finden sich auch in Kernen von Zellen, die wegen des Vorhandenseins von Zoosporen und auch wegen ihrer dicken Membran unzweifelhaft als Dauersporen zu bezeichnen sind (Fig. 53, Tafel III).

Weiter schreibt Percival: „No primary nucleus was found to undergo recognizable mitotic division, but undoubted mitosis occurs in the minute secondary nuclei. In this respect my observations upon this organism agree with those of Dangeard and Rosen who

noted the gradual evolution of typical mitosis in the later divisions of the nuclei of *Synchytrium taraxaci*“, und weiter unten: „My observations upon the structure and division of the primary nucleus and the formation of the secondary nuclei are in close agreement with the researches of Dangeard, Rosen, and Harper upon *Synchytrium Taraxaci* and those of Rytz, Griggs, Kusano and von Guttenberg upon other species of the same genus“. Gestützt auf diese Erwägungen schlägt dann Percival vor, den Genusnamen *Chrysophlyctis* aufzugeben und statt dessen die Art zu *Synchytrium* zu ziehen und *Synchytrium endobioticum* zu nennen.

Damit kann ich mich nun nicht einverstanden erklären. Denn 1. sind in der Gattung *Synchytrium* unzweifelhafte Mitosen des primären Kerns doch genügend oft beschrieben worden (von Guttenberg 09, Stevens 03, Kusano 09). Was Rosen als Amitose des primären Kerns von *Synchytrium Taraxaci* beschreibt, ist, wie wir oben sahen, zweifelhaft, und wenn ich auch keine Mitosen beobachten konnte, so hege ich doch die feste Vermutung, daß sie noch zu finden sein werden. 2. Die ganz eigentümliche Art der Zoosporenbildung in den Dauersporangien findet, soviel wir bis jetzt wissen, bei der Gattung *Synchytrium* nichts Ähnliches. Allerdings wären die von Fischer in der Sektion *Pycnochytrium* zusammengefaßten Arten auf diesen Punkt hin noch genauer zu untersuchen. Die gelegentlich auftretenden amitotischen Kernteilungsvorgänge, die Griggs bei *Synchytrium* als nuclear gemmation bezeichnet, sind bei *Chrysophlyctis* zu einem regelmäßig sich wiederholenden, das ganze Leben der Dauerspore beherrschenden Vorgang geworden. 3. Ist noch der eigentümlichen Art und Weise zu gedenken, wie die Sporen von *Chrysophlyctis* bis tief in das Innere der Gewebe des Wirtes hineingelangen können, indem die angegriffene Zelle sich weiter zu teilen imstande ist. Darüber soll Näheres im folgenden Abschnitt gesagt werden. Hier sei nur erwähnt, daß für *Synchytrium* noch nichts Ähnliches beschrieben wurde. Gestützt auf diese drei Punkte schlage ich vor, die Art auch fernerhin als *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. zu bezeichnen. Damit soll natürlich nicht geleugnet sein, daß Beziehungen zu *Synchytrium* vorhanden sind, daraufhin deutet der ganze Entwicklungsgang der Sporangien-sori und auch im großen Ganzen der Bau der Kerne und ich bin geneigt, anzunehmen, daß sich *Chrysophlyctis* phylogenetisch von *Synchytrium* ableitet. Vielleicht ist das starke Hervortreten der

amitotischen Teilungsart und die eigentümliche Weise, Zoosporen zu erzeugen, nichts anderes als eine Anpassung an die eigentümlichen Lebensumstände, die es in Perioden, wo die befallenen Gewebe verfaulen, als notwendig erscheinen lassen, daß in kurzer Zeit eine große Menge Fortpflanzungskörper erzeugt werden und wo das langsame Durchlaufen all der vielen komplizierten Mitosen einen Zeitverlust bedeuten würde. So kann es auch verständlich erscheinen, daß die Fähigkeit der amitotischen Vermehrung der Kerne, die bei *Synchytrium* schon vorhanden war, hier zu einem ganz besonders hohen Grade gedieh.

b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze.

Die durch *Chrysophlyctis endobiotica* an den verschiedenen Teilen der Kartoffelpflanze hervorgerufenen Geschwülste können nach der Nomenclatur, die Küster in die pathologische Pflanzenanatomie eingeführt hat, als kataplasmatische Gallen bezeichnet werden. Solche Kataplasmen sind vor allem durch den geringen Grad ihrer Gewebedifferenzierung und durch den Mangel von charakteristischen und gesetzmäßig wiederkehrenden Größen- und Formverhältnissen ausgezeichnet. In der Tat zeigen die Geschwülste meist ein grobzelliges, wenig differenziertes Parenchym. Nur an den Punkten, wo der Parasit frisch eingedrungen ist, finden sich Komplexe kleinerer, sehr plasmareicher, oft in Teilung begriffener Zellen. Die nicht selten in solchen Geweben beobachteten Kernteilungen boten einen durchaus normalen Anblick dar. Außer diesen kleinzelligen Komplexen finden sich dann manchmal im Parenchym auch einzelne langgestreckte, der Stoffleitung dienende Elemente und hin und wieder wohl auch eine schraubig verdickte Tracheide, wie das Textfig. 3 zeigen soll. Aber in der ganzen Verteilung dieser Elemente läßt sich keine regelmäßig wiederkehrende Gesetzmäßigkeit auffinden. Vielleicht ausgenommen die eine Tatsache, daß alle langgestreckten leitenden Elemente gegen die Peripherie hin verlaufen und besonders zu jenen Zellagen, in denen sich der Parasit niedergelassen hat. Daß die Tracheen hier durch wohl akzessorisch auftretende Tracheiden ersetzt werden, stimmt mit den von von Guttenberg (05) an verschiedenen Mycocecidien und von Stämpfli an Uredineengallen gemachten Erfahrungen überein. Frappanter wird uns das noch in dem nächsten Falle entgegentreten. Von Guttenberg will diese Hemmungsbildung auf einen Funktions-

wechsel zurückführen, der darin bestehen soll, daß die Tracheiden der hier eher nötigen Speicherung des Wassers als seiner Leitung zu dienen hätten, eine Erklärung, die mir auch für unsere Fälle recht plausibel erscheint.

Dunkel war bis dahin die Frage, wie es dem Parasiten möglich ist, in so tief unter der Epidermis liegende Schichten einzudringen und dort seine Dauersporangien zu bilden. Die Infektion der epidermalen Schichten erfolgt wahrscheinlich so, daß die amöboiden Jugendstadien des Pilzes die dünnen Wände der zarten Gewebe der Augen oder der Wurzeln, die sie mit Vorliebe befallen, durchbohren. Das nehmen auch Percival und Johnson an, ohne daß es allerdings gelungen wäre, ein solches Eindringen zu beobachten. Aber wie kommt von dort der Pilz in die tieferen Gewebeschichten? Percival glaubt, daß es die benachbarten Zellen sind, die zu starkem Wachstum angeregt werden und so die infizierte Zelle überwallen und während ihres Wachstums rückwärts liegen lassen.



Textfig. 3.

Meine Fig. 51 u. 52 (Taf. III) geben eine andere Erklärung. Der durch den Pilz in seinen Lebensvorgängen wohl etwas irritierte Kern der Kartoffel hat die Fähigkeit, sich zu teilen, doch noch nicht verloren. Und so fanden sich denn glücklicherweise die beiden gegebenen Bilder, allerdings die einzigen, die mir in meinen ganzen Präparaten entgegengetreten sind. In beiden befinden sich die Kerne in der Metaphase. Bei Fig. 51 liegt ein Parasit in der befallenen Zelle und die neue Zellwand wird offenbar nachher so gebildet werden, daß die eine Tochterzelle von einem Parasiten besetzt, die andere frei sein wird. Ein anderes Bild bietet Fig. 52, wo die beiden recht verschiedenartigen Parasiten auf die beiden Tochterzellen verteilt werden. Die Kernplatte liegt mit der Trennungs-

linie der beiden Parasiten in einer Ebene. Beim Vergleich der beiden Bilder muß die verschiedene Gestalt der Spindeln auffallen, beim einen verlaufen die Fasern parallel, beim anderen konvergieren sie zu beiden Polen. Ich glaube, die in Fig. 52 gegebene Abweichung — das normale Bild bei der Kartoffel scheint nach den Arbeiten von Nömec und Mano das in Fig. 51 gegebene zu sein — durch den engen Raum, den die Parasiten dem Kern lassen, erklären zu können.

Daß in von Parasiten befallenen Geweben noch weitere Zell- und Kernteilungen stattfinden, ist für Chytridineengallen bis dahin nicht bekannt, wohl aber weist das ganze Verhalten eine große Ähnlichkeit mit den Prozessen auf, die in den durch Plasmodiophoraceen befallenen Zellen vor sich gehen. Für *Plasmodiophora Brassicae* sei vor allem an das bekannte Bild von Nawaschin erinnert, ferner an die Kerne der polyenergiden Zellen von *Veronica*, die durch *Sorosphaera Veronicae* befallen wurde, und die auch weiter in stande sind, sich mitotisch zu teilen (Bloomfield und Schwartz). Nach Shibata können Kerne mykorrhizahaltiger Wurzeln, nachdem sie sich amitotisch geteilt haben, wiederum zu mitotischen Teilungen zurückkehren. Diese Tatsache führt mich dazu, zum Schluß noch einen kurzen Blick auf die Veränderungen, die mit den Kernen der infizierten Zellen vor sich gehen, zu werfen. Amitotische Teilungen habe ich in diesem Fall nie gesehen, wohl treten aber Veränderungen auf, die eine spätere normale Teilungsweise nicht als wahrscheinlich vermuten lassen. Die Regel ist eine starke Größenzunahme, von der im besonderen der Nucleolus betroffen wird (Fig. 44, 45, 53, Taf. III). Es finden sich aber dann auch manchmal lappige Kerne, wie sie Fig. 47 zeigt, die etwa an die Befunde von Guttenbergs und von mir für *Synchytrium* oder an die Kerne der Riesenzellen in Pflanzenteilen, die von *Heterodera* befallen wurden (Tischler 01, Nömec 10 b) erinnern. Ob nun gerade solche Kerne zu ferneren Mitosen geeignet sind, das konnte nicht ermittelt werden.

III. *Urophlyctis Rübsaameni* Magn.

a) Entwicklung des Pilzes.

Die Gattung *Urophlyctis* wurde 1886 von Schroeter aufgestellt. Er rechnete dazu eine von ihm früher als *Physoderma*

pulposum beschriebene, in Chenopodiaceen sich entwickelnde Chytridinee. 1897 zählte er vier Arten der Gattung auf, die in oberirdischen Teilen verschiedener Pflanzen leben, und gab folgende Diagnose der Gattung: „Mycel endophytisch, bei der Dauersporangienbildung viele Zellen durchziehend und viele Sporangien bildend, Schwärmsporangien (wo sie vorhanden sind) frei aufsitzend mit Haftfasern in die Nährzelle eindringend, Schwärmsporen mit einer Cilie, Oosporangien, intercellular, durch Kopulation von zwei jungen Fruchtkörpern gebildet, von denen einer anschwillt und zum Oosporangium wird, während der andere sich entleert, kleiner bleibt und als leere Blase lange Zeit anhaftet“.

Diese im letzten Satz der Diagnose ausgedrückten angeblich sexuellen Vorgänge sind es hauptsächlich gewesen, die Schroeter veranlaßt haben, die *Urophlyctis*-Arten von den sonst so ähnlichen *Physoderma*- und *Cladochytrium*-Arten zu trennen und sie den Oochytridiaceen einzuordnen, wo sie sich mit *Diplophysa* und *Polyphagus* in einer seltsam zusammengewürfelten Gesellschaft befinden.

Anderer Ansicht war A. Fischer, der die von Schroeter beschriebenen Kopulationsvorgänge nicht als solche ansah, sondern die leeren, den Dauersporen anhaftenden Gebilde für „Sammelnzellen“, wie sie bei anderen Cladochytrien auch vorkommen, hielt. Das veranlaßte ihn, in der Rabenhorstschen Kryptogamen-Flora die von Schroeter und P. Magnus beschriebenen *Urophlyctis*-Arten je nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Zoosporangien auf die beiden Untergattungen *Urophlyctis* und *Physoderma* seiner Gattung *Cladochytrium* zu verteilen.

Dem Fischerschen Vorgang folgte P. Magnus, der uns seither mit einer Reihe neuer, recht interessanter Formen bekannt gemacht hat, nicht. Er hält die Gattung *Urophlyctis* auf Grund ihrer Sexualität aufrecht. Die von Magnus neu beschriebenen oder von ihm neu zu *Urophlyctis* gezogenen Formen leben im Gegensatz zu den früher bekannten *Urophlyctis pulposa*, *maior*, *Kriegeriana* in unterirdischen Pflanzenteilen, wo sie Gallen zu bilden imstande sind, in deren Inneren sich aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangene Hohlräume befinden. In diesen Hohlräumen sitzen die Parasiten, die keine Sporangien, sondern nur Mycel und Dauersporen hervorbringen. Die so charakterisierten Arten sind einmal die von Lagerheim als *Physoderma leproides* (Trab.) v. Lag. beschriebene, von Magnus zu *Urophlyctis* gezogene, auf Luzerne schmarotzende Form, dann die am ausführlichsten von P. Magnus

(97) beschriebene auf *Beta vulgaris* in Algier wachsende *Urophlyctis leproides* (Trab.) P. Magn. und schließlich *Urophlyctis Rübsaameni* P. Magn., die auf *Rumex scutatus* lebt und mit der ich mich nun eingehender zu beschäftigen gedenke. Dabei interessieren mich außer der seltsamen Lebensweise hauptsächlich die Frage nach der so viel umstrittenen Sexualität und dann die cytologischen Charaktere, die diesen einen Vertreter der Hyphochytridinen von den bis jetzt cytologisch besser bekannten *Synchytrium*-Arten unterscheiden.

Gleichzeitig mit mir haben Maire und Tison *Urophlyctis Kriegeriana* untersucht (11 a). Es freut mich, konstatieren zu können, daß, wie aus dem vorläufigen Bericht der beiden Autoren hervorgeht, wir in den wichtigsten Punkten zu denselben Resultaten gelangt sind.

Mein Material entstammt den gleichen Standorten, wie das von P. Magnus untersuchte, nämlich aus der Gegend von St. Goar. Dem Oberleiter der staatlichen Reblausbekämpfung, Herrn E. Rübsaamen, der mir zu mehreren Malen selber erkrankte *Rumex*-Pflanzen zusandte oder durch seine Angestellten von verschiedenen Standorten zusenden ließ, sei auch an dieser Stelle für seine Bemühungen mein bester Dank ausgesprochen. Nachdem die Pflanzen, die an den Wurzeln zahlreiche, oft bis erbsengroße, meist dicht zusammensitzende Geschwülste aufwiesen, angekommen waren, pflanzte ich sie in Töpfe. Einige Exemplare wurden längere Zeit hindurch weiter beobachtet, bei anderen wurden, nachdem ich annehmen konnte, daß sich die ganzen Pflanzen vom Transport erholt haben, die Geschwülste abgeschnitten und fixiert. Bei den längere Zeit hindurch kultivierten Stöcken erlebte ich jedesmal eine Enttäuschung. Die Pflanzen trieben junge Schosse, Blätter und Blüten, als ich sie ausgrub, zeigten sich auch eine Menge neugebildeter Wurzeln, aber von den Gallen war bis auf wenige ausgetrocknete Reste nichts mehr zu sehen. Neue Geschwülste zeigten sich nie. So scheint denn in dem Kampfe zwischen Parasit und Wirt in den meisten Fällen die *Rumex*-Pflanze als Sieger hervorzugehen.

Auf Querschnitten durch frisches Material überzeugte ich mich zunächst von der Richtigkeit der von P. Magnus (01) gegebenen Schilderungen. Meist findet sich eine größere Höhle, die mit Dauersporen erfüllt ist und die, wie schon die in das Innere weit hineinragenden, noch nicht resorbierten Zellwandreste bezeugen, aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangen ist. In Ausbuchtungen dieser Höhlungen, die sich oft weit in das unverletzte

Parenchym hinein erstrecken, finden sich dann jüngere Zustände, Hyphen und junge angeschwollene Zellen, in denen nach der Ansicht von P. Magnus Antheridien und Oogonien unterschieden werden können. Die Antheridien sollen an dünnen Mycelfäden, die Oogonien an dicken entstehen. Die letzte Tatsache konnte ich trotz vielem Suchen an frischem Material nicht entdecken. Hin-gegen gelingt es, in Präparaten, die man sich durch Herauskratzen des Pilzes herstellen kann, Zustände zu finden, die an das, was Schroeter u. P. Magnus eine Kopulation nennen, erinnern (Fig. 66, 67, Taf. V). Da zeigen sich mehr oder weniger entleerte Zellen (angebliche Antheridien), die durch mehr oder weniger lange, ebenfalls inhaltlose Zwischenstücke mit größeren, mit Inhalt versehenen angeblichen Oogonien in Verbindung stehen. Ich führe diese Bilder nur der Vollständigkeit halber an. Auf solche und ähnliche, von P. Magnus gegebene Figuren hin lassen sich jedoch meiner Ansicht nach heute nicht mehr sexuelle Vorgänge postulieren, um so mehr, da sich ja in den verwandten Arten *Physoderma* und *Cladochytrium* in den sogenannten Sammelzellen vollständig homologe Gebilde nachweisen lassen. Die Entscheidung kann hier natürlich nur das Studium der Kernverhältnisse bringen.

Bevor ich dazu übergehe, sei jedoch noch ein Wort über die mit einer doppelten Membran versehenen Dauersporen gesagt. Eine Verbindung zwischen ihnen und den kleinen Zellen ließ sich durchaus nicht in allen Fällen feststellen. Läßt man die Dauersporen einige Zeit in Wasser liegen, so gelingt es leicht, ihre Keimung zu verfolgen. Eine im Innern sich bemerkbar machende lebhaftere Bewegung der Schwärmsporen leitet den Vorgang ein. Dann treten in der äußeren Membran unregelmäßige Risse und Spalten auf, die schließlich zum Platzen zuerst der äußeren und dann auch der inneren Membran führen (Fig. 68, Taf. V). Die austretenden Zoosporen (Fig. 69, Taf. V) messen 1—3 μ im Durchmesser, sind mit einer Geißel versehen, führen die gleichen drehenden Bewegungen, die ich für *Chrysophlyctis* beschrieben habe, aus und weisen in ihrem Innern zwei mit Osmiumdämpfen sich schwarz färbende Punkte auf. Es ist auffallend, daß sich die Dauersporangien, wie diese Gebilde von nun an heißen sollen, nie ganz entleeren. Es bleiben stets protoplasmatische Reste, in denen sich helleuchtende, mit Osmiumsäuredämpfen sich schwärzende Öl- oder Fetttropfen befinden, zurück.

Die Keimung geht also in einer etwas anderen, wesentlich einfacheren Weise vor sich, als wie bei den Dauersporangien anderer, in die Nähe gehörender Arten (*Cladochytrium Butomi*, *Menyanthidis*, *Iridis*), wo sich von der äußeren Membran ein Deckel abhebt, aus dem dann der von der inneren Membran umschlossene Inhalt sich flaschenförmig herauswölbt, wie das von de Bary beschrieben wurde.

Bei der cytologischen Untersuchung stellte es sich bald heraus, daß das Objekt recht schwierig zu behandeln war. Vor allem konnte man es den Gallen von außen nie ansehen, ob sie auch wirklich den Pilz überhaupt und wenn, ob in den richtigen Stadien beherbergten und so wurden oft Geschwülste fixiert, eingebettet und geschnitten, von denen sich bei der Durchsicht der Schnitte herausstellte, daß die ehemals von der *Urophlyctis* bewohnte Höhle leer oder vollständig zugewachsen war. Dann kam es wiederum vor, daß wohl richtige Stadien vorhanden waren, daß aber die teilweise stark verdickten Zellwände des *Rumex* ein Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten bis zu den Pilzzellen verhindert hatten. Schließlich wurden alle Geschwülste vor der Fixierung durchschnitten und mit Nadeln und Skalpell durchlöchert, um auf diese Weise eine doch einigermaßen befriedigende Tötung zu erlangen. Als Fixierungsmittel wurden Alkoholeisessig und das Flemingsche Gemisch angewandt. Das letztere leistete die besten Dienste. Gefärbt wurde mit dem Dreifarbenverfahren und vorzugsweise mit Eisenalaun-Hämatoxylin.

Einen Überblick über die verschiedenen Dinge, die uns in einer Höhlung entgegentreten, soll uns Fig. 70 (Taf. V) geben, die einer Geschwulst entstammt, in der sich recht gut die verschiedenartigen Zustände studieren ließen. Da sehen wir 1. außerordentlich dünne Hyphen, die sich an einigen Stellen zu besonders dichten Geflechten verfilzen, 2. mit einfachen Membranen umgebene ein-, zwei-, vier- bis vielkernige Zellen, 3. mit doppelt konturierten bräunlichen Membranen umgebene wenigkernige „Dauersporen“, 4. leere Zellen, die manchmal noch mit Hyphen in Verbindung stehen und 5. die stark aufgedunsenen, durch ihren stattlichen Nucleolus gleich auffallenden Kerne der Wirtszellen. In welchem Zusammenhang stehen die einzelnen der *Urophlyctis* angehörenden Elemente zueinander, wie ist eines aus dem anderen hervorgegangen? Diese Fragen sollen uns nun beschäftigen.

Die jüngsten Stadien der Infektion zu finden hält schwer. Wie schon erwähnt, hatten die von mir kultivierten Pflanzen die für mich recht unangenehme Eigenschaft, keine weiteren Geschwülste mehr zu bilden. So war ich denn im wesentlichen auf das mir zugeschickte Material angewiesen und da gelang es auch nur sehr selten, besonders bei im Frühling untersuchten Pflanzen ganz kleine, anscheinend jugendliche Anschwellungen, die sich manchmal an jungen Knospen vorfanden, zu schneiden und weiter zu behandeln. Einige weitere Aufschlüsse konnten dann aber in älteren Gallen die Ausbuchtungen der Höhlungen geben, in denen sich mit Vorliebe Jugendzustände des Pilzes aufhielten. Aus der Kombination all dieser Beobachtungen scheint mir nun hervorzugehen, daß die allerjüngsten Stadien des Pilzes dargestellt werden durch ein oft wirres Geflecht von Hyphen, die die infizierte Zelle völlig anfüllen, wie das Fig. 71 (Taf. V) zeigt. Die beiden Kerne deuten hier offenbar darauf hin, daß schon eine Verschmelzung zweier infizierter Zellen stattgefunden hat. Die Hyphen sind alle außerordentlich dünn und zeigen nur hin und wieder an ihren Enden kleine köpfchenförmige Anschwellungen. Daß es die Hyphen sind, die den Angriff auf die Wirtszellen eröffnen, und daß sie imstande sind, die Zellwände zu durchbohren, das hat schon P. Magnus bemerkt, aber andererseits ist es auch allen, die sich mit Cladochytrien beschäftigt haben, immer wieder aufgefallen, daß nach der Ausbildung der Dauersporen das Mycel abnimmt und daß schließlich gar nichts mehr davon zu bemerken ist. Ob wir nach Analogie der von Mykorrhizen her bekannten und von mancher Seite für Uredineen-Infektion angenommenen Verdauung der Hyphen durch den Wirt auch hier etwas Ähnliches zu erwarten haben, scheint mir fraglich. Es traten mir wenigstens nie Bilder entgegen, die an die von W. Magnus und Shibata gegebenen Figuren erinnern. Andererseits möchte ich ausdrücklich bemerken, daß die Hyphen nur äußerst schwer erkennbar sind und daß mir Bilder ihres Zerfalls deshalb wohl entgangen sein können.

Etwas unvermittelt an die eben geschilderten Zustände reihen sich die folgenden Figuren an. Daß die ein-, zwei- bis vielkernigen Zellen aus den kleinen Köpfchen der Hyphen hervorgegangen sind, darüber kann wohl nicht gut ein Zweifel herrschen, wenn auch hier eine bedenkliche Lücke klafft. In einem mehr oder weniger dichten Gewirr von Mycel liegen die Zellen. Einkernige Stadien, wie sie in den Figuren 72, 73 und 74 (Taf. V) wiedergegeben sind, waren

nicht allzu häufig zu finden. Der Kern zeichnet sich in ihnen durch stattliche Größe aus und außer dem hervorleuchtenden Nucleolus finden sich in ihm einige Lininstränge. Es folgen mehrkernige Entwicklungsstadien und es scheint eine Periode einzutreten, in der die Kerne kleiner, aber sehr zahlreich werden (Fig. 74, 77, Taf. V). Dann sehen wir wieder in großen Zellen wenige große Kerne. Die in jungen Stadien im Kern außer dem Nucleolus vorhandenen Lininstränge fallen später fort, die Kerne zeigen eine äußerst einfache Struktur, in der von einer Differenzierung von Chromatin und Linin nichts zu bemerken ist. Ist dann eine gewisse Größe erreicht und hat auch die Wand an Dicke zugenommen, so beginnt die Bildung der Zoosporen. Dann zeigen sich nur noch ganz wenige ziemlich große Kerne, die Chromatin abgeben, daneben liegen im Cytoplasma oft dicht gedrängt helle Kugeln, die eben genannten Zoosporen (Fig. 84, Taf. V). Daß sich auf allen Entwicklungszuständen im Cytoplasma große mit Osmiumsäure sich schwärzende Fett- oder Öltropfen finden können (Fig. 87, Taf. V), sei nur nebenbei erwähnt. Die ganze wohl durch die Jahreszeit und äußere Umstände bedingte Erscheinung findet sich nicht regelmäßig. Das ist in kurzen Worten der Entwicklungsgang der *Urophlyctis*, wie er sich aus dem Studium all meiner Präparate ergibt.

Dabei sei zunächst einmal auf den meiner Ansicht nach wichtigsten Punkt aufmerksam gemacht, dem auch nach Maire und Tison (11 a) die größte Bedeutung zukommt und dessen ganze Tragweite wir erst nach der Lektüre meines letzten Kapitels werden würdigen können. Bei *Synchytrium*, bei *Chrysochlyctis* sahen wir, wie eine einkernige Zelle zu bedeutender Größe anwächst, wie der Kern riesige Dimensionen annimmt und wie erst dann die Prozesse sich abzuspielen beginnen, die schließlich zur Bildung der Fortpflanzungsorgane führen. Anders hier! In der anwachsenden Zelle spielen sich die Vorgänge ab, die dazu führen, daß aus den einkernigen bald zweikernigen, später vielkernigen Zellen werden. Das einkernige Stadium hat seine Bedeutung verloren.

Welches sind nun die Vorgänge, die zur Bildung so vieler Kerne führen? Nie konnte ich eine Mitose sehen, nie auch nur einen Zustand, der etwa an das, was mir bei *Synchytrium* als Prophase oder Telophase so oft vor den Augen vorbeigezogen war, erinnerte und das, trotzdem ich all meine Aufmerksamkeit gerade auf diesen einen Punkt konzentrierte. Diesem negativen Befund läßt sich ein positiver anreihen. Amitosen waren gar nicht selten

und zwar die beiden von Griggs auseinandergehaltenen Typen: 1. Heteroschizis. Schon die Tatsache, daß oft paarweise genäherte Kerne sich finden, läßt diese Form der Amitose erwarten (Fig. 77, Taf. V). Dann finden sich aber doch auch richtige Einschnürungen der Nucleolen, wie sie Fig. 78 u. 79 (Taf. V) zeigen, oder gar in einer wenigkernigen Zelle Kerne, die ausgesprochen zwei große Nucleolen zeigen (Fig. 85, Taf. V). Immerhin können alle diese Bilder mit ebensoviel Berechtigung auch anders, nämlich als Verschmelzungen zweier Kerne betrachtet werden und ich muß sagen, daß für mich in dem gegebenen Fall die eine Deutung genau soviel Wahrscheinlichkeit für sich hat wie die andere. 2. Kernknospung (nuclear gemmation). Dieser Vorgang spielt sich hauptsächlich in den der Sporenbildung vorangehenden Entwicklungszuständen und während der Zoosporenbildung ab. Fig. 83 (Taf. V) zeigt uns eine Zelle mit verschiedenen großen Kernen. An einer Stelle ist deutlich zu sehen, wie der chromatinarme Nucleolus Chromidien in die Kernhöhle abgibt, der Austritt der Chromidien aus dem Nucleus ist besser in der Fig. 84 (Taf. V) wahrzunehmen. Diese Abgabe von Chromatin an das Cytoplasma, von wo dieses wohl in gelöster Form auf die Zoosporen, die mir immer vollständig chromatinfrei entgegengetreten sind, übergeht, ist ein durchaus regelmäßig auftretender Vorgang. Ich schreibe ihm die gleiche Bedeutung zu, die ich dem homologen Prozeß in den Dauersporangien von *Chryso-phlyctis* gegeben habe, und ich stehe nicht an, auch hier die im Dauersporangium noch vorhandenen Kerne als polyenergisch zu bezeichnen. In dieser Auffassung würde ich noch bestärkt, wenn ich die oben als Heteroschizis bezeichneten Vorgänge als Verschmelzungen von Kernen ansehen würde. Das hier angedeutete Gerüst einer Theorie noch weiter auszubauen, halte ich, bis weitere Beispiele Bestätigungen meiner Befunde bringen, für verfrüht.

Noch bleibt uns die Frage zu erörtern, ob sich aus der Cytologie irgendwelche Beweise für die von Schroeter und P. Magnus behauptete Sexualität von *Urophlyctis* herleiten lassen. Das ganze Verhalten der Kerne bietet uns nun dafür gar keinen Anhaltspunkt. Rein nach dem äußeren Anblick, den uns z. B. die Figuren 66 u. 67 (Taf. V) geben, wäre an ähnliche Bilder bei Peronosporen oder Saprolegniaceen zu denken, aber wie ganz anders liegen hier die cytologischen Verhältnisse, die uns nicht die Spur einer Befruchtung, wie sie dort auftritt, zeigen. Leere Zellen, die durch einen äußerst dünnen Schlauch mit angefüllten verbunden waren, konnten mehr-

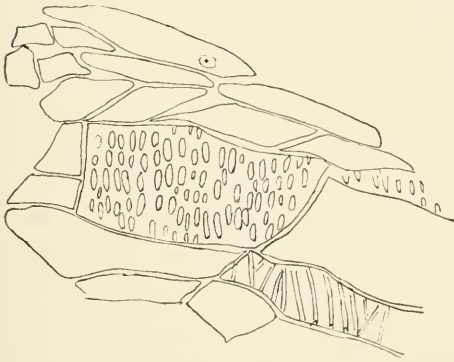
mals beobachtet werden (Fig. 88, Taf. V) und auch Bilder, wie sie Fig. 82 (Taf. V) zeigt, wo der Inhalt sich um einen leeren Hof gruppiert, waren nicht selten. Ob nun aber durch ein so enges Lumen, wie es die Hyphe von Fig. 88 (Taf. V) aufweist, beträchtliche Inhaltmassen nach der anderen Zelle übergetreten sind, erscheint mir zum mindesten zweifelhaft. Eine andere Frage ist allerdings, was denn eigentlich aus dem Inhalt dieser Sammelzellen wird. Zuerst dachte ich, daß sie vielleicht ähnlich den *Mycorrhiza*-Hyphen vom Wirt verdaut würden. Aber auch diese Deutung erscheint mir zweifelhaft, hauptsächlich deshalb, weil die Auflösung allem Anschein nach von innen nach außen vor sich geht, dann aber auch, weil die verschmolzenen Zellkomplexe, in denen sich diese Zustände finden, wohl meistens nicht mehr viel Lebensenergie besitzen. So bleibt mir denn das ganze Verhalten noch fraglich und nur das eine steht für mich fest, daß es mit einer sogenannten Sexualität nichts zu tun hat. Wenn hier Sexualität vorhanden ist, so muß sie an einem ganz anderen Ort gesucht werden, nämlich entweder bei den Schwärmsporen, deren Kopulation mir nicht unmöglich erscheint, oder aber bei den an die Autogamie der Protozoen (Hartmann 09) erinnernden Vorgängen einer nicht eindeutig festgestellten Kernverschmelzung. Auch in diesem Punkt stimme ich also mit Maire und Tison (11 a) überein, die schreiben: „La copulation décrite par Schroeter et Magnus n'est qu'une apparence“. Ferner sei auch an die Angaben von Lüdi erinnert, der schon vor längerer Zeit nachgewiesen hat, daß bei *Cladochytrium Menyanthidis* keine Oogonien-Antheridiensexualität vorhanden ist.

b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze.

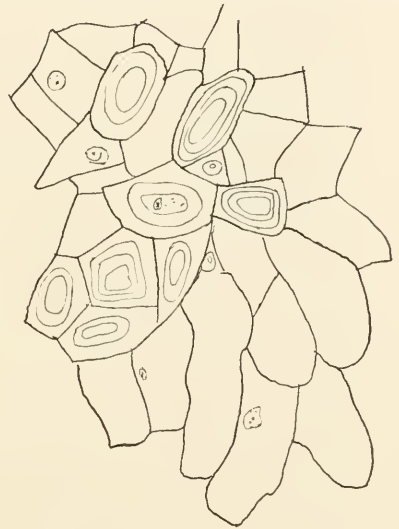
Auch die durch *Urophlyctis* hervorgerufenen Gallen müssen wir zu den Kataplasmen Küsters rechnen, denn in ihrem ganzen Bau treten keine gesetzmäßigen, sich wiederholenden Gewebedifferenzierungen auf. Auch hier ist großzelliges Parenchym vorherrschend. Verstreut finden wir darin außerordentlich stattliche Tracheiden, die ich ohne weiteres den Haberlandtschen Speichertracheiden zurechne und die eine gute Bestätigung der von Guttenberg (05) ausgesprochenen Ansichten bieten (Textfig. 4). Teleologisch schwerer zu verstehen sind gelegentlich auftretende Gruppen von Sklereiden, wie sie Textfig. 5 zeigt. Ähnliche Dinge sind ja von Zoocecidien her wohl bekannt und z. B. von Küster in aller Aus-

fürlichkeit beschrieben worden, aber dort handelt es sich doch meistens um gesetzmäßig wiederkehrende „Mäntel“ bildende Schichten, über deren mechanische Bedeutung man sich einige Vorstellungen machen kann. Hier hingegen ist der mechanische Nutzen dieser sklerenchymatischen Gebilde nicht klar und ich vermute daher eher, daß wir es in den Membranen mit einer Ansammlung von wahrscheinlich hemicelluloseartigen Reservestoffen zu tun haben. Das ganz unregelmäßige Auftreten dieser Elemente erlaubt mir leider nicht, die Frage nach ihrer Bedeutung etwas eingehender zu studieren.

Daß unter dem Einfluß der *Urophlyctis* die Membranen der umgebenden Wirtszellen in eigentümlicher Weise sich verdicken und



Textfig. 4.



Textfig. 5.

zäpfchenartige Vorsprünge in die den Parasiten beherbergende Höhlung treiben, hat schon Magnus in verschiedenen Arbeiten für verschiedene Arten konstatiert und gute Abbildungen von solchen veränderten Membranen gegeben (P. Magnus 97, 02 b, 01). Die zäpfchenartigen Vorsprünge, die bei Zellen auftreten, die von *Urophlyctis leproides* befallen wurden, finden sich hier nicht. Als Illustrationen von verdickten Wänden mögen Fig. 71 u. 72 (Taf. V) dienen. Bei Behandlung mit den bekannten Reagenzien für Cellulose, Chlorzinkjod und Jodjodkali + Schwefelsäure fiel es mir auf, daß die dem Parasiten benachbarten Wände im Gegensatz zu den weiter nach außen gelegenen Zellwänden der Galle keine Cellulose-

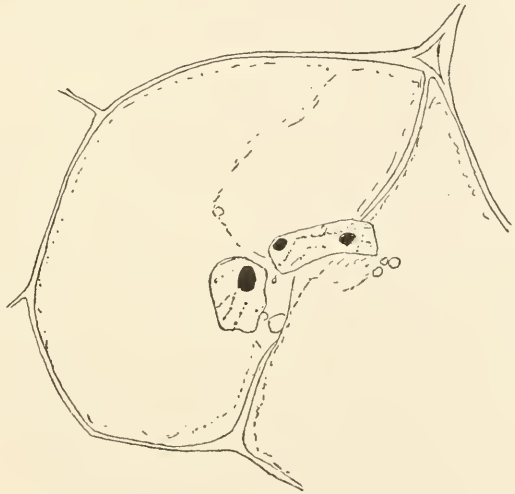
reaktion ergaben, sondern eine bräunliche Färbung annahmen. Mit Rutheniumrot zeigten sie hingegen immer eine schöne Rosa-färbung, die auf das Vorhandensein von Pektinstoffen hinweist. Die im großen Praktikum von Strasburger angegebenen zuverlässigeren Färbungsmethoden für Pektinstoffe, bei denen der Färbung ein längerer Aufenthalt in Kupferoxydammoniak vorangeht, führten, weil die Schnitte schon an und für sich recht leicht zerfielen, zu keinem Erfolg. Und doch glaube ich, annehmen zu dürfen, daß der erste Schritt, der zur endgültigen Auflösung der Membran führt, in dem Herauslösen der Zellulose durch vom Pilz abgesonderte Enzyme besteht, die zurückbleibenden Pectinstoffe, die stark aufquellen, bieten den kommenden Angriffen weniger Widerstand dar.

Die aus der Fusion mehrerer Zellen hervorgegangenen Symplasten beanspruchen wohl gerade heute das Interesse des Cytologen und wir werden an ähnliche, durch *Heterodera* oder durch künstliche Eingriffe hervorgerufene mehrkernige Zellkomplexe erinnert, wie sie letztlin am ausführlichsten und resümierend von Némec (10 b) geschildert wurden. Was uns zunächst in die Augen fällt, ist die starke Vergrößerung, die die Zellkerne erfahren. Leuchten uns doch z. B. aus meiner Fig. 70 (Taf. V) die Kerne des *Rumex* am intensivsten entgegen. Das gleiche scheint bei der von *Urophlyctis pulposa* befallenen Pflanze der Fall zu sein, wie aus der Fig. 14 der Arbeit von P. Magnus (97) hervorgeht. Dort fallen in einem ungefärbten Präparat sogar schon die stark vergrößerten Kerne von *Chenopodium* auf, die von P. Magnus merkwürdigerweise weder im Text, noch in der Figurenerklärung erwähnt werden. Ein Vergleich der in normalen Parenchymzellen vorkommenden (Fig. 89, Taf. V) mit den durch den Parasiten veränderten *Rumex*-Kernen (Fig. 90, Taf. V) lehrt uns ferner, daß der Nucleolus sich vor allem außerordentlich vergrößert hat, daß jedoch das Chromatin und Linin bis auf spärliche Reste verschwunden ist. Ganz ähnlich veränderte Kerne fanden sich auch in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen (Tischler 01, Fig. 12). Einbuchtungen und Kanäle zeigen sich nicht so stark ausgeprägt wie in den durch Synchytrien beeinflussten Kernen verschiedener Wirtspflanzen, wohl zeigen sich aber manchmal so eigenartige Bildungen, wie Fig. 81 (Taf. V) sie aufweist, wo zwischen zwei wachsenden Parasiten der *Rumex*-Kern eingequetscht und zusammengedrückt wurde. Nachdem ich die Ausführungen von Némec (10 b) über das Entstehen der großen Kerne in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen, die aus der Verschmel-

zung einer ganzen Menge kleiner Kerne hervorgegangen sind, gelesen hatte, suchte ich auch in meinen Präparaten nach ähnlichen Vorgängen. Zwei eng aneinanderliegende Kerne, wie sie Fig. 71 (Taf. V) zeigt, waren in der Tat nicht selten. Aber Figuren, die ich eindeutig hätte als Verschmelzung deuten können, fanden sich nicht, und ich glaube entschieden, daß es nur Wachstumsprozesse sind, die an den Kernen solche allerdings recht abnorme Gestaltsveränderungen hervorrufen. Daß die einmal so intensiv umgestalteten Kerne sich noch mitotisch zu teilen vermögen, erscheint mir unwahrscheinlich, es ist mir auch niemals das Bild einer mitotischen oder amitotischen Kernteilung entgegnetreten.

Zum Schluß sei dann noch auf einen Fall eines wohl durch vom Parasiten ausgehende Reize verursachten Kernübertritts in benachbartes Gewebe hingewiesen (Textfig. 6).

Es ist das nicht etwa das einzig beobachtete derartige Vorkommen und es scheint mir auch unwahrscheinlich, daß künstliche Einflüsse dabei eine Rolle gespielt haben, es wäre ja nur vielleicht an die ganz kurze Zeit vor der Fixierung vorgenommenen Lädierungen zu denken. Immerhin ist nicht einzusehen, warum der wachsende



Textfig. 6.

Pilz nicht ähnliche Vorgänge im Nachbargewebe auszulösen vermag, wie der mit mechanischen Mitteln arbeitende Mensch (Körnicke, Mische, Némec 10 b).

IV. Die Bedeutung der cytologischen Forschung für eine auf phylogenetischer Grundlage aufgebaute Systematik der Chytridineen.

Die Frage nach der Stellung der Chytridineen im System ist wohl so alt wie die Kenntnis ihrer Arten und man kann beinahe

sagen, daß jeder Forscher, der sich mit diesen so mannigfaltigen Formen abgegeben hat, zu einer eigenen Auffassung ihrer Verwandtschaft gekommen ist. Es klingt nun beinahe banal, wenn ich sage, daß heute wohl eines der ausschlaggebendsten Merkmale für die Beurteilung der Phylogenie niederer Organismen ihre Kernverhältnisse sind. Sie sollen nicht das einzige Kriterium sein und es ist notwendig, daß auch alle anderen physiologischen und morphologischen Tatsachen mit berücksichtigt werden. Denn schließlich sind, wie ich die Dinge ansehe, auch die Art und Weise der Verteilung der chromatischen Substanz, das Verhalten der Nucleolen, das Vorhandensein von mitotischen oder amitotischen Kernteilungen und alle damit zusammenhängenden Merkmale Anpassungsmerkmale, so gut wie das Vorhandensein von ein oder zwei Geißeln an der Zoospore oder wie die Zerklüftung des Sorus. Das trifft wohl für manchen der im Kern sich abspielenden Lebensvorgänge, die man ja direkt experimentell beeinflussen kann, in sehr hohem Maße zu. Aber auf der anderen Seite glaube ich doch, daß z. B. der Tatsache, ob bis zu einem gewissen Altersstadium ein Organismus monenergid oder polyenergid ist, eine mindestens ebenso große Bedeutung zukommt, wie dem Vorhandensein von ein oder zwei Geißeln an seinen Schwärmsporen. Daß die mit Kernverschmelzung und Reduktion der Chromosomenzahl verbundenen sexuellen Vorgänge eine ausschlaggebende Rolle in der Systematik spielen und von jeher gespielt haben, brauche ich wohl nicht besonders zu erwähnen. Von diesem Gesichtspunkt aus müssen wir die Stellung der Chytridinen in einem natürlichen System beurteilen. Doch zuvor soll uns noch eine andere Frage beschäftigen. Welches sind die Grundsätze, die uns bei einer Gruppierung der heute als Chytridinen zusammengefaßten Gruppen leiten?

1884 beschrieb de Bary vier Gruppen von Chytridiaceen, von denen sich die Rhizidien und Cladochytrien durch Mycelbildung auszeichnen, während die Olpidien und Synchytrien zeitlebens ohne Mycel auskommen. Er schreibt aber ausdrücklich, daß seinen Beobachtungen die Voraussetzung zugrunde liege, daß die vier unterschiedenen Gruppen wirklich eine einzige Verwandtschaftsreihe bilden. Einschränkend sagt er weiterhin, daß diese Voraussetzung jedoch durchaus nicht notwendig sei und daß es sich ganz ebensogut um zwei verwandtschaftlich durchaus getrennte Reihen handeln könne, die phylogenetisch sich von verschiedenen Gruppen her ableiten ließen.

Dem Vorhandensein oder Fehlen eines Mycels schreibt auch A. Fischer, der die Chytridiaceen an den Anfang der ganzen Pilzreihe stellen möchte, die größte Bedeutung zu und er stellt die *Myxochytridinae*, mycellose Formen, den mit einem mycelialen Teil versehenen Mycochytridinen gegenüber. Die Unterabteilungen der *Myxochytridinae*, *Monolpidiaceae* und *Merolpidiaceae* entsprechen den de Baryschen Olpidien und Synchytrien, während die Mycochytridinen je nach der Ausbildung ihres Mycels in *Holochytridiaceae*, *Sporochytridiaceae* und *Hyphochytridiaceae* geschieden werden, wobei wohl die Auffassung zugrunde liegt, daß sich die ein gut ausgebildetes Mycel führenden Formen aus den einfachen mit nur einigen zarten Fäden versehenen oder ganz mycellosen phylogenetisch ableiten lassen.

Für Schroeter ist die damals meist ungenügend beobachtete und beschriebene Sexualität das entscheidende Merkmal und er glaubt, die *Oochytridiaceae*, eine, wie wir oben gesehen haben, aus recht heterogenen Formen zusammengewürfelte Gruppe, allen anderen Familien, die er im ganzen in der de Baryschen Auffassung aufrecht erhält, gegenüberstellen zu können.

In seiner Stammesgeschichte behält Lotsy die Einteilung in Myxochytridinen und Mycochytridinen bei, trotzdem er den Wunsch nach einer anderen Einteilung, nämlich nach der Zahl der Geißeln der Zoosporen nicht unterdrücken kann. Er sagt dann aber auch selber: „Wer weiß, ob nicht die parasitische Lebensweise zum Verlust einer Cilie geführt hat?“ Besonders Atkinson hat aber darauf hingewiesen, daß die Zahl der Cilien für die Systematik der Phycomyceten nicht ausschlaggebend sein kann, einmal schon deshalb, weil sie in manchen Fällen nicht einmal bei Sporen, die in dem gleichen Sporangium entstanden sind, konstant ist und dann, weil er bei *Pythium intermedium* sah, wie die zuerst zweiciligen Sporen im Laufe ihrer Entwicklung sich in zwei eincilige teilen.

So sind denn rasch die wichtigsten für die Einteilung der Chytridinen gebrauchten Charaktere an uns vorübergezogen. Ihr Wert ist, und das wird auch in den meisten Fällen zugegeben, zweifelhaft. Am brauchbarsten ist vielleicht das Vorhandensein oder Fehlen eines Mycels und da ist wohl ohne weiteres einleuchtend, daß Formen, wie die Cladochytrien oder *Polyphagus* mit ihren weitverzweigten Fäden nicht allzu nahe an *Synchytrium* stehen. Etwas anders verhält es sich mit Arten, die nur äußerst

dünne, nur sehr wenig an die Hyphen der höheren Pilze oder der übrigen Phycomyceten erinnernde Fäden in das Innere ihres Wirtes bohren, und so kann ich, trotzdem ich die betreffenden Arten nur oberflächlich kenne, nicht verhehlen, daß mir scheint, daß z. B. *Rhizophidium* in den bisherigen Systemen viel zu weit von den Olpidien weggerückt ist.

Ich möchte nun auf Grund meiner cytologischen Forschungen die Idee zu einer anderen Einteilung vorschlagen. Ob sie sich durchführen läßt, das ist allerdings heute, wo nur noch so wenige Gattungen cytologisch untersucht sind, noch fraglich.

Wir haben in den von mir behandelten Beispielen bei einer Mycochytridinee und bei zwei Myxochytridineen ein verschiedenes Verhalten der Kerne während der Entwicklung der jungen Spore zur Dauerspore oder zum Sporangium kennen gelernt. 1. Bei *Synchytrium* und bei *Chrysophlyctis* hielt der primäre Kern mit dem Wachstum der jungen Spore Schritt, ohne sich zu teilen, der Organismus war bis zu dem Alter, wo die schließlich zur Bildung der Zoosporen führenden Teilungsprozesse einsetzten, monergid. 2. Anders bei *Urophlyctis*. Dort gingen mit dem Wachstum der jungen Spore Vermehrungen der Kerne Hand in Hand. Von frühester Jugend an war der Organismus polyenergid.

Ich würde auf diese Unterscheidung kein so großes Gewicht legen, wenn sie nicht durch alle von anderen herrührenden bis dahin ausgeführten Forschungen bestätigt würde. Das trifft zu für alle bis jetzt cytologisch untersuchten Synchytrien. Überall erreichen die Spore und ihr Kern beträchtliche Größen, die vom jüngsten Stadium recht abweichen, bevor die ersten Kernteilungen beginnen. Für die zweite Gruppe muß ich die Beispiele etwas eingehender behandeln, weil sie in zum Teil schwer zugänglichen wenig bekannten Arbeiten beschrieben wurden. Unserer *Urophlyctis Rübsaameni* am nächsten stehen die von Maire und Tison behandelten *Urophlyctis hemisphaerica*, *Physoderma Urgineae*, *Physoderma Gerhardti*, dann *Cladochytrium Menyanthidis*, über das Lüdi gearbeitet hat. Alle die betreffenden Formen zeigen in ihren Kernen das hier geschilderte Verhalten. Es gehören dann noch, was nicht von vornherein zu erwarten war, die Olpidien, die bis dahin cytologisch erforscht worden sind, hierher. Für *Olpidium Brassicae* ist das in der auch sonst wertvollen, leider viel zu wenig bekannten Abhandlung von Faworsky geschildert, für *Olpidium Dicksonii* (Wright) Wille, gibt Löwenthal (04) dieselben Vorgänge

an. Ob hingegen auch *Zygorhizidium Willei* hierher zu rechnen ist, habe ich aus der Löwenthalschen Darstellung nicht mit Sicherheit entnehmen können, allein dieser Fall ist wohl auch sonst recht abweichend, dadurch, daß zu Anfang der vegetativen Entwicklung ein ziemlich sicher nachgewiesener Kopulationsvorgang sich abspielt. Ein Anschluß an *Polyphagus Euglenae* scheint mir, soviel ich aus Referaten der Dangeardschen Darstellung die dort sich abspielende Kopulation kenne, am wahrscheinlichsten.

Daß die Olpidien von den Synchytrien so abweichen und so starke Anklänge an *Physoderma* und *Urophlyctis* zeigen, spricht für meine oben gegebene Vermutung, daß sie viel nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Mycochytridineen als zu den gewöhnlich mit ihnen zusammengestellten Synchytrien haben. Um meine Ansicht kurz auszudrücken, so glaube ich, daß wir zwei Reihen unterscheiden müssen, einmal *Synchytrium-Chrysophlyctis* und dann eine zweite, viel formenreichere, die mit den einfachen Olpidien beginnend, über die Rhizidien zu den Cladochytrien und vielleicht bis zu den *Hypochytridiaceae* führen würde. Wo *Polyphagus* und *Zygochytrium*, die beiden einzigen Gattungen, für die geschlechtliche Vorgänge zuverlässig nachgewiesen wurden, hingehören, ist mir noch zweifelhaft. Doch scheinen sie mir am besten in die Nähe der *Ancylistineae* zu passen. Das sind wie gesagt vorläufig, bis noch eine ganze Menge von Gattungen cytologisch untersucht worden sind, Vermutungen, die aber dem heutigen Stand unseres Wissens besser entsprechen als wie die landläufigen Systeme. Eine andere Frage wäre dann, ob sich die Synchytrien vielleicht von der anderen Reihe her ableiten ließen oder ob wir zwei phylogenetisch für sich dastehende Reihen vor uns haben. Um das zu entscheiden, muß ich etwas weiter ausgreifen und damit auf unsere eigentliche Frage auf die Stellung der Chytridineen im System zu sprechen kommen.

Die Ansicht, daß sich die Chytridineen von komplizierter gebauten Pilzen ableiten und erst infolge des parasitischen Lebenswandels so einfache Formen angenommen haben, wird wohl heute nicht mehr von vielen Forschern geteilt. Eine Zusammenstellung aller Argumente, die dagegen sprechen, hat Atkinson gegeben. Seit Fischer werden sie als Archimyceten an den Anfang der pilzlichen Entwicklungsreihe gestellt. Weniger Einigkeit herrscht in der Frage, von welcher Gruppe primitiver Organismen sich die Chytridineen ableiten. Hier sind schon die verschiedensten Möglich-

keiten erwogen worden. Lotsy macht, indem er sich auf die Betrachtungen verschiedener Autoren, wie z. B. Lagerheim (93) und Klebs stützt, auf eine gewisse Ähnlichkeit mit den Endosphaereen unter den grünen Algen aufmerksam, und auch Wettstein hat in allerletzter Zeit wieder auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Chlorophyceen hingewiesen. Leider ist z. B. *Chlorochytrium* cytologisch noch nicht untersucht. Aber ich glaube nicht, daß durch solch eine Untersuchung die Lotsysche Anschauung an Boden gewinnen würde. Schon die Zweiciligkeit der Schwärmosporen scheint mir, trotzdem ich diesem Merkmal kein allzugroßes Gewicht beizulegen vermag, dagegen zu sprechen. Die Tatsache, daß wir es bei den Endosphaereen mit intercellulären Parasiten zu tun haben, während die Chytridiaceen entweder intracellulär parasitieren oder der Wirtszelle aufsitzen, darf nach meiner Ansicht auch nicht übersehen werden. Ganz ähnliche Erwägungen veranlassen mich auch, den Beziehungen zu Flagellaten keine allzu große Bedeutung zuzumessen. Viel erwähnt werden dann auch Ähnlichkeiten mit den Plasmodiophoraceen. Maire und Tison (09) haben schon darauf aufmerksam gemacht, daß den Chytridiaceen der für die Plasmodiophoraceen so charakteristische Evolutionscyklus mit seinem Wechsel von vegetativen und generativen Kernteilungen abgeht.

Meiner Meinung nach hat Pavillard das Richtige getroffen, der darauf hinweist, daß die so überaus charakteristischen Kernteilungsvorgänge nur Ähnlichkeiten mit den homologen Prozessen bei Protozoen und zwar speziell bei den Sporozoen aufweisen. Betrachten wir z. B. den agamen Entwicklungszyklus der klassischen *Eimeria Schubergi* und halten wir den Lebenslauf eines *Synchytrium* daneben, so werden wir genug Vergleichspunkte finden. Hier wie dort findet nach dem Eindringen in eine Wirtszelle ein starkes Heranwachsen des Parasiten statt, mit dem das Wachstum seines Kernes Hand in Hand geht. Dann erst beginnen die Teilungen, die zur Bildung der Agameten bei *Eimeria*, der Zoosporen bei *Synchytrium* führen. Daß sich beim einen begeißelte Zoosporen, beim anderen unbegeißelte Agameten zeigen, das ist wohl nichts anderes als eine Anpassung an die verschiedene Lebensweise. Und daß sich bei *Synchytrium* der Zellinhalt zerklüftet, bevor die Bildung der Zoosporen beginnt, ist auch nur von sekundärer Bedeutung. Wichtiger ist, daß die bei den Chytridiaceen eine so große Rolle spielenden Vorgänge amitotischer Kernteilung uns auch

bei den Coccidien entgegnetreten. Was Griggs Heteroschizis nennt, das finden wir als Teilung eines Polykarions bei *Adelea ovata* (Jollos zitiert nach Hartmann 11) wieder. Die Kernknospung tritt uns bei *Eimeria Schubergi* in Form der Chromidienbildung bei der Reifung der Makrogameten entgegen. Sind all diese Ähnlichkeiten einmal hervorgetreten, so ist wohl nur noch ein kleiner Schritt bis zu der Frage, ob sich denn nicht auch bei den Chytridiaceen eine den Coccidien ähnliche Mikro- und Makrogametenbildung finden ließe. Percival bezeichnet auch in der Tat die bei *Chrysophlyctis* gefundenen verschieden großen Schwärmosporen als „Gametic anisospores“, setzt aber selber zu diesem Wort vorsichtigerweise ein Fragezeichen. Mir ist es ebensowenig wie ihm jemals gelungen, einen richtigen Konjugationsvorgang aufzufinden. Sollte ein solcher gefunden werden, so dürfte es dann keine großen Schwierigkeiten mehr bieten, die seltsame Aufteilung der chromatischen Substanz des Primär-Nucleus durch Kernknospung als einen wenn auch noch recht primitiven Reduktionsprozeß anzusehen, der dann auch seinerseits wieder nur Homologes bei den Coccidien fände. Ist es auf diese Weise möglich, einige Klarheit über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Synchytrium* und *Chrysophlyctis* zu gewinnen, so liegt bei der anderen Reihe, den Olpidien, Rhizidien, Cladochytrien die Abstammung noch im Dunkeln. Ob sie sich als besondere Gruppe von anderen Sporozoen (ich finde am ehesten Ähnlichkeit mit *Bertramia*-Arten) ableiten lassen oder ob sie vielleicht doch aus den Synchytrien hervorgegangen sind, wird wohl erst die Zukunft klären und auch der Frage, ob sich dann hier die mit unzweifelhaft geschlechtlicher Fortpflanzung versehenen *Polyphagus* und *Zygorhizidium* anreihen und ob sich von ihnen über die Ancylistineen und Saprolegnien die Oomyceten und Zygomyceten ableiten lassen, wie das besonders Atkinson möchte, muß noch auf Grund mancher Untersuchungen, die auch das physiologische (z. B. Chemotaxis) und cytologische Verhalten zu berücksichtigen hätten, nachgeforscht werden. Erst dann wird wohl die Systematik der Phycomyceten den hohen Ansprüchen entsprechen, die P. Vuillemin in seinem geistreichen Aufsatz an sie stellt und die er mit den Worten, die auch den Schluß dieser Arbeit bilden mögen, ausdrückt: „La systématique des Champignons par cela même qu'elle est plus délicate et qu'elle réclame l'emploi de caractères plus variés tend à devenir plus complète, plus naturelle que toute autre en s'appuyant sur l'ensemble des

manifestations biologiques, sans subir le joug du caractère dominateur, sans accorder de préséance à la sexualité sur la reproduction ni à la reproduction sur la végétation, sans sacrifier la physiologie à la morphologie“.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Der primäre Kern von *Synchytrium Taraxaci* weist in den jüngsten Stadien einen stattlichen chromatinreichen Nucleolus auf.

2. Dieser Nucleolus wird in der Folge chromatinärmer und es treten zu gleicher Zeit sekundäre Nucleoli auf. Diese können in Form von Chromidien aus dem Kern ins Cytoplasma übertreten. Dort können sie zu neuen Kernen werden. Das öftere Vorkommen von Zellen mit ungleich großen Kernen kann so eine Erklärung finden.

3. Mitotische Teilungen des primären Kernes wurden nicht gefunden, was aber wahrscheinlich nur der ungenügenden Menge angetroffener günstiger Stadien zuzuschreiben ist.

4. Die sekundären Kerne teilen sich mitotisch. Die Kernteilungen im unzerklüfteten Sorus unterscheiden sich von denen im zerklüfteten Sorus durch das Verhalten des Nucleolus, der im ersten Falle während der ganzen Mitose im Cytoplasma neben dem sich teilenden Kern persistiert, im zweiten jedoch bei der Bildung der Chromosomen und der Spindelfasern ganz verbraucht wird.

5. Die Spindelfasern sind intranucleären Ursprungs, sie gehen aus Lininfäden hervor.

6. Im unzerklüfteten Sorus finden die Kernteilungen gleichzeitig statt, im zerklüfteten verlaufen sie in jedem Sporangium unabhängig vom benachbarten selbständig gleichzeitig.

7. Die Schwärmsporen von *Chrysophlyctis endobiotica* besitzen eine Geißel, einige kleine mit Osmiumsäure sich schwärzende Körner und ein paar winzige Chromatinpartikelchen. Von einem Kern kann bei ihnen nicht gesprochen werden.

8. Die jüngsten parasitären Zustände zeigen einen ausgesprochenen Kern mit großem Nucleolus und eine sehr geringe Menge von dichtem Cytoplasma. Die Zellmembran bildet sich erst im Laufe der Entwicklung des Parasiten aus.

9. Eine Kartoffelzelle kann von einer großen Anzahl (bis 8) Sporen befallen sein.

10. Aus diesen jungen Sporen gehen durch weitere Wachstumsprozesse Sporangiosori und Dauersporangien hervor.

11. In den heranwachsenden Sporen finden sich mit Osmiumsäure sich schwärzende Tropfen, die später verbraucht werden.

12. Die Waben des Cytoplasmas werden bei der Heranbildung der Dauersporangien immer weitmaschiger, die Zoosporen bilden sich im Cytoplasma unabhängig vom Kern.

13. Der Kern, der später ein reiches Netz von Linien zeigt, gibt während des Wachstums Chromatin in Form von Chromidien an das Cytoplasma ab. Mitotische Teilungen des Primärkerns finden sich nie.

14. Am Bau der Wände der Dauersporangien sind die Wirtszellen mit beteiligt, die Wände sind verholzt.

15. Mehrkernige, mit verschieden großen Kernen versehene Zustände stellen den Übergang zu den Sporangiosori dar.

16. Die Parasiten gelangen dadurch, daß sich die befallenen Wirtszellen noch weiter zu teilen vermögen, oft bis weit ins Innere des kranken Gewebes.

17. *Chrysophlyctis* unterscheidet sich von *Synchytrium* durch die Art der Zoosporenbildung in den Dauersporangien und ferner durch die Art und Weise des Eindringens in tiefer liegende Gewebeschichten. Es wird vorgeschlagen, die Art auch fernerhin *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. und nicht, wie Percival will, *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. zu nennen.

18. Die „Dauersporen“ von *Urophlyctis Rübsaameni* müssen Dauersporangien heißen. Ihre Keimung geht so vor sich, daß ihre äußere dicke Membran in vorgebildeten Rissen platzt, es werden eine große Zahl einzelliger mit Fetttropfen versehener Zoosporen entlassen, ein protoplasmatischer Rest bleibt zurück.

19. Die jüngsten Infektionsstadien werden durch ein wirres Geflecht von Hyphen dargestellt, die die Wirtszellen anfüllen. In späteren Stadien zeigen sich große Höhlungen, die durch die Auflösung der Membranen der Wirtszellen zustande kommen.

20. An den köpfchenförmigen Anschwellungen der Enden der Hyphen entstehen die jungen Sporen, die zunächst einkernig sind.

21. Mit dem Wachstum der Sporen Hand in Hand gehen Kernteilungen, die zunächst zu einem vielkernigen, mit kleinen Kernen versehenen, dann zu einem mit wenigen aber großen Kernen versehenen Zustand führen.

22. Mitotische Kernteilungen wurden nie wahrgenommen, wohl aber Kernknospungen und Heteroschizis.

23. Kernknospung findet sich hauptsächlich in den der Zoosporenbildung vorangehenden Stadien. Die Zoosporen bilden sich unabhängig von den Kernen im Cytoplasma.

24. Die von P. Magnus behauptete Antheridien-Oogoniensexualität konnte nicht bestätigt werden. Die anhaftenden leeren Zellen entsprechen durchaus den „Sammelzellen“ A. Fischers.

25. In der Familie der Chytridiaceen lassen sich zwei Reihen unterscheiden. Zu der ersten gehören Formen, die bis zu dem Alter, wo die zur Zoosporenbildung führenden Teilungen einsetzen, einkernig sind; zur zweiten Reihe Formen, bei denen mit dem Wachstum der Zellen Hand in Hand Kernteilungen vor sich gehen. Der ersten Reihe sind *Synchytrium* und *Chrysophlyctis*, der zweiten die bis dahin untersuchten Olpidien und Cladochytrien zuzurechnen.

26. Die Chytridiaceen weisen in ihrem Entwicklungsgang am meisten Ähnlichkeit mit den Sporozoen auf, mit denen sie vielleicht durch verwandtschaftliche Beziehungen verbunden sind.

27. *Synchytrium Taraxaci* veranlaßt ein Anschwellen der von ihm befallenen Wirtszelle, in späteren Stadien eine Auflösung der Wände der benachbarten Zellen, so kommt ein aus wenigen Zellen bestehender Symplast zustande; *Chrysophlyctis endobiotica* befällt eine Zelle, die sich weiter zu teilen vermag, vom Pilz ausgehende Reize veranlassen die Bildung kataplasmatischer Gallen; *Urophlyctis Rübsaameni* wohnt in Höhlungen im Innern kataplasmatischer Gallen, die durch die Auflösung der Wände einer großen Anzahl von Zellen entstanden sind.

28. Das Gewebe der kataplasmatischen Gallen setzt sich außer aus Parenchym bei den von *Chrysophlyctis* befallenen Kartoffeln noch aus einzelnen Tracheiden, bei dem von *Urophlyctis* befallenen *Rumex scutatus* aus Speichertracheiden und Sklerenchympartien zusammen.

Diese Arbeit wurde begonnen im Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf, zu Ende geführt im Botanischen Institut der Universität Bonn. Den Vorstehern dieser beiden Institute, Herrn Geheimrat Strasburger und Herrn Professor Körnicke sei auch an dieser Stelle für manchen guten Rat, den sie mir aus dem reichen Schatz ihrer cytologischen Erfahrung zukommen ließen und für die große Bereitwilligkeit, mit

der sie mir nicht nur die Hilfsmittel der Laboratorien, sondern auch ihre eigenen Bibliotheken zur Verfügung gestellt haben, mein bester Dank ausgesprochen.

Bonn, den 31. Mai 1911.

Literatur-Verzeichnis.

- Atkinson, G. F., Some problems in the evolution of the lower fungi. *Annales mycologici*, 1909, Vol. VII, p. 441.
- de Bary, A. und Woronin, M., Beitrag zur Kenntnis der Chytridieen. *Berichte über die Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, 1865, Bd. III, Heft II, S. 22.
- de Bary, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.
- Berghs, J., Le noyau et la cinèse chez le spirogyra. *La Cellule*, 1906, T. XXIII, 1. fasc., p. 55.
- Borgert, A. (00), Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha*, H. I. Teil. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere*, 1900, Bd. XIV, Heft 2. S. 203.
- (09), Dasselbe, II. Teil. *Archiv f. Protistenkunde*. 1909, Bd. XIV, S. 134.
- Bloomfield, I. E. and Schwartz, E. I., Some observations on the Tumours on *Veronica chamaedrys* caused by *Sorosphaera Veronicae*. *Annals of Botany*, 1910, Vol. XXIV, S. 35.
- Dangeard¹⁾, P. A., Recherches histologiques sur les Champignons. *Le Botaniste*, 1890/91, 2. sér., p. 63.
- Derschau, M. v., (04), Wanderung nucleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.*, 1904, Bd. XXII, S. 400.
- (07), Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. *Beih. z. botan. Centralbl.*, 1907, Bd. XXII, Abt. I, S. 167.
- (10), Zur Frage eines Macronucleus in der Pflanzenzelle. *Archiv f. Zellforsch.*, 1910, Bd. IV, S. 254.
- Doflein, F., Lehrbuch der Protozoenkunde, II. Aufl., Jena 1909.
- Faworsky, B., Nouvelle recherche sur le développement et la cytologie du *Plasmodiophora Brassicae* Woron. *Mémoires de la société des Naturalistes de Kieff*, 1906, T. XX, p. 149 (russisch mit français. Resumé).
- Fischer, A., *Phycomycetes* in Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamenflora, 1892, I. Bd., 4. Abt.
- Georgevitch, P., Zur Nucleolusfrage. *Beih. z. Botan. Centralblatt*, 1907, Bd. XXIII, Abt. I., S. 45.
- Griggs, R. F., (08), On the Cytology of *Synchytrium* III. The role of the Centrosome in the Reconstruction of the Nucleus. *The Ohio Naturalist*, 1908, Vol. III, S. 277.
- (09 a), Some aspects of amitosis in *Synchytrium*. *The Botanical Gazette* 1909, Vol. XLVII, p. 127.
- (09 b), A note on amitosis by constriction in *Synchytrium*. *The Ohio Naturalist*, 1909, Vol. IX, p. 513.
- (09 c), Mitosis in *Synchytrium*. *The Botanical Gazette*, 1909, Vol. XLVIII, p. 339.

¹⁾ Diese und andere Arbeiten von Dangeard waren für mich nicht erhältlich. Die Auskunftsstelle der kgl. Bibliothek in Berlin gibt an, daß sich die Zeitschrift „le botaniste“ in keiner preußischen Bibliothek befindet.

- Guilliermond, A., (05), Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes. Annales mycologiques, 1905, Vol. III, p. 343.
- (10), La sexualité chez les champignons. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 1910, 7. sér., T. XLIV. p. 109.
- Guttenberg, H. v., (05), Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.
- (09), Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1909, Bd. XLVI, S. 453.
- Harper, R. A., (97), Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, Bd. XXX, S. 249.
- (99), Cell-Division in Sporangia and asci. Annals of Botany, 1899, Vol. XIII, p. 467.
- (05) Sexual reproduction and the organization of the nucleus of certain mildews. Carnegie Institution of Washington, No. 37, 1905.
- Hartmann, M., (09), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909.
- (11) Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena 1911.
- Jösting (08), Der Kartoffelkrebs, eine bisher in Deutschland unbekannte Krankheit. Deutsche Landwirtschaftl. Presse, 1908, XXXV. Jahrg., S. 883 u. 923.
- (09), Diesjährige Beobachtungen über den Kartoffelkrebs. Deutsche Landwirtsch. Presse, 1909, XXXVI. Jahrg., S. 725.
- Johnson, T., *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. (Potato wort or Black scab) and other *Chytridiaceae*. The scientific proceedings of the Royal Dublin Society, 1909, Vol. XII, p. 131.
- Klebs, G., Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Zeitg. 1881.
- Körnicker, M., Über Ortsveränderungen von Zellkernen. Sitzungsber. der niederrhein. Gesellschaft, Bonn, 1901.
- Kusano, S., (07 a), On the cytology of *Synchytrium*. Centralbl. f. Bakteriologie usw., II. Abt., 1909, Bd. XIX, S. 538.
- (07 b), On the nucleus of *Synchytrium Puerariae* Miyabe. The Botanical Magazine, 1907, Vol. XXI, S. 118.
- (08), Studies on a disease of *Pueraria* caused by *Synchytrium Puerariae* (Resumé einer japanischen Arbeit). The Botanical Magazine, 1908, Vol. XXII, p. 1.
- (09), A contribution to the cytology of *Synchytrium* and its Hosts. Bull. of the College of Agriculture Tokyo Imperial University, 1909, Vol. VIII, p. 79.
- Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.
- Lagerheim, G. (88), Sur un genre nouveau de Chytridiacées. Journal de botanique, 1888, T. II.
- (93), *Rhodochytrium nov. gen.*, eine Übergangsform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen. Bot. Zeitg., 1893, S. 43.
- (98), Mykologische Studien. I. Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pilze, 1.—3. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 1898, Bd. 24.
- Loewenthal, W., Tierversuche mit *Plasmodiophora Brassicae* und *Synchytrium Taraxaci* nebst Beiträgen zur Kenntnis der letzteren. Zeitschr. f. Krebsforsch., Bd. III.
- (04), Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen. Archiv f. Protistenkunde, 1904, Bd. V, S. 221.
- Lotsy, I. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, I. Bd.: Algen und Pilze. Jena 1907.

- Lüdi, R., Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceen. *Hedwigia*, 1901, Bd. XL, S. 1.
- Magnus, P. (88), Das epidemische Auftreten einer *Urophlyctis*-Art auf *Carum Carvi*. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde, Jahrg. 1888.
- (97) On some species of the genus *Urophlyctis*. *Annals of Botany*, 1897, Vol. XI, p. 87.
- (01), Über eine neue unterirdische lebende Art der Gattung *Urophlyctis*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1901, Bd. XIX, S. (145).
- (02 a), Kurze Bemerkung über Benennung und Verbreitung der *Urophlyctis bohemica* Bubak. *Centralbl. für Bakteriologie usw.*, II. Abt., 1902, Bd. IX, S. 895.
- (02 b), Über die in knolligen Wurzelauswüchsen der Luzerne lebende *Urophlyctis*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1902, Bd. XX, S. 291.
- (03), Ein von F. W. Oliver nachgewiesener fossiler parasitischer Pilz. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1903, Bd. XXI, S. 249.
- Magnus, W., Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* L. In: *Dissertation Bonn* 1900.
- Maire, R. (04), Sur l'existence des corps gras dans les noyaux végétaux. *Comptes rendus de la société de Biologie*, 1904, T. LVI, p. 736.
- (05), Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. *Annales mycologici*, 1905, Vol. III, p. 125.
- Maire, R. et Tison, A. (09), La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytonyxinae. *Annales mycologici*, 1909, Vol. VII, p. 226.
- (10), Sur quelques Plasmodiophoracées. *Compt. rend. de l'Acad. des sciences* 1910.
- (11), Recherches sur quelques Cladochytriacees. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1911, T. 152, p. 106.
- Mano, Th. M., Nucléole et Chromosomes dans le meristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. „*La Cellule*“, 1904, T. XXXI, p. 57.
- Marchal, Emile, Recherches biologiques sur une Chytridinée parasite du Lin. *Bruxelles* 1901.
- Miehe, H., Über die Wanderungen des Zellkerns. *Flora*, 1901, Bd. LXXXVIII.
- Nawaschin, S., Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora Brassicae* Wor. im Laufe ihres intracellulären Lebens. *Flora*, 1899, Bd. LXXXVI, S. 404.
- Němec, B. (99), Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. *Flora*, 1899, Bd. LXXXVI, S. 214.
- (10 a), Über die Kernteilung bei *Cladophora*. *Bulletin international de l'Académie des sciences de Bohême*, 1910.
- (10 b), Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. *Berlin* 1910.
- Olive, E. W., Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. *Annals of Botany*, 1908, Vol. XXII, p. 331.
- Pavillard, J., État actuel de la protistologie végétale. *Progressus rei botanicae*, 1910, Bd. III, p. 474.
- Percival, J., Potato „wart“ disease: the life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. *Centralbl. f. Bakter. usw.*, 1909, Bd. XXV, p. 439.
- Petersen, H. E., Contributions à la connaissance des Phycomycètes marins (*Chytridinæ* Fischer). *Oversigt over det kgl. danske videnskabernes Selskaps Forhandlinger*, 1905, p. 439.

- Rosen, F., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen, I—III. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1892 (I, II), 1895 (III).
- Rytz, W., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. In.-Diss. Bern 1907.
- Schilbersky, K., Ein neuer Schorfparasit der Kartoffelknollen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 1896, Bd. XIV, S. 36.
- Schneider, G., Eine eigenartige neue Kartoffelkrankheit in Deutschland. Deutsche Landwirtschaftl. Presse, 1908, Jahrg. 35, p. 832.
- Schroeter, J. (82), Untersuchungen über die Pilzgattung *Physoderma*. Bot. Centralblatt, 1882, Bd. XI, S. 219.
- (97), *Chytridinae* in Engler und Prantl „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, 1897, Teil I, Abt. 1, S. 64.
- Shibata, K., Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, S. 643.
- Sorauer (Lindau und Reh), Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. II. Berlin 1906.
- Stämpfli, R., Untersuchungen über die Deformationen, welche bei einigen Pflanzen durch Uredineen hervorgerufen werden. In.-Diss. Bern 1909.
- Stevens, F. L. and A. C. (03), Mitosis in the primary nucleus in *Synchytrium decipiens*. The Botanical Gazette, 1903, Vol. XXXV, p. 405.
- Stevens, F. L. (07), Some remarkable nuclear structures in *Synchytrium*. Annales Mycologici, 1907, Vol. V, p. 480.
- Stift, A., Über die im Jahre 1909 veröffentlichten bemerkenswerten Arbeiten und Mitteilungen auf dem Gebiete der Zuckerrüben- und Kartoffelkrankheiten. Centralbl. für Bakteriologie usw., II. Abt., 1910, Bd. XXVI, S. 520.
- Strasburger, E. (00), Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histologische Beiträge, Heft VI, Jena 1900.
- (02), Das botanische Praktikum, 4. Aufl., Jena 1902.
- (07), Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae, 1907, I, p. 1.
- Tischler, G. (01), Über Heteroderagallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., 1901, Bd. XIX, S. (95).
- Tischler, G. und Eriksson, I. (04 a), Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze, I. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 1904, Bd. XXXVII.
- (04 b) Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes (*Puccinia glumarum* Erikss. et Hern.). Biolog. Centralbl., 1904, Bd. XXIV, S. 417.
- Timberlake, H. G., Development and structure of the swarmspores of *Hydrodictyon*. Transactions of the Wisconsin Academy of sciences, 1902, Vol. XIII, S. 486.
- Vuillemin, P., Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progressus rei botanicae, 1908, II, p. 1.
- Wager, H., The nucleolus and nuclear divisions in the root apex of *Phaseolus*. Annals of Botany, 1904, Vol. XVIII, p. 31.
- Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, II. Aufl. Leipzig u. Wien 1911.
- Zopf, W. (84), Zur Kenntnis der Phycomyceten. I. Zur Morphologie und Biologie der Ancylisteen und Chytridiaceen, zugleich ein Beitrag zur Phytopathologie. Nova Acta der Kais. Leop.-Carol.-Akad. d. Naturforsch., 1884, Bd. XLVII, S. 143.
- (87), Über einige niedere Algenpilze (Phycomyceten) und eine neue Methode, ihre Keime aus dem Wasser zu isolieren. Halle 1887.
- Zacharias, E., Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progressus rei botanicae, 1909, III, p. 67.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat an einem Zeißschen Mikroskop entworfen. Die Vergrößerungen werden bei jeder Figur angeführt. Zuerst das Objektiv (AA, DD apochromatische Immersion 1,5 mm Brennweite, Apertur 1,30). Dann das Ocular (Huygense Oculare 2, 4, Compensationsoculare 6, 12, 18). Wo nichts anderes angegeben ist, sind die betreffenden Präparate mit Eisenaun-Hämotoxylin gefärbt.

Synchytrium Taraxaci (Taf. I, II).

Tafel I:

Fig 1 A und B. Einkernige Spore in der Wirtszelle. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte. Ap. Imm. 6.

Fig. 2. Kern derselben Wirtszelle. Ap. Imm. 12.

Fig. 3—5. Einkernige Sporen, den Austritt des Chromatins aus dem Nucleolus in die Kernhöhle und von da ins Cytoplasma zeigend. Ap. Imm. 12.

Fig. 6. Zwei Kerne aus einer älteren Spore, die in ihrem Cytoplasma Chromidien aufweist. Ap. Imm. 12.

Fig. 7. Ein Kern aus derselben Spore, der ein Chromidium abgibt. Ap. Imm. 18.

Fig. 8. Vielkerniges Stadium mit einem sehr großen und vielen kleinen Nuclei. 4 DD.

Fig. 9. Der große Nucleus derselben Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 10. Verschieden große Kerne aus einer anderen Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 11. Ruhende Kerne im zerklüfteten Sorus. Ap. Imm. 18.

Tafel II:

Fig. 12—29. Kernteilungen im unzerklüfteten Sorus.

Fig. 12, 13. Beginn der Prophase, Fig. 12 Ap. Imm. 12, Fig. 13 Ap. Imm. 18.

Fig. 14—20. Spätere Prophasen. Ap. Imm. 18.

Fig. 21—24. Metaphasen. Ap. Imm. 18.

Fig. 25. Metaphasen aus einem älteren Sorus. Ap. Imm. 18.

Fig. 26, 27. Anaphasen. Fig. 26 Ap. Imm. 18, Fig. 27 Ap. Imm. 12.

Fig. 28, 29. Telophasen. Fig. 28 Ap. Imm. 12, Fig. 29 Ap. Imm. 18.

Fig. 30. Beginn der Zerklüftung. Ap. Imm. 12, 36.

Fig. 31—43. Kernteilungen in den Sporangien des zerklüfteten Sorus.

Fig. 31—35. Prophasen. Fig. 31, 33 Ap. Imm. 12, Fig. 32, 34, 35 Ap. Imm. 18.

Fig. 36, 37. Metaphasen. Ap. Imm. 18.

Fig. 38—41. Anaphasen. Fig. 38, 40 Ap. Imm. 12, Fig. 39, 41 Ap. Imm. 18.

Fig. 42. Neu gebildete Kerne, im Cytoplasma Reste der Spindel. Ap. Imm. 12.

Fig. 43. Bildung der Zoosporen. Ap. Imm. 18.

Chrysophlyctis endobiotica (Taf. III, IV).

Tafel III:

Fig. 44, 45, 47. Junge Infektionsstadien, bei Fig. 44 zeigen die Sporen noch keine Membran. Ap. Imm. 12.

Fig. 46. Einzelne junge Sporen mit amöboiden Umrissen. Färbung nach Pianese. Ap. Imm. 12.

Fig. 48. Etwas ältere Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 49, 50. Eine jüngere (49) und eine ältere Spore aus einem mit Flemmingschen Gemisch fixierten, ungebleichten Präparat. Ap. Imm. 12.

Fig. 51, 52. Kernteilungen der von *Chrysophlyctis* befallenen Wirtszellen. Ap. Imm. 12.

Fig. 53. Dauersporangien mit noch intaktem Primärkern. Ap. Imm. 12.

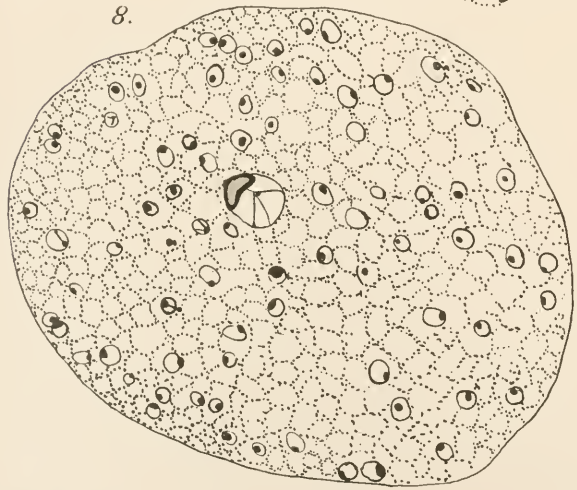
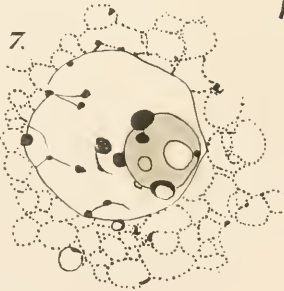
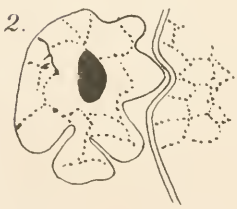
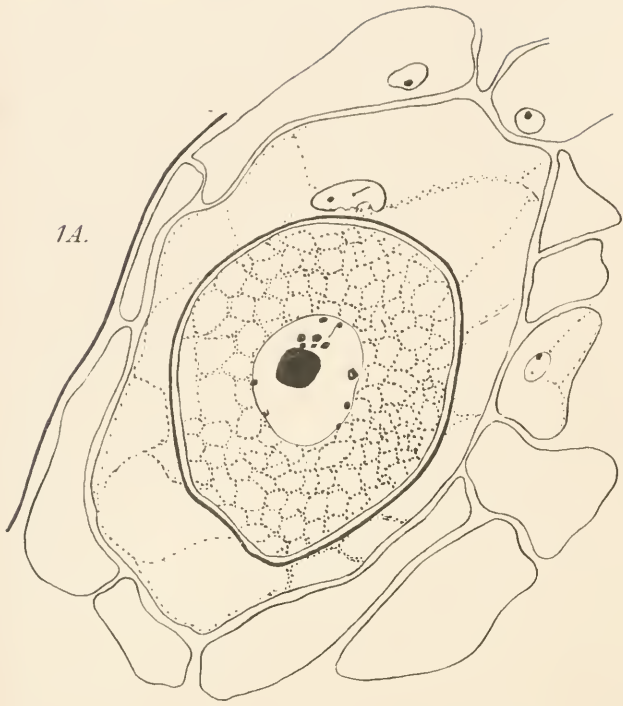
Tafel IV.

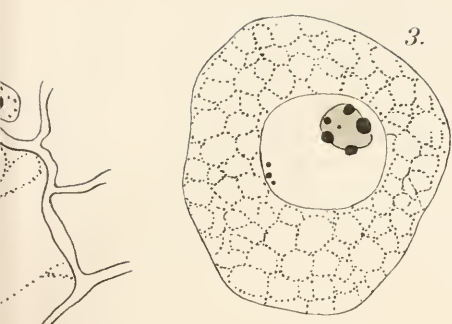
- Fig. 54. Chromidienabgabe aus dem Primärkern. Ap. Imm. 18.
 Fig. 55. Fertig ausgebildetes Dauersporangium. Ap. Imm. 12.
 Fig. 56, 57. Geschrumpfte Kerne aus Dauersporangien. Ap. Imm. 18.
 Fig. 58. Dauersporangium aus einem mit Phloroglucin-Salzsäure behandelten Präparat. DD 4.
 Fig. 59. Zoosporen. Ap. Imm. 18.
 Fig. 60. Zoosporen aus einem mit Flemmingschem Gemisch fixierten ungebleichten Präparat. Ap. Imm. 18.
 Fig. 61. Sporangium mit drei großen und vielen kleinen Kernen. DD 12.
 Fig. 62 a und b. Zwei große, aus demselben Sporangium stammende Kerne. Ap. Imm. 12.
 Fig. 63. Mehrkerniges, mit verschieden großen Kernen versehenes Sporangium. DD. 12.
 Fig. 64. Mehrkerniges, mit gleich großen Kernen versehenes Sporangium Ap. Imm. 12.
 Fig. 65. Sporangiensorus. Ap. Imm. 12.

Urophlyctis Rübsaameni (Taf. V).

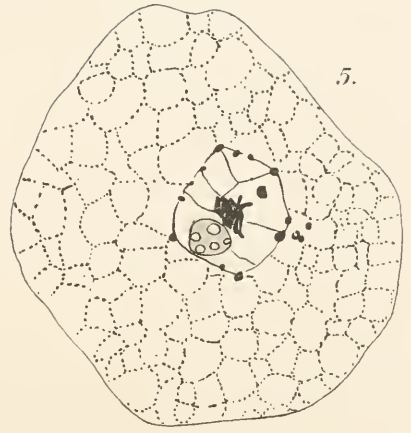
Tafel V.

- Fig. 66, 67. Herauspräparierte Zellen mit Mycel, scheinbare Copulationen zeigend, ungefärbt. 4 DD.
 Fig. 68. Keimendes Dauersporangium. 4 DD.
 Fig. 69. Zoospore mit Osmiumdämpfen behandelt. 12 DD.
 Fig. 70. Übersicht über eine Höhlung aus dem Innern einer Galle. Mycel, junge Sporen, fertig ausgebildete Sporangien und angeschwollene Kerne der Wirtszellen zeigend. 2 AA.
 Fig. 71. Frisch infizierte Zellen mit verdickten Wänden, im Innern ein Hyphengeflecht aufweisend.
 Fig. 72. Einkernige Sporen. Ap. Imm. 12.
 Fig. 73—76. Ältere Sporen. Ap. Imm. 12.
 Fig. 77. Ältere Sporen mit paarweise genäherten Kernen. Ap. Imm. 12.
 Fig. 78—80. Heteroschizis. Ap. Imm. 12.
 Fig. 81. Zwei ältere Sporen, zwischen denen der Kern der Wirtszelle eingeklemmt wird. In der unteren Spore Kernknospung. Ap. Imm. 12.
 Fig. 82. Degenerierende Spore. Ap. Imm. 12.
 Fig. 83, 84. Kernknospung, bei Fig. 84 Beginn der Zoosporenbildung. Ap. Imm. 12.
 Fig. 85. Heteroschizis, im Cytoplasma zahlreiche Chromidien. Ap. Imm. 12.
 Fig. 86. Zoosporenbildung. Ap. Imm. 12.
 Fig. 87. Älteres Sporangium mit Fetttropfen. Ap. Imm. 12.
 Fig. 88. Jüngere Spore mit anhaftender entleerter „Sammelzelle“. Ap. Imm. 12.
 Fig. 89. Normaler Zellkern von *Rumex scutatus*. Ap. Imm. 12.
 Fig. 90. Unter dem Einfluß des Parasiten veränderter, von Hyphen umgebener Kern von *Rumex scutatus*. Ap. Imm. 12.

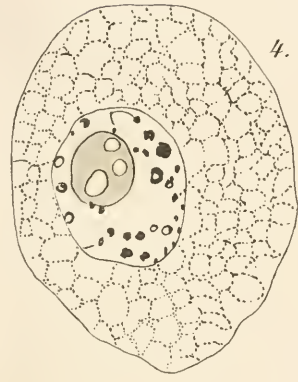




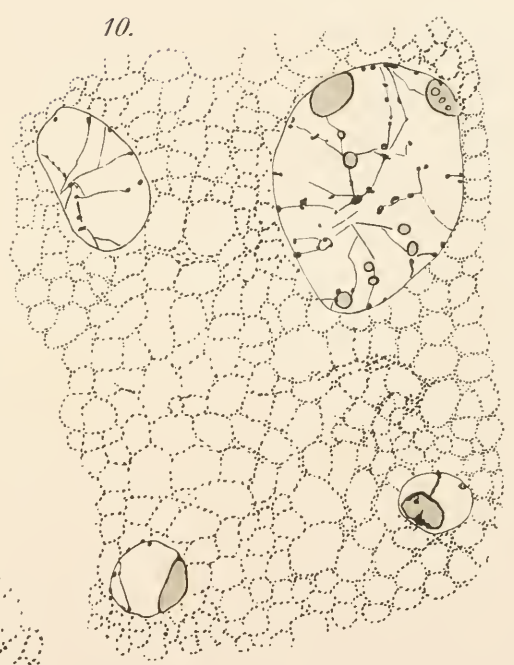
3.



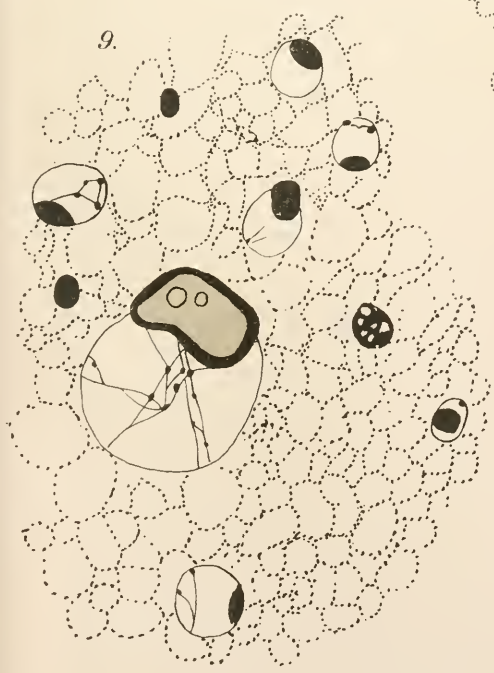
5.



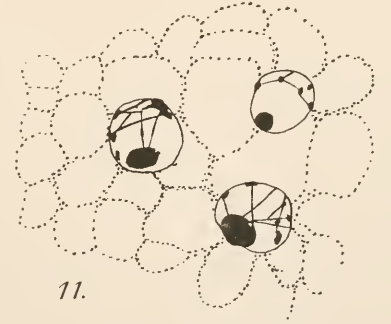
4.



10.

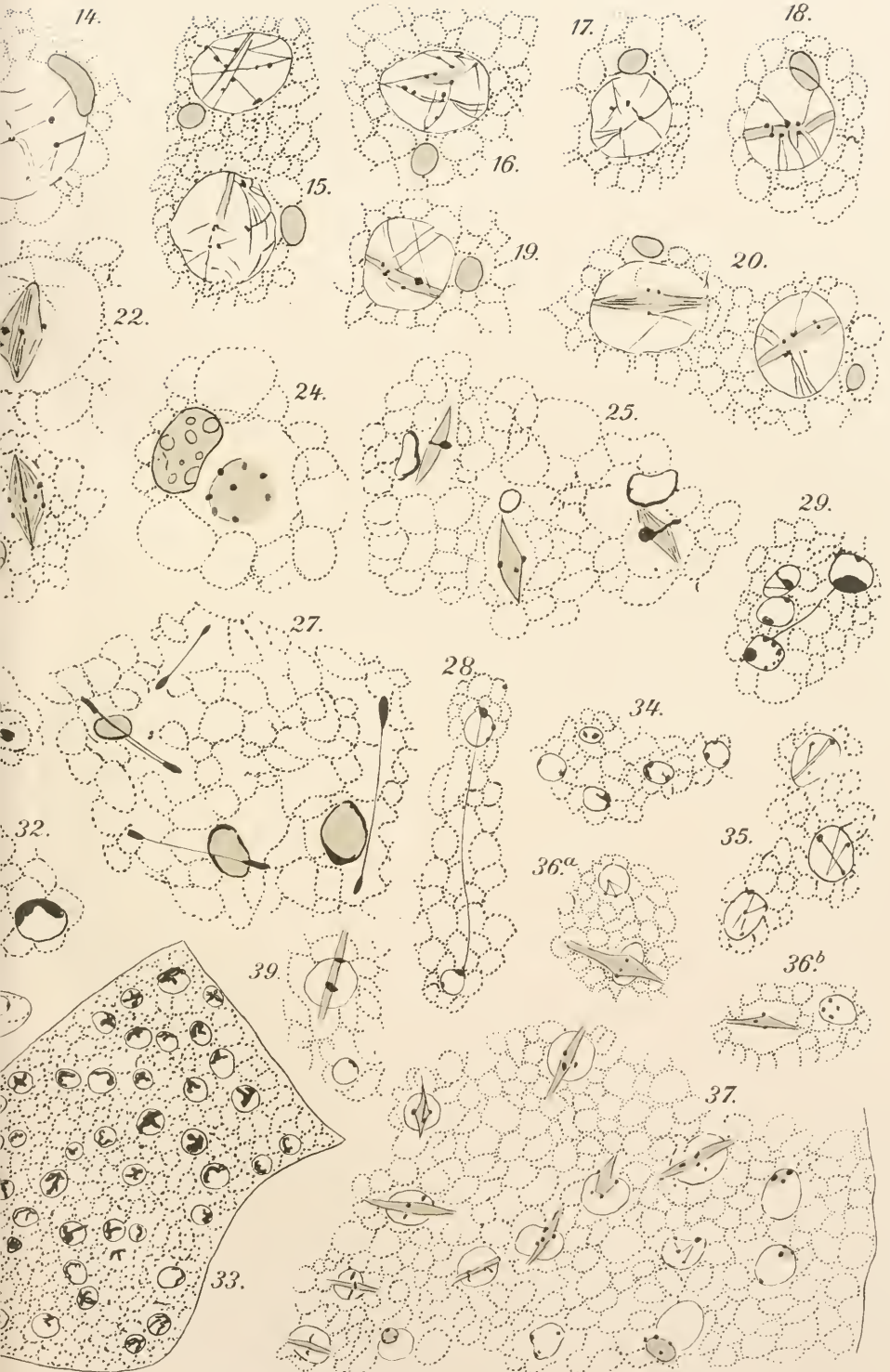


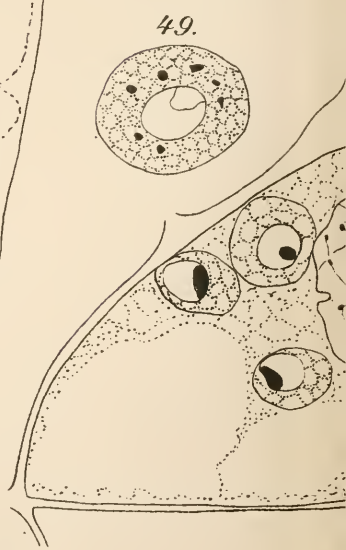
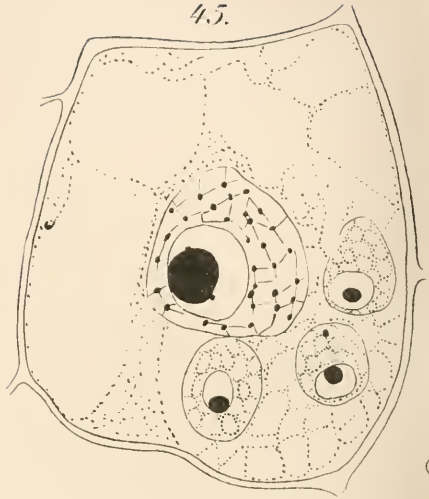
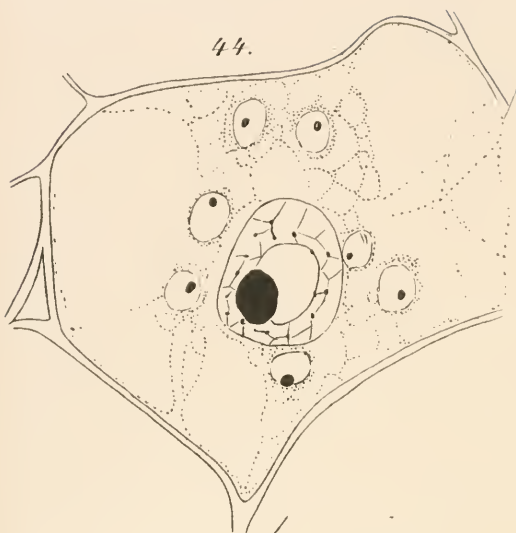
9.

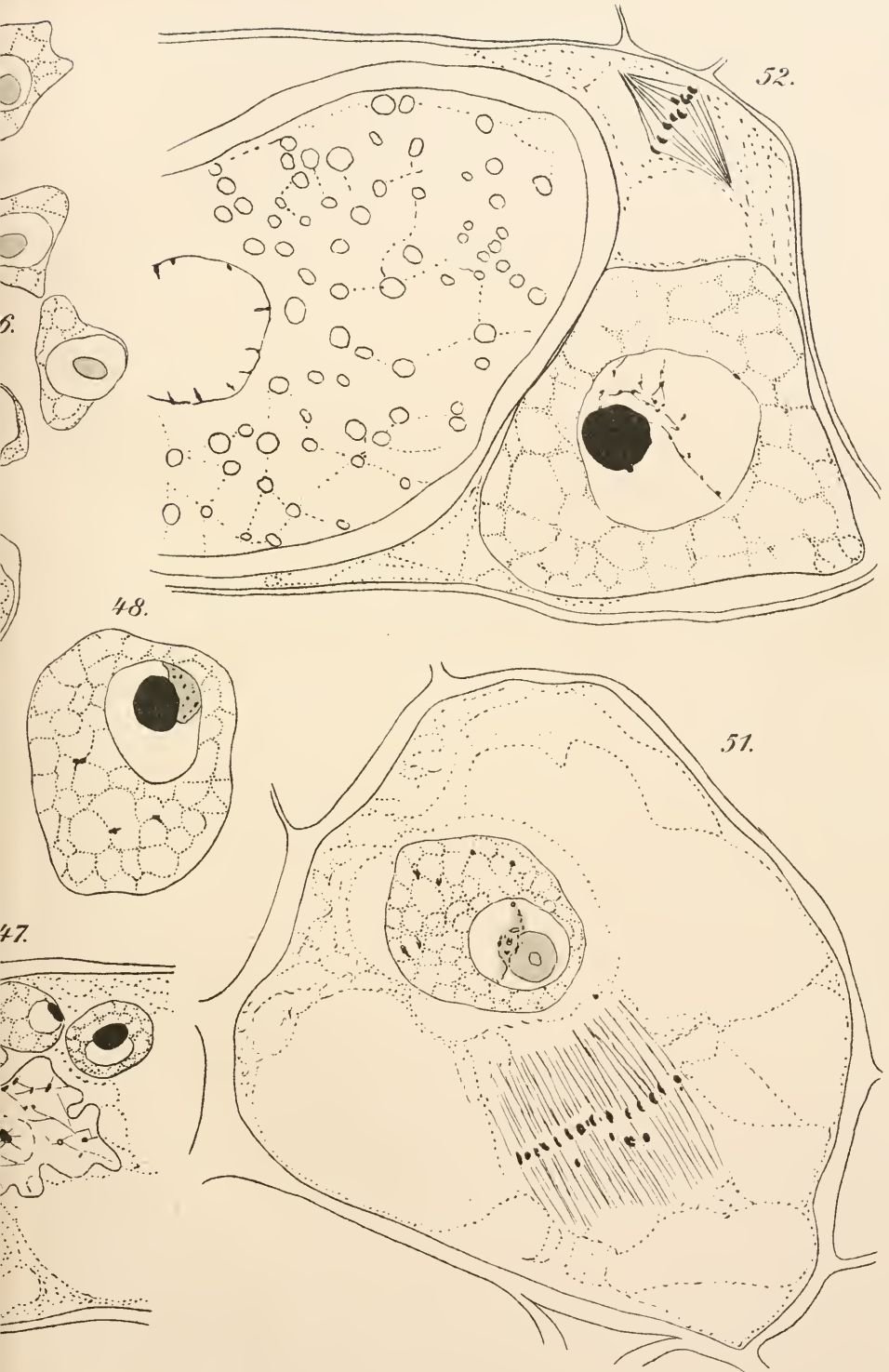


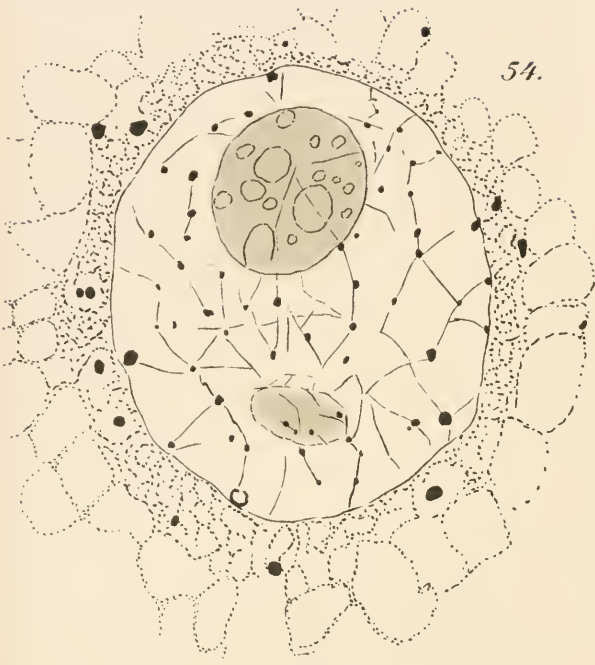
11.







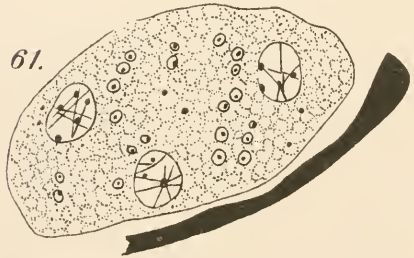




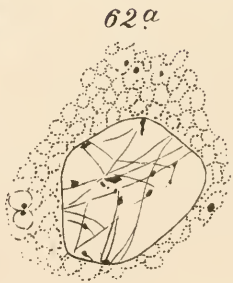
54.



55.



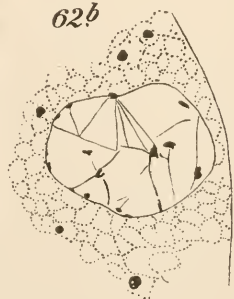
61.



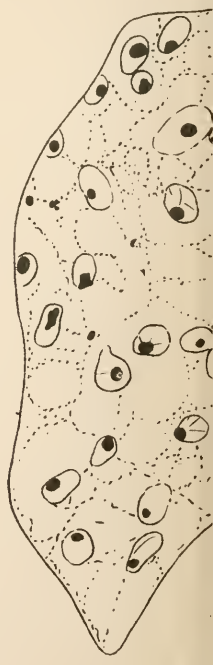
62a

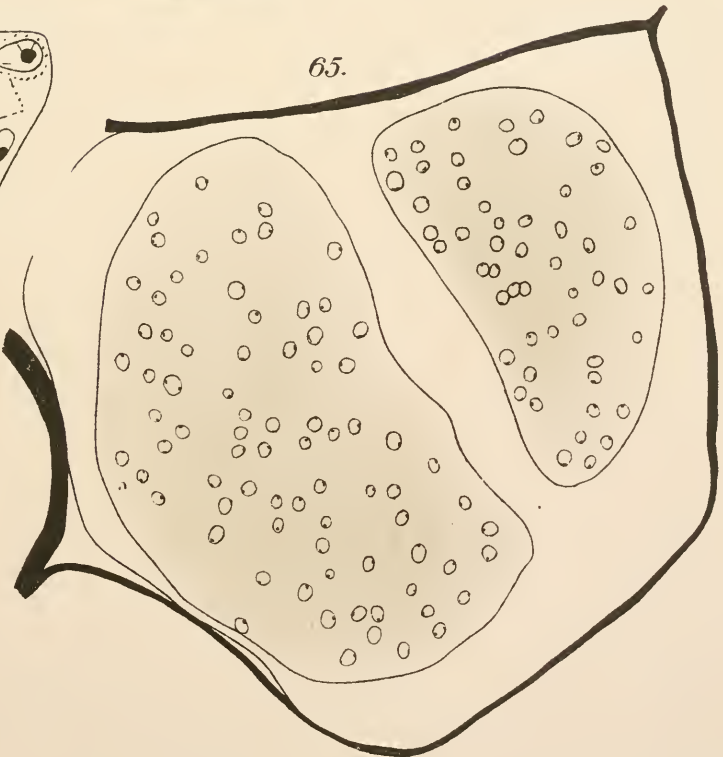
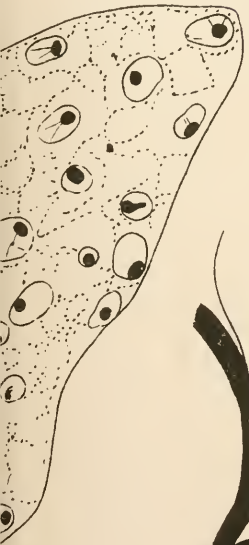
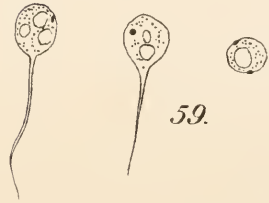
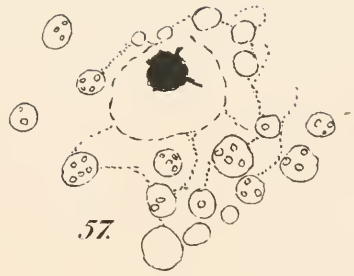


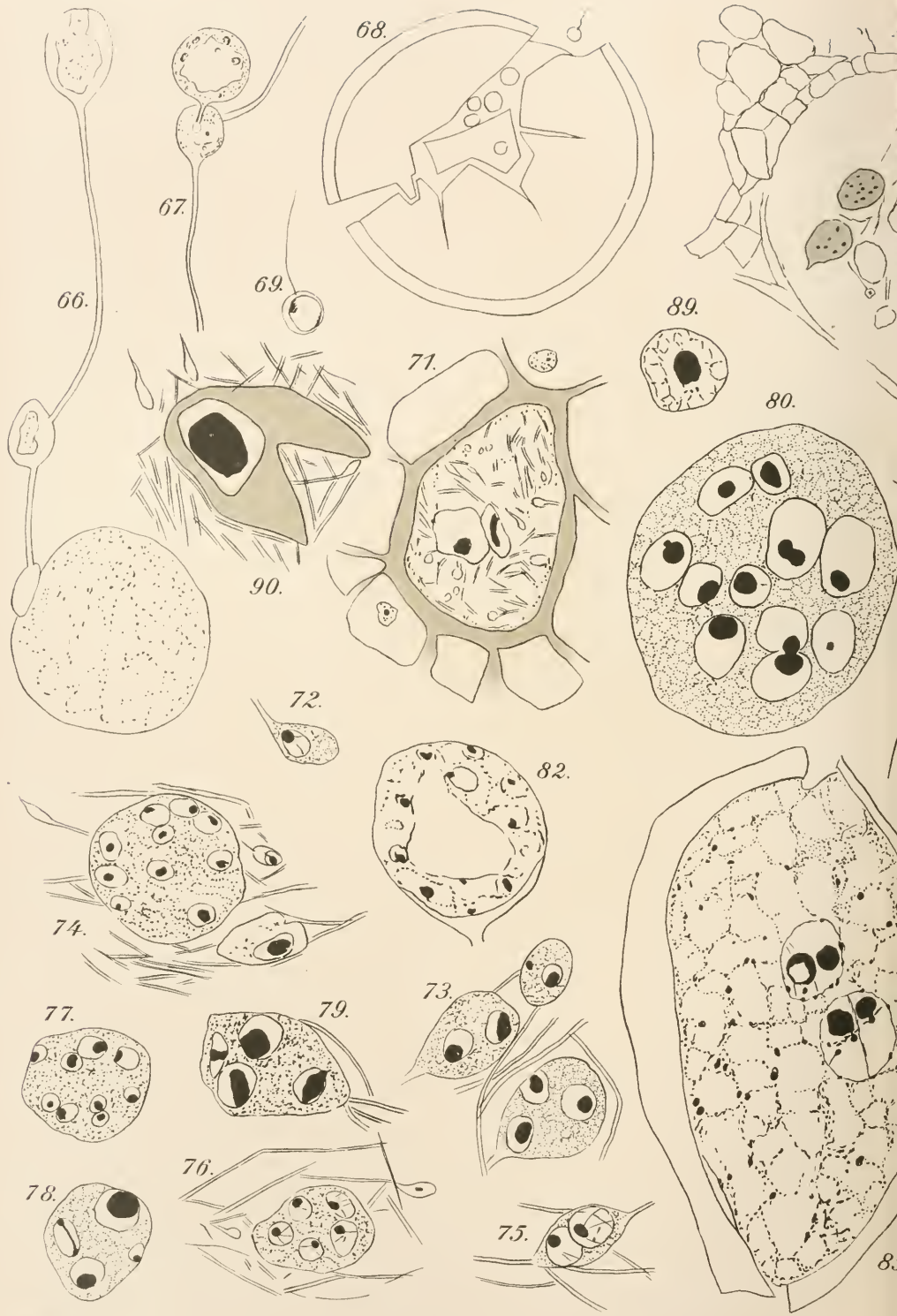
63.



62b









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Bally Walter

Artikel/Article: [Cytologische Studien an Chytridineen. 95-156](#)