

## Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen.

Von

Dr. C. Fisch.

(Mitgetheilt am 2. Juli 1883.)

Die Chytridiaceen oder vielmehr die unter diesem Namen zusammengefassten Organismen haben seit ihrem ersten genaueren Bekanntwerden durch Braun <sup>1)</sup> eine vielseitige und umfangreiche Literatur hervorgerufen. Es sind namentlich die allseitig bekannten Arbeiten von Schenk, Nowakowski, de Bary, Woronin, Sorokin, Schröter u. A., die uns über den Formenkreis dieser Pilze einen ungefähren Ueberblick verschafft haben. Für einzelne Gruppen, so die Synchytriumartigen Gattungen und die Saprolegniaparasiten liegen sogar vollständige entwicklungsgeschichtliche Arbeiten vor, welche einerseits die Zusammengehörigkeit der betreffenden Arten, andererseits auch ihren muthmasslichen phylogenetischen Zusammenhang klarlegen. Andere Untersuchungen haben nur einzelne Arten zum Gegenstand, die dann für sich nach wissenschaftlich festgesetzter Methode in ihrem ganzen Entwicklungsgange verfolgt, Einzelbilder darstellen ohne Rücksicht auf Anschluss an Seitenglieder. Von den meisten, Chytridiaceen genannten Organismen jedoch sind nur unvollkommene Beobachtungen oder nur Theile ihrer ganzen Entwicklungsgeschichte bekannt, sodass sowohl eine genügende systematische Definition als hauptsächlich genauere Einsicht in ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zur Zeit nicht gegeben werden können. Namentlich die sogenannten typischen Chytridiaceen-Gattungen, Chytridium, Rhizidium etc. lassen diese Lücke am schärfsten empfinden, da in ihrer sonstigen bekannten Organisation An-

klänge an höhere Formen sich vorfinden, die auf Verwandtschaft mit solchen beruhen dürften.

Die Aufklärung dieser eben erwähnten Anklänge ist nun aber bei den Chytridiaceen um so interessanter und wichtiger, als jene „höheren“ Formen (Peronosporaceen etc.) die niedrigste Stufe einer in ihren Grundzügen sicher festgestellten phylogenetischen Reihe einnehmen und sich die Frage demnach so formuliren würde: Sind die Chytridiaceen Vorläufer der Peronosporaceen oder sind sie Abzweigungen (oder reducirte Formen) oder endlich sind sie etwas Heterogenes, hängen sie mit ihnen überhaupt nicht zusammen? Man geht dabei von der Voraussetzung aus, dass alle Formen innerhalb der Chytridiaceengruppe einer „einzigsten natürlichen Verwandtschaftsreihe“ angehören, wofür bei den ungenügenden Kenntnissen, die wir bis jetzt über sie besitzen, im Grunde nur eine Wahrscheinlichkeit spricht, die eine gegentheilige Annahme durchaus nicht abweist. De Bary<sup>1)</sup> hat zuerst auf diese Alternative hingewiesen, sich übrigens aus Wahrscheinlichkeitsgründen für die erstere Möglichkeit entschieden. Fischer<sup>2)</sup> dagegen ist nach seinen Untersuchungen über die schon erwähnten in Saprolegnien schmarotzenden Formen geneigt den Chytridiaceen die Einheitlichkeit ihrer Verwandtschaft abzusprechen. Es sind also abgesehen von allen Detailfragen zwei Hauptpunkte, die der Aufklärung bedürfen, erstens Feststellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Formen unter einander und dann die eventuelle Verknüpfung mit der bekannten Pilzreihe. Für den ersten Punkt glaube ich in den unten folgenden Untersuchungen entscheidende Momente beibringen zu können, der letztere bedarf zur endgültigen Feststellung noch weit ausgehnter Beobachtungen.

Die angedeuteten Gesichtspunkte waren für mich bei der Untersuchung einer Anzahl Chytridiaceen massgebend. Die schwierigen und langwierigen Beobachtungen füllten die beiden Sommer 1882 und 83. Alle untersuchten Formen stammen aus der Umgegend von Erlangen und zeigen in biologischer Beziehung die gemeinsame Eigenthümlichkeit, dass sie in grünen Wasserpflanzen parasitiren. Sie lassen sich in 3 Gattungen ver-

1) Beiträge zur Morphol. u. Physiolog. der Pilze IV. p. 124.

2) Untersuchungen üb. die Parasiten d. Saprolegnien 1882. in Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik Bd. XII.

theilen, von denen die eine mit der bisher Chytridium genannten zusammenfallen dürfte, die zweite als Rhizidium bezeichnet ist, während eine dritte und neue von mir den Namen *Reessia* erhalten hat. Alle drei stimmen im Bau ihrer Dauersporen überein, zeigen jedoch im sonstigen Verlauf ihrer Entwicklung die bedeutendsten Verschiedenheiten.

Ehe ich auf die Darstellung meiner Beobachtungen eingehe, möchte ich einige Worte über die Untersuchungsmethode vorausschicken. Bekanntlich ist bei allen Arbeiten, welche die continuirliche Verfolgung eines und desselben Objectes erfordern, der Gebrauch von sogen. feuchten Kammern in Anwendung gekommen. Für grössere Objecte hat diese Methode gewiss ihre Vorzüge, für sehr kleine oder in anderen Organismen eingeschlossene stellen sich jedoch bald manche Schwierigkeiten heraus, die namentlich durch ein Entweichen der Objecte über die Focaldistanz hinaus in die Tiefe des Tropfens bedingt werden. Es gelingt fast nie einen Spirogyrafaden oder ein Stück einer Lemna mit den sie bewohnenden Parasiten 8 Tage lang (und das ist für manche Fälle noch eine kurze Frist) unbewegt an demselben Platze zu erhalten, was doch für die Sicherheit der Beobachtung unumgänglich nöthig ist. Ich bin daher auf den einfachen Objectträger und das gewöhnliche Deckglas zurückgegangen, indem ich nur für ständige Erneuerung des Wassers sorgte. Das geschah, natürlich unter Benützung stark geschüttelten destillirten Wassers, durch seitliches Zusetzen eines Tropfens und langsames Durchsaugen mittelst eines Stückchens Fliesspapier. Ist das letztere einmal benetzt, so bleibt die Strömung eine so geringe, dass ein Verrücken selbst der kleinsten Objecte niemals stattfindet. Das stundenweise Zusetzen eines Tropfens genügt vollkommen, Nachts kann sogar unter Anwendung einer feuchten Glocke die Verdunstung ohne Beschädigung der Objecte ganz aufgehoben werden. Ich habe so Chytridiaccensporangien 8—14 Tage lang vollkommen lebendig erhalten, selbst Spirogyrazellen halten die Behandlung hin und wieder so lange aus. Der Vortheil besteht in der absolut ruhigen Lage des eingestellten Objectes.

Ich gehe jetzt zur Darstellung meiner Beobachtungen über und beginne mit der oben von mir als *Reessia* bezeichneten Form.

### Reessia amöboides.

In der Nähe von Erlangen zeigten sich mitten in der dichten Lemnadecke (*Lemna minor* u. *polyrhiza*) eines kleinen Weihers grössere und kleinere weisse Unterbrechungen, die, meist rundlich, an den Rändern in die grüne Wasserlinsenfläche übergingen. Sie bestanden aus abgestorbenen Lemnapflänzchen, deren Zellen bei mikroskopischer Untersuchung dicht von Pythien, kleinen Peronosporéen etc. durchwuchert waren. In den Zellen der Pflänzchen, welche den Rand dieser Flecke und also den Uebergang zwischen abgestorbener und noch lebender, gesunder *Lemna* bildeten, traten andere eigenthümliche Gebilde auf. Sie waren auf den ersten Blick von einer hyalinen, körnigen Masse erfüllt, die gegen den Inhalt der noch chlorophyllhaltigen Zellen scharf abstach. Genauere Beobachtung zeigte, daß diese Protoplasmamasse amöboid sich in der Zelle bewegte und einem Parasiten angehörte. Es ist der vegetative Zustand der Gattung *Reessia*. Aus ihm entwickeln sich, um das hier vorgreifend kurz anzuführen, Zoosporangien, deren copulirende Zoosporen Dauersporen erzeugen, welche letztere bei ihrer Keimung ebenfalls Schwärmosporen entwickeln, von der Gestalt der in Fig. 4 abgebildeten. Gehen wir zur Darstellung der Entwicklungsgeschichte unseres Organismus von einer solchen einer Dauerspore entstammenden Schwärmzelle aus. Von den gewöhnlichen und allbekannten Chytridiaceenzoosporen unterscheiden sie sich nur etwas durch die bedeutendere Grösse. Im übrigen besitzen sie eine Cilie, die bei der sehr lebhaften, meist ziemlich gradlinigen Bewegung nach vorne strebt. Ihr Zellkörper selbst besteht aus hyalinem, körnerlosen Plasma, in dem ein stark lichtbrechendes, rundliches Körnchen eingelagert ist, das bei Jodzusatz stark braun gefärbt wird.

Diese Schwärmosporen sind um ein beträchtliches kleiner, als die kleinen aus einem Zoosporangium frei gewordenen. Sie schwärmen lebhaft und ziemlich lange im Wasser umher, über die Dauer der Bewegung, sowie auch über etwaiges heliotropisches Reizvermögen habe ich keine Erfahrung. Am Ende der Bewegungsperiode, meist schon dann, wenn die Spore sich einer Lemnazelle (sowohl Epidermiszellen, als auch beim Anschnitt blos gelegte Parenchymzellen) genähert hat, hört sowohl die Schnelligkeit als auch die Richtung der Bewegung auf und

es tritt eine langsamere Drehung ein, wobei der Körper der Schwärmspore einen Kegelmantel beschreibt. Die Cilie berührt dabei die Wand der Nährzelle. Bald hört jetzt die Bewegung ganz auf, die Cilie verschwindet durch Einziehen und eine dünne Membran wird oberflächlich abgeschieden. Letzterer Vorgang tritt hier nicht so momentan ein, wie in anderen ähnlichen Fällen, man sieht die Membran förmlich entstehen. Sie bleibt stets sehr dünn und ist durch Jodlösung leicht nachzuweisen. Chlorzinkjod färbt sie nicht.

Ist die so zur Ruhe gekommene Schwärmspore nicht mit einer Lemnazelle in Berührung getreten, so verbleibt sie einige Zeit unverändert im Wasser, fängt dann an im Innern Vacuolen zu bilden; das bisher hyaline Plasma wird körnig und die ganze Zelle geht allmählich zu Grunde. Anders auf der Lemna. Bald nach Abscheidung der Membran zeigt sich an der der Lemnazelle zugekehrten Stelle eine kleine Vorstülpung, die oft die ganze Schwärmspore etwas von der Oberfläche der Nährzelle emporhebt, übrigens schon jetzt mit letzterer in sehr festem Contact stehen muss, da selbst ziemlich heftige Strömungen unter dem Deckglas, welche die Zelle hin und herschaukeln, sie nicht losreissen. Die Vorstülpung vergrössert sich mehr und mehr und dringt gleichzeitig in die Membran der Epidermiszelle ein, dieselbe in einem ganz feinen Canal durchbohrend. Je nach der Dicke der Zellwand ist der letztere länger oder kürzer, wird demnach auch das Durchdringen des kleinen „Keimschlauches“ verzögert oder beschleunigt. Im Allgemeinen ist die Zeit für das Durchbrechen der Membran auf ungefähr 4 Stunden festzusetzen. Mit diesem Process parallel läuft ein anderer, höchst eigenthümlicher. In der zur Ruhe gekommenen Schwärmspore ist das lichtbrechende Körperchen in derselben Grösse und Lagerung vorhanden, wie in der sich bewegenden. Es zeigt dieselben Reactionen und ist von ihm überhaupt nicht zu unterscheiden. Während der allmählichen Bildung des Keimschlauches aber wird es heller und heller, scheint auch dabei aufzuquellen und verschwindet endlich gänzlich ohne eine Spur zurückzulassen, auch später tritt es nie wieder deutlich erkennbar auf.

Kehren wir jetzt zu dem Keimschlauch zurück. Nachdem er die Zellwand, und auch das Protoplasma der Lemnazelle durchbohrt hat, beginnt der Inhalt der Schwärmspore in die Nährzelle überzufliessen. Da die übergeströmte Masse von einer

Membran bis in sehr späte Stadien nichts erkennen lässt, so ist anzunehmen, dass die Membran des Keimschlauches an seiner Spitze sich geöffnet haben muss, was allerdings mikroskopisch nicht nachgewiesen werden konnte. Das Ueberfliessen geht sehr langsam vor sich (2—3 Stunden), wahrscheinlich unter eigenthümlichen Sonderungen im Plasma selbst. Ich möchte letzteres aus zwei auffälligen Thatsachen folgern. Es ist nämlich das Protoplasma der ruhenden Zelle völlig hyalin und undifferenzirt, bis zu dem Punkte, wo das Ueberströmen beginnt. Es wird dann plötzlich körnig und behält auch dies Aussehen in allen späteren Stadien. Ferner strömt nicht die ganze Masse in die Nährzelle hinein, es bleibt in der Sporenmembran ein völlig hyaliner, an Lichtbrechung dem Wasser gleich kommender Inhalt zurück, der sich mit Jod deutlich gelb färbt. Ich weiss nicht, ob diese Erscheinung schon beobachtet ist, jedenfalls scheint sie mir auf eine Sonderung hinzudeuten, die vielleicht mit den bei Befruchtungsvorgängen auftretenden einige Analogie zeigen dürfte. Wenigstens ist es eine bedeutungsvolle Thatsache, dass zur Einleitung eines neuen Entwicklungsganges nicht das ganze in einer Keimzelle (Schwärmospore) vorhandene Material verwendet wird.

Der in die Lemnazelle eingedrungene Parasit stellt zuerst eine in ihrem Innern liegende winzige Kugel vor, die völlig membranlos ohne Weiteres gar nicht zu erkennen wäre. Bald jedoch fängt sie an zu wachsen und zwar nicht an derselben Stelle ruhend, sondern wie eine Amöbe sich fortbewegend. Mit breiten, unförmlichen Pseudopodien schiebt sie sich durch die Zelle hin und her, dabei ihre Gestalt so schnell verändernd, dass sie nach Pausen von 5 Minuten nicht wieder zu erkennen ist. Fig. 1 zeigt 5 solcher in den bezeichneten Zwischenräumen aufgenommener Bilder. Sie vergrössert sich dabei eben so schnell, in Zeiträumen von 2 - 4 Stunden oft um das Doppelte. Das Protoplasma des Parasiten ist ein homogen körniges, in dem bald einige runde oder längliche, oft ziemlich grosse Körper sich zu zeigen beginnen, die von geringerem Lichtbrechungsvermögen, als die in der Schwärmospore, sich von ihnen auch dadurch unterscheiden, dass Jod keine Braunfärbung hervorruft.

Unter fortwährender Vergrösserung und Gestaltveränderung durchwandert der Parasit die Zelle, die Chlorophyllkörner der letzteren, wie den ganzen Inhalt allmählich aufzehrend. Man kann sagen, dass die Grössenzunahme so lange vor sich geht,

als noch Nährmaterial sich vorfindet, wenigstens füllen ältere solcher amöboider Wesen fast die ganze von ihnen bewohnte Zelle aus, mit Ausnahme weniger körniger und unförmlicher Ueberreste, die sich neben ihnen vorfinden. Bis dieser Wachstumsprocess sein Ende erreicht hat, vergeht oft längere Zeit, ich habe Amöben oft bis 8 Tage lang in Bewegung gesehen. Im Allgemeinen kommen sie nach 3 oder 4 Tagen zur Ruhe, wobei sich der bis dahin unregelmässig gestreckte Körper kugelig abrundet (Fig. 2); er umgibt sich bald mit einer nicht sehr starken Membran, die keine Cellulosereaction zeigt. Sehr verschieden ist der Durchmesser dieser Kugeln, hauptsächlich von der Grösse der Nährzelle abhängig. Sehr selten kommt es vor, dass wenn 2 Schwärmsporen in eine Zelle eingedrungen waren, zwei kleine Kugeln nebeneinander liegen. Im Protoplasma derselben beginnen bald sehr energische Umformungen. Die oben erwähnten eingelagerten Körper verschwinden und die ganze Masse wird gleichmässig körnig und dunkel. Sie färbt sich mit Jod dunkelbraun.

Die Weiterentwicklung dieser von einer Membran umhüllten Protoplasmanmassen zu Zoosporangien beginnt mit der Bildung des Halses, eines, je nach der Stelle an der der Parasit im Gewebe der Lemna liegt, verschieden langen Schlauches. Er entsteht als einfache Aussackung der Membran, deren Protoplasmainhalt sich von den übrigen nicht unterscheidet. Liegt das betreffende Zoosporangium in einer Epidermiszelle, so wächst er direct auf deren äussere Wand zu, durchbohrt dieselbe kreisförmig und verlängert sich noch etwas über dieselbe hinaus. Ist dagegen eine innere Parenchymzelle inficirt worden, so kann seine Länge oft eine beträchtliche werden. Und zwar wird dabei nicht eine bestimmte Art des Durchbrechens befolgt, sondern es combiniren sich meistens deren zwei. Die dem Zoosporangium zunächst liegenden Parenchymzellen werden durchbohrt unter gleichzeitiger Zerstörung ihres Inhalts. Ob dabei vielleicht noch eine endosmotische Nahrungsaufnahme durch die Membran des Halses hindurch statt hat? Durch die äusseren Parenchymlagen jedoch und die Epidermis dringt der Schlauch intercellular, das heisst er drängt sich durch die aneinander liegenden Membranschichten zweier Nachbarzellen hindurch, bis er ins Freie gelangt, wo dann sein Längenwachstum bald aufhört. Ob diese Art des Zutagetretens die Regel ist, kann ich

nicht behaupten, in den von mir beobachteten Fällen stellte sich der Sachverhalt so dar.

Sobald der Fortsatz das freie Wasser erreicht hat oder auch schon kurze Zeit vorher, beginnen die Umlagerungen im Protoplasma, welche der Zoosporenbildung vorausgehen. Sie stimmen im Allgemeinen mit denen überein, welche ich später von Chytridium ausführlicher beschreiben werde. Sie ähneln sehr den von Büsgen<sup>1)</sup> bei Mucorineen und Peronosporaceen dargestellten Erscheinungen, nur dass sie nicht mit derselben Regelmässigkeit eintreten. Im Wesentlichen bestehen sie in zwei- bis dreimaliger Sonderung und darauf folgendem Homogenwerden, bis endlich die Kerne (?) der Zoosporen sichtbar werden und damit eine endgültige Dislocirung eingeleitet ist. Merkwürdig ist dabei, dass die Randpartie des Plasmas, die schon vorher ein hyalineres Aussehen angenommen hat, von der Zoosporenbildung ausgeschlossen bleibt und als unregelmässig begrenzte Schicht das Zoosporangium auskleidet. Die Bewegung und gegenseitige Verschiebung beginnt sehr bald nach der Sonderung und setzt sich oft in den Hals fort, dessen Inhalt, sofern die Breite nicht zu gering ist, ebenfalls in die Theilung einbegriffen wird. Oft mehrere Stunden lang hält diese Bewegung im Innern des Zoosporangiums an, bis endlich durch Auflösung der Halsspitze (durch langsames Verquellen bewirkt) der Turgor der Zelle die Zoosporen ins Freie treibt. Die oben erwähnte wandständige Schicht verquillt dabei und wird, wie auch wohl in anderen Fällen, zur Erzeugung des nöthigen Druckes dienen (Fig 3 u. 3a). An der Mündung des Halses trennen sich die Zoosporen sofort und schwimmen einzeln in der oben von den anderen Zoosporen schon erwähnten Weise im Wasser umher. Sie gleichen auch in der That den aus den Dauersporen gebildeten in allem Wesentlichen ganz, sind nur durch etwas bedeutendere Grösse ausgezeichnet. Ihre Cilie ist ziemlich lang und beschreibt bei der Bewegung leicht wellenförmige Linien (Fig. 4). An durch Jod getödteten Schwärmzellen bemerkt man nicht selten unterhalb des Ansatzpunktes der Cilie eine geringfügige knotige Anschwellung, gewissermassen eine feste Basis für das Bewegungsorgan. Ob dies Gebilde normal immer vorhanden ist oder nicht, kann ich nicht entscheiden.

Nachdem die Bewegung der Zellen eine gewisse Zeit ge-

---

1) Pringsheims Jahrbücher Bd. XI.



dauert hat, sieht man wie je zwei derselben mit dem vorderen cilientragenden Ende sich einander zu nähern versuchen. Sie legen sich dabei schief so zusammen, dass die Ansatzstellen der Cilien fast zusammenfallen (Fig. 5a). Aus der Annäherung wird eine feste Berührung, die in den ersten Stadien eine gegenseitige Abplattung hervorruft. Dabei verschwinden die beiden Kerne (?) oder scheinen wenigstens zu verschwinden, worüber bei der lebhaften Bewegung nicht klar zu werden ist. Allmählich wird die Trennungslinie zwischen beiden Schwärmosporen immer undeutlicher, bis endlich, fast mit einem plötzlichen Ruck, eine vollständige Verschmelzung statt findet. Gleichzeitig oder jedenfalls nur wenig später ist auch der Kern wieder da, aber nur in Einzahl, während die Cilien zu zwei die Zygospore krönen. Das Volumen derselben hat sich nicht im Verhältniss zur Masse der zwei Zellen vermehrt, ist indessen erheblich grösser als das jeder derselben, der Kern dürfte ungefähr um das Doppelte gewachsen sein (Fig. 5). An Bewegung leistet die Zygospore nicht entfernt das, was ihre Componenten einzeln thaten, sie schwimmt langsam umher, mühelos verfolgbar und kommt bald zur Ruhe, wobei alsbald die Cilien verschwinden und eine dünne Membran abgeschieden wird. Einzeln habe ich diese Zoosporen nie zu einer weiteren Entwicklung kommen sehen, sie wurden vacuolig und verfielen nach kurzer Zeit. Es muss also die Copulation für sie nöthig sein, es ist ein Geschlechtsact, den wir vor uns haben. Was in anderen Fällen hin und wieder beobachtet wurde, ein Zusammenwirken von 3 Zellen, habe ich nie finden können.

Die zur Ruhe gekommenen Zygosporen scheinen eine längere Ruhezeit durchmachen zu können, wenigstens habe ich nie Zersetzungserscheinungen an frei herumliegenden wahrgenommen. Sobald sie auf eine Lemnazelle stossen, beginnt der Keimprozess, wenn man es so nennen will, das Eindringen in diese Zelle, ganz in der schon früher beschriebenen Weise. Die Membran, welche dabei auf der Oberfläche zurückbleibt, zeigt eine ziemliche Festigkeit und bleibt noch lange als leere (?) Blase haften (Fig. 16 von Rhizidium). In einem Punkte unterscheidet sich das Ueberfliessen des Inhalts der Zygospore in die Nährzelle von dem früheren Falle, es bleibt der Kern bis kurz vor diesem Moment sichtbar, bleibt vielleicht, wenn auch verdeckt, überhaupt vorhanden und tritt als solcher über; jedenfalls ist er in dem jungen Parasiten sofort wieder zu finden.

Letzterer rundet sich bald zu einer Kugel ab und umgibt sich mit einer dünnen Membran; das Protoplasma ist dunkelgrobkörnig, in ihm deutlich der lichtbrechende Körper. Die Zelle wächst langsam und ohne irgend welche auffallende Veränderungen sei es der Form, sei es des Inhalts heran und kann einen ziemlich beträchtlichen Umfang erreichen, meistens füllt sie die Nährzelle vollständig aus. Ist genügend Material in ihr angesammelt, so beginnt die letzte Umbildung. Statt der bisherigen dünnen Membran, tritt eine doppelte auf (in der Zeichnung Fig. 6 nur angedeutet), eine äussere cuticularisirte in Schwefelsäure nicht quellbare, etwas bräunlich gefärbte und ein Endosporium, glänzend, dick, weich und in Schwefelsäure stark aufquellend. Der Inhalt sondert sich in hyalines, vollkommen homogenes Plasma und ein bis drei grosse oder mehrere kleine stark lichtbrechende Tropfen einer ölartigen Masse; mit anderen Worten der Parasit wandelt sich in eine Chytridiaceen-Dauerspore um. Von einem hellen Fleck, wie ihn de Bary's<sup>1)</sup> Untersuchungen bei Saprolegnien etc. nachgewiesen, ist hier keine Spur zu sehen. Die Grösse der Sporen ist sehr verschieden, Massangabe dürfte deshalb überflüssig sein.

Je nach dem Ort, an den die Sporen gelangen, ist die Dauer ihrer Ruheperiode verschieden lang. Während sie im Freien wahrscheinlich regelmässig bis zum Frühjahr unthätig liegen, gelingt es im Zimmer sie schon nach wenigen Wochen zum Keimen zu bringen. Dieser Prozess beginnt damit, dass die erwähnten ölartigen Tropfen verschwinden und der Inhalt wieder zu einem fein granulirten, völlig homogenen Protoplasma umgestaltet wird, was von einer gleichzeitigen starken Wasseraufnahme begleitet sein dürfte. Gleichzeitig beginnt das Endosporium stark zu quellen, so dass es zuletzt die Spannung des Exospors überwindet und dieses zum Platzen bringt. Als grosse Blase tritt es alsbald aus der zerissenen Hülle hervor, in der bald die lebhaftesten Protoplasmaabewegungen eingeleitet werden. Endlich bilden sich die Zoosporenmittelpunkte und ohne weitere Complicationen tritt simultan die Theilung ein. Die Zoosporen, deren Bau oben schon beschrieben wurde, werden durch Verquellen des Endospors frei und leiten in der beschriebenen Weise wieder einen neuen Entwicklungsgang ein.

---

<sup>1)</sup> Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pilze. IV.

Dies wäre die Lebensgeschichte unseres Parasiten. Um aber vollständig zu sein, muss ich noch auf einen Punkt hinweisen. Es könnte nach der Darstellung scheinen, als ob die beschriebenen Vorgänge stets in derselben Regelmässigkeit und derselben Reihenfolge verliefen. Dem ist nun durchaus nicht so, obgleich es meistens der Fall ist. Die Regelmässigkeit der Aufeinanderfolge von Zoosporangien- und Dauersporenbildung wird sehr häufig getrübt und zwar dadurch, dass massenhaft Zoosporangien auftreten, deren Zoosporen nicht copuliren, sondern einzeln eindringend neuen Zoosporangien den Ursprung geben. In keiner noch so geringfügigen Beziehung sind sie von den Zygosporen erzeugenden verschieden, entstehen ebenso wie sie, aus den bei der Keimung der Dauersporen gebildeten Schwärmzellen. Auch ihre Zoosporen sind ganz so gebildet, wie die der geschlechtlich differenzirten Sporangien, so dass wir in dieser Erscheinung eine merkwürdige biologische Eigenschaft unseres Organismus constatiren können, die so ausgeprägt wohl kaum sonst vorkommen dürfte. Dasselbe Organ erzeugt in dem einen Fall Schwärmzellen, die für sich einzeln den Pilz fortpflanzen, im anderen solche, die erst durch Copulation fähig werden, einen Zustand hervorzubringen, in dem er seine ganze Widerstandsfähigkeit zusammennehmen muss, um ungünstigen äusseren Bedingungen gegenüber bestehen zu können. Weitere Besprechung und ein Erklärungsversuch dieser Erscheinung wird am Ende unserer Beobachtungen noch gegeben werden.

Fassen wir nun das systematisch Wichtige und Bestimmende in unserer Darstellung zusammen. Wir haben offenbar eine Pflanze vor uns, der der Name einer Chytridiacee nicht abzusprechen ist. Bau der Schwärmsporen, des Zoosporangiums und der Dauersporen kennzeichnen sie hinreichend als eine solche. Was sie aber von allen bekannten Formen dieser Gruppe unterscheidet, ist die Bildung von Zygosporen<sup>1)</sup>. Das amöboide Wesen des vorsporangialen Zustandes hat sie mit den von Fischer eingehend untersuchten *Olpidiopsis*-artigen Chytridien gemein, während sie durch Bildung der Dauersporen etc. mehr zu den eigentlichen Chytridien hinneigt. Ein Versuch, sie zwischen

---

1) Das *Tetrachytrium Sorokinii* scheint nach Allem ein so zweifelhafter Gegenstand zu sein, dass man gut thun wird, seine Bestätigung abzuwarten und es so lange unberücksichtigt zu lassen. Bot. Zeitg. 1874.

ihnen einzureihen, wird weiter unten gemacht werden. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass ausser der Form, welche in *Lemna minor* und *polyrhiza* parasitirt, mir keine andere mit Sicherheit bekannt geworden ist. In faulenden Rhizomstücken von *Scirpus lacustris* glaube ich ähnliche amöboide Körper gesehen zu haben, kann jedoch nichts bestimmtes darüber aussagen.

*Reessia*: Vegetationskörper amöboid in Lemnazellen lebend, Reproduction durch Zoosporangien mit langem ins Wasser ragenden Hals und paarweise copulirenden eincelligen Zoosporen, die Dauersporen erzeugen. Letztere bilden keimend Zygosporen die einzeln eindringen und die Vegetationskörper anlegen. Neben den genannten Zoosporangien auch geschlechtlich nicht differenzirte, deren Zoosporen von neuem diese Reproductionsorgane erzeugen. — *Reessia amoeboides*: in *Lemna* lebend.

### **Chytridium.**

Die Braunsche Gattung *Chytridium* umfasst eine grosse Anzahl äusserlich sehr verschiedener Formen. Braun<sup>1)</sup> hat sie nach der Entleerung der Zoosporangien, sowie nach der Lagerung der letzteren in 4 Untergattungen zu zerlegen gesucht, die, wenn sie überhaupt Zusammengehöriges darstellen, sehr wohl als Gattungen betrachtet werden dürfen. Scheidet man die Arten aus, welche nach späteren Beobachtungen anderen Formenkreisen angehören, so bleibt als gemeinsamer Character die Bildung von einfachen Zoosporangien mit oder ohne kurze Mycelanhänge, sowie die Bildung von Dauersporen mit doppelter Membran. Von der früher beschriebenen *Reessia* trennt sie das Fehlen irgend eines amöboiden, membranlosen Stadiums, sowie noch einige andere geringfügige Unterschiede, die weiter unten erwähnt werden sollen. Einen klaren Ueberblick über das Wesen der Gattung jedoch hat man bisher nicht gewinnen können, da eine vollständige Entwicklungsgeschichte auch nur einer Form nirgends gegeben war. Das Schicksal der Zoosporen der Fructificationsorgane bei der Bildung der Dauersporen, sowie auch die Keimungsgeschichte der letzteren ist bisher nicht genügend aufgeklärt worden, daher auch eine feste systematische Stellung für die Gattung nicht bestimmt werden konnte.

Der erste von Braun aufgestellte Typus *Euchytridium* ist

1) Abhandl. d. Berl. Akadem. 1855 (1856) p. 74 ff.

ausgezeichnet durch äusserlich auf den Nährpflanzen (Chlorophyllalgen) aufsitzende Zoosporangien mit ins Innere des Wirthes dringenden Mycelanhängen, sowie durch die vermittelt eines aufspringenden Deckels bewirkte Entleerung der Schwärmosporen. Es gehört hierher namentlich das bekannte Chytridium Olla. Leider habe ich Repräsentanten dieser Section nicht eingehend genug untersuchen können. Ebenso wenig stand ein genügendes Material zu Gebote von den zwei anderen Untergattungen Phlyctidium und Sphaerostylidium mit ungedeckelten, äusserlich ansitzenden und sich durch eine kurze Röhre resp. längeren Schlauch entleerenden Zoosporangien. Die von mir untersuchten Formen gehören der Abtheilung Olpidium an. Ihre Zoosporangien sitzen im Innern der Nährzellen und entleeren sich durch einen längeren, nach aussen vordringenden Schlauch. Ob die soeben kurz angedeuteten Differenzen genügen, das Genus in mehrere zu zerlegen, bleibe dahingestellt, für unsere Zwecke ist es ausreichend, auf die unzweifelhafte nahe Verwandtschaft aller Formen unter sich hinzuweisen.

Unter den vielen oben erwähnten Parasiten, die sich in den abgestorbenen und absterbenden Wasserlinsen befinden, trat der eine, von mir Chytridium Lemnae genannte besonders häufig auf. Ein ihm völlig gleichender fand sich nicht selten in einer unbestimmten Spirogyra, vielleicht identisch mit dem Chytridium entophytum Brauns. Beide stimmen so sehr mit einander überein, dass ich in der folgenden Darstellung ihrer Entwicklungsgeschichte sie nicht trennen werde. Die einzigen Unterschiede, die sich vorfinden, resultiren aus der Beschaffenheit der Organisation der Wirthes.

Ueberwinterte Dauersporen keimten ziemlich leicht. Wie alle Chytridiaceendauersporen besitzen sie eine doppelte Membran, eine äussere dünnere, cuticularisirte und eine innere, hellglänzende und in Säuren stark aufquellende. Der Inhalt (Fig. 8 u. 9) ist ein ganz fein granulirtes, homogenes Plasma in dem ein oder zwei oelartige, grosse Kugeln, gleich den bei Recessia beschriebenen eingelagert sind. Häufig findet sich hier an der Peripherie des Inhalts eine hellere durchscheinende Stelle, über die jedoch entwicklungsgeschichtlich nichts ausgesagt werden kann. Das Endospor glaube ich durch Chlorzinkjod hin und wieder leicht bläulich gefärbt gesehen zu haben. Die Keimung geht im Allgemeinen wie bei Recessia vor sich, nur wird

hier das aufquellende Endospor nicht ins Freie gestossen, sondern bleibt stets von der zerrissenen, äusseren Membran umhüllt. Das Protoplasma wird vollkommen gleichförmig und zerfällt simultan in eine grosse Menge von Zoosporen. Durch eine aufgelöste Stelle im Endospor (genau konnte ich die Art der Entleerung nicht verfolgen) gelangen die Schwärmzellen in das umgebende Wasser. Es sind typische Chytridiumzoosporen. Um ein drittel kleiner als die der *Reessia*, sind sie im übrigen gleich gebaut. In der Mitte, häufig auch excentrisch liegt der hellglänzende Kern im sonst farblosen Plasma; am vorderen Pole, d. h. dem bei der Bewegung nach vorn gekehrten, sitzt die Cilie, doppelt bis dreifach den Durchmesser des Zellkörpers an Länge übertreffend. Die Bewegung ist eine sehr lebhafte und dauert oft sehr lange. Sobald eine Verlangsamung eintritt, nähern sich die Sporen einer Nährpflanze und setzen sich bald darauf, sich mit einer dünnen Membran umgebend, an derselben fest. Es beginnt jetzt das Eindringen des Parasiten, das auch hier in der allbekannten Weise erfolgt; der durch die Membran der Nährzelle getriebene Fortsatz ist beträchtlich breit und gestattet eine genaue Verfolgung des Ueberströmens des Inhalts. Auch hier wird der vorher völlig farblose und homogene Inhalt der Schwärmspore plötzlich feinkörnig; der Kern bleibt jedoch unverändert sichtbar, und sein Uebertreten in die Nährzelle ist ohne Mühe zu beobachten. In der Sporenmembran bleibt gleichfalls ein heller durch Jod sich färbender Inhalt zurück, im übrigen wird sie sehr bald unscheinbar und verschwindet. Bei dem *Chytr. entophytum* (?) erhält sie sich etwas länger. Die eingedrungene Masse rundet sich bald zu einer Kugel ab, umgibt sich mit einer Membran und beginnt ziemlich schnell zu wachsen. In dem Protoplasma dieser jungen Zellen zeigen sich lebhafte Strömungen, der deutlich sichtbare Kern verändert dabei fortwährend seine Lage. Ist die Grössenzunahme der Zelle beendet, was sehr schnell geschieht (2—3 Tage), so beginnt die Bildung des Halses, eines langen schmalen in das Wasser hinausragenden Kanales; seinem Durchdringen durch dickere Parenchymschichten von *Lemna* habe ich hier keine weitere Beachtung geschenkt, kann daher über die etwaige Aehnlichkeit mit den Vorgängen bei *Reessia* nichts aussagen. Sobald die Längsstreckung des Halses ihr Ende erreicht hat, beginnen die Vorbereitungen zur Zoosporenbildung in Gestalt sehr complicirter

Vorgänge<sup>1)</sup>. Den Anfang macht die Auflösung des Kernes oder kernähnlichen Körpers; das ganze Plasma nimmt eine sehr gleichmässige, feinkörnige Structur an und zeigt sehr lebhaft Strömungen und Verschiebungen. Mit dem Aufhören der letzteren sieht man plötzlich die ganze Masse durch äusserst zarte Linien gefeldert, die sich bei starker Vergrösserung in Körnchen auflösen. Ohne dass die von Büs gen<sup>1)</sup> beschriebene Bildung von hyaliner Substanz aus diesen Körnerplatten zu Stande kommt, verschwindet eben so plötzlich wie sie erschienen die Sonderung und das Plasma sieht ebenso gleichförmig aus wie vorher. Nach kurzer Pause erscheint sie dann zum zweiten Male und zwar macht es den Eindruck, als ob die Lage der Körnerplatten dieselbe geblieben sei. In diesem Stadium verharret dann das Zoosporangium ziemlich lange bis ein abermaliges Verschwinden der Differenzirung das Erscheinen der kleinen von Büs gen beschriebenen Vacuolen einleitet. Sie liegen unregelmässig vertheilt und befinden sich förmlich in einer hüpfenden Bewegung, was von dem fortwährenden Verschwinden und Auftreten neuer herrühren mag. Eine Bildung von hyaliner Substanz habe ich nicht wahrnehmen können, wenngleich im Verlauf des ganzen Processes das Protoplasma allmählich heller und feinkörniger wird. Das Vacuolenstadium ist von sehr kurzer Dauer und deshalb leicht zu übersehen, zumal bei der ungünstigen, künstlichen Beleuchtung (die Bildung und Entleerung der Zoosporen findet fast stets mitten in der Nacht statt). Es macht einem abermaligen Homogenwerden Platz, dem dann schnell die endgültige Zerfällung des Inhalts folgt. Platten von feiner körniger Substanz zeigen sich; die Differenzirung derselben in die Grenzschichten der Zoosporen habe ich nicht sehen können. Gleichzeitig ist in jeder der letzteren der Kern aufgetreten; in einigen Fällen schien es mir, als ob er schon gleich nach dem Vacuolenstadium vor der Bildung der Körnerplatten vorhanden sei. Die so angelegten Zellen verlieren bald ihr eckiges Aussehen und beginnen sich gegenseitig zu verschieben. Es wird die Bewegung schneller und schneller, so dass bald nicht mehr die Umrisse der einzelnen, sondern nur ihre Kerne noch zu unterscheiden sind. Einige

1) siehe Büs gen, die Entwicklung der Phycomcetesporangien p. 10. 11.

Stadien aus dieser ganzen Entwicklungsfolge sind von einem Rhizidium, bei dem die Sache in derselben Weise verläuft, in den Fig. 11—14 dargestellt.

Die Zoosporen drängen nach dem Hals hin, dessen Inhalt hyalin geworden und nicht verändert ist. Seine Spitze hat sich gelockert und ist verquollen und nach einiger Zeit ganz aufgelöst, worauf dann die Zoosporen plötzlich ihren Behälter verlassen. An der Mündung bleiben sie meist noch eine Weile zusammengeballt liegen, wahrscheinlich durch den schleimigen Inhalt des Halses mit einander verklebt. Bald aber schießen sie nach allen Richtungen davon. Nur selten bleibt eine Anzahl in der Höhlung des Zoosporangiums zurück (Fig. 7).

Ihre Gestalt und Structur stimmt völlig mit den aus den Dauerzellen entstandenen überein. Sie sind äusserst zart und besitzen das Vermögen ihre Gestalt in gewissen Grenzen zu verändern in hohem Grade. Vielleicht habe ich bei anderen Formen nicht so scharf darauf geachtet, jedenfalls ist es hier besonders in die Augen fallend. Wie bei den Dauersporenschwärmzellen währt auch hier die Bewegung ziemlich lange, die Cilie ist dabei stets nach vorne gerichtet. Sie kommen endlich einzeln zur Ruhe und setzen sich wieder an ihren Nährpflanzen fest. Im gewöhnlichen Falle, und das gilt fast für die ganze Sommerzeit, dringen sie, wie beschrieben, in dieselbe ein und erzeugen neue Zoosporangien, viele Generationen hinter einander. Im Beginn des Herbstes dagegen, wahrscheinlich also bei Abnahme der Temperatur, leiten sie einen durchaus anderen Vorgang ein; sie bilden die Dauersporen, von deren Keimung wir ausgegangen sind. Zu diesem Behufe dringen sie ebenfalls einzeln in die Nährzellen ein. Ein gewisser Unterschied zeigt sich dabei, wie in allen damit zusammenhängenden Vorgängen, in sofern, als der ganze Process sehr langsam verläuft. Bis der Inhalt übergeströmt ist, vergeht ein halber oder auch ein ganzer Tag. Die eingedrungene Schwärmzelle vergrössert sich ebenfalls sehr langsam, nimmt eine kugelige Gestalt an und umgibt sich mit einer, von vornherein ziemlich festen Haut. Was aus dem mitübergetretenen Kern wird, kann ich nicht sagen, er verschwindet sehr bald. Dagegen treten ziemlich früh oclartige Tropfen auf, die mit der zunehmenden Reife der Spore sich vergrössern, meistens 1 oder 2. Das Plasma bleibt im übrigen völlig homogen. Durch Differenzirung



der Membran in die oben schon näher bezeichneten zwei Schichten wird die Reife der Dauerspore angedeutet, die mit der hellgelblichen Färbung des Exospors völlig erreicht ist. —

Wir sind so von der Spore ausgehend zu ihr zurückgekehrt, haben also den ganzen Entwicklungsgang unserer Pflanze durchlaufen. Beide, sowohl das Chytridium Lemnae als das Chytridium entophytum verhalten sich in allen Punkten gleich; auch ein drittes, das in Cladophoren massenhaft auftritt und sich von den beschriebenen nur durch einen ganz kurzen Mycelanhang unterscheidet, scheint sich genau so zu entwickeln; indessen habe ich nicht alle Details verfolgen können. Es ist durch diese Untersuchung somit die bisher in unserer Kenntniss bestandene Lücke ausgefüllt, namentlich die Frage nach der Dauersporenbildung hat ihre endgültige Erledigung gefunden. Es würde sich nur noch darum handeln, ob die beschriebenen Erscheinungen auch bei allen anderen Chytridien in derselben Weise auftreten oder ob hier wesentliche Verschiedenheiten obwalten. A priori lässt sich das natürlich nicht entscheiden, die Wahrscheinlichkeit spricht aber für die erstere Annahme. Die Art und Weise der Sporenentleerung ist allerdings eine sehr verschiedene, ist aber sehr leicht mit der Lebensweise in Zusammenhang zu bringen, also eine rein biologische Erscheinung. Systematischen Werth hat sie jedenfalls nur in beschränktem Masse. Was dann das Vorhandensein oder Fehlen jener schwachen Mycelandeutungen betrifft, so gilt für sie theilweise ebenfalls das eben Gesagte, andererseits ist es eine rein nebensächliche, Erscheinung. Es bliebe also nur noch die Betrachtung der Dauersporen. Morphologisch gleichen sie sich alle, wie ein Ei dem andern, es sind so gleichförmige, charakteristische Gebilde, dass ihr blosses Aussehen eine Verschiedenheit unter sich ausschliesst. Ueber ihre Entwicklung aber und ihre Keimung wissen wir, ausser bei den soeben beschriebenen Formen, so gut wie nichts während die gleichen Gebilde bei anderen Formen (Rhizidium) mit unseren Beobachtungen übereinstimmend sich verhalten. Nach Allem darf daher ein Analogieschluss nicht abgewiesen und die Entwicklung, wie sie soeben beschrieben wurde, als die für das Genus Chytridium typische angesehen werden.

Wegen der hohen morphologischen Differenzirung wäre hauptsächlich die genaue Kenntniss der Arten aus der Section Euchytridium von Interesse, während bei allen anderen Formen

die Unterschiede von den unsern weit geringer und unwichtiger sind. Hoffentlich wird die Lücke bald ausgefüllt werden.

**Chytridium:** Zoosporangien verschieden geformt und sich verschieden öffnend, Zoosporen nicht copulirend, im Sommer wieder Zoosporangien, gegen den Herbst zu Dauersporen erzeugend. Letztere beim Keimen wieder nicht copulirende Zoosporen bildend.

### **Rhizidium.**

**Braun**, der diese Gattung zuerst unterschieden und benannt hat, gibt von ihr folgende Beschreibung <sup>1)</sup>: „Die Gattung *Rhizidium* unterscheidet sich von *Chytridium* durch eine verlängerte, in viele Zweige mit äusserst feinen Enden sich theilende Wurzel und durch die Bildung einer zweiten, zur Fructification bestimmten Zelle, welche aus dem blasenartig erweiterten oberen Ende der vegetativen Zelle durch seitliche Aussackung hervorst wächst. Die Fructification ist von zweifacher, auf verschiedene Individuen vertheilter Art; entweder nemlich bilden sich in der seitlichen und zur besonderen Zelle sich abschliessenden, länglichen Aussackung Zoogonidien, welche ganz die Beschaffenheit derer von *Chytridium* besitzen, oder diese Aussackung nimmt eine kugelförmige Gestalt an und wird zu einer einzigen, sich allmählich braun färbenden, mit dicker und höckeriger oder fast stachliger Haut und grossem Kern versehenen runden Spore.“ Als einzige ihm bekannte Art beschreibt er *Rh. mycophilum* in der Gallerte von *Chaetophora elegans* lebend. **Nowakowski** <sup>2)</sup> hat sodann **Braun's** Beobachtungen in vielen Punkten erweitert und namentlich die Keimung der Dauersporen beschrieben. Die Entstehung derselben hat er meines Wissens nicht beschrieben, wenigstens ist mir keine spätere Mittheilung bekannt geworden. Ueber das **Schenk'sche** *Rhizidium intestinum* <sup>3)</sup> kenne ich ebenfalls keine näheren Angaben.

Es ist aus dem Gesagten ersichtlich, dass in unserer Kenntniss von der Entwicklungsgeschichte dieses Organismus noch erhebliche Lücken sich befinden; ich hoffe im Folgenden dieselben ausfüllen zu können. Zwar weichen die von mir zu beschreibenden Formen in erheblichen Punkten von dem **Braun-**

1) Monatsber. d. Berl. Akad. 1856 p. 591.

2) **Cohn**, Beiträge zur Biologie II. p. 87 ff.

3) **Schenk**, contractile Zellen 1858.

sehen Typus der Gattung ab, und es könnte mit Recht gefragt werden, ob nicht ein neuer Formenkreis vorläge. Indessen ergeben sich namentlich in Beziehung auf die Gliederung in Mycel und Fructificationszelle so überzeugende Uebereinstimmungen, dass ich sie vorläufig noch hier belasse. Nahe Verwandtschaft ist jedenfalls nicht zu leugnen. Wenn sich gleichzeitig Hinneigung zur Gattung *Cladochytrium* zeigt, so ist dies um so mehr ein Zeichen von der Zusammengehörigkeit der ganzen Gruppe.

Ich fand meine Arten in *Vaucheria sessilis* und einer grossen einspirigen *Spirogyra*. Sie zeigten zwar im Einzelnen manche Verschiedenheiten, stimmten jedoch in allem Wesentlichen völlig überein, und da es mir hier nicht auf Speciesbeschreibung ankommt, mögen sie gemeinsam behandelt werden. Mit ihrem reich verzweigten Myceliumnetz durchspinnen sie den ganzen Innenraum der Nährzellen auf das dichteste. Mycelium wie Zoosporangien und Dauersporen liegen stets im Innern der Zellen.

Die Keimung der Dauersporen, die ich allerdings nur bei *Rhizidium Vaucheriae* beobachten konnte, ist von der von *Nowakowski* beschriebenen sehr verschieden. Nach ihm tritt bei *Rh. mycophilum* durch eine feine Oeffnung des Exospor eine kleine, äusserst dünnwandige Blase hervor, in die allmählich unter völligem Homogenwerden der ganze Inhalt der Dauerspore übertritt. Dabei nimmt sie an Grösse zu und ändert ihre Gestalt in der mannigfaltigsten Weise. Es entstehen in ihr plötzlich die Schwärmsporen, ohne besondere vorbereitende Processe. In unserem Falle sind die Dauersporen einfache, nackte, wenn auch sehr dickwandige Zellen (Fig. 21). Das Exospor ist ziemlich stark braun gefärbt, das Endospor, wie in den schon oben beschriebenen Fällen, glänzend und stark quellbar. Als Inhalt ist ein feinkörniges Protoplasma wahrzunehmen, häufig mit Vacuolen durchsetzt, in dem mehrere sehr grosse, oelartige Körper eingelagert sind. Die Keimung habe ich nur im Frühjahr beobachtet. Sie beginnt mit einer starken Wasseraufnahme und völligem Homogenwerden des Inhalts, die oelartigen Körper nehmen bedeutend an Grösse ab. Durch die starke Quellung des Endospor das sich übrigens mit Chlorzinkjod nicht färbt, wird sodann die äussere Haut gesprengt und als grosse, dünnwandige Blase tritt der ganze Inhalt heraus. In dem Protoplasma ist von besonders geformten Körpern jetzt nichts mehr

wahrzunehmen, es ist eine völlig gleichartige Masse geworden, in der lebhaft Strömungen wahrzunehmen sind. Sobald die letzteren aufhören, zeigt es sich plötzlich von einer Menge glänzender Körperchen (Kerne) durchsetzt, um die sich eben so schnell die Zoosporen absondern. Von dem Stillstand der Strömungen bis zur Bewegung der Zoosporen vergehen oft kaum zwei Stunden, während der ganze Keimungsprozess oft sehr lange Zeit in Anspruch nimmt (Fig. 22).

Die Zoosporen (Fig. 23) sind um etwas grösser, als die von Chytridium beschriebenen, im übrigen aber von ihnen nicht zu unterscheiden. Ueber die Art und Weise des Schwärmens, wie auch über das Eindringen in die Nährpflanze ist ebenfalls nichts besonderes auszusagen. Nur das eine sei bemerkt, dass Rhizidium Spirogyrae dabei nicht auf eine besondere Form des Wirthes angewiesen ist, sondern in beliebige Spirogyraarten eindringt. Gleich nach der Infection jedoch beginnen die Besonderheiten der Gattung sich zu zeigen (Fig. 16). Der Parasit rundet sich nicht, wie gewöhnlich zu einer Kugel ab, sondern beginnt sich zu strecken und zwar so, dass sehr bald eine birn- oder rettigförmige Gestalt zum Vorschein kommt. Am oberen Theil ist er kugelig angeschwollen und verläuft allmählich in einen längeren Schwanz, der sehr häufig schon in frühen Stadien anfängt sich zu verzweigen. Meistens jedoch noch vor der ersten Astbildung beginnt ein anderer Vorgang, der in den beiden mittleren Skizzen der unteren Reihe der Fig. 16 angedeutet ist. Der obere Theil des birnförmigen Kopfes erweitert sich kugelig und überholt die unteren Partien des ganzen Gebildes bedeutend an Wachsthum, so dass er bald als dessen Haupttheil in die Augen tritt. Und in der That werden auch die unteren Partien so gleichförmig in ihren Dimensionen, dass man von dem ursprünglichen Sachverhalt bald nichts mehr wahrnimmt. Als Beispiel eines solchen Stadiums sei auf die erste Zeichnung der unteren Reihe jener Figur hingewiesen. Sehr früh treten in dem oberen kugeligen Theile, der wohl auch durch eine Querwand abgeschlossen wird, oelartige grosse Tropfen auf inmitten eines feinkörnigen, von Vacuolen durchsetzten Protoplasmas. Bevor sich jedoch das junge Zoosporangium stärker zu vergrössern anfängt, ist die Verzweigung des schwanzförmigen Endes der jungen Pflanze eine schon beträchtliche geworden. Sie ist im Allgemeinen eine unregelmässig dichotomische, wobei die letzten

Enden so fein werden, dass sie kaum noch zu erkennen sind, viel weniger einen doppelten Contour wahrnehmen lassen. Die ältesten und dicksten Enden des Myceliums sind innerlich noch sehr dünn, nur wenige Mikromillimeter breit. Ihre Membran ist äusserst zart und nur auf Zusatz von Reagentien sichtbar. Cellulosereaction zeigt sie nicht. Ueber den Inhalt der Mycelfäden ist wenig auszusagen, er ist homogen, nicht körnig und zeigt nur hie und da kleine Ansammlungen einer stark lichtbrechenden Masse (Fig. 20), die sich dann wie Scheidewände ausnehmen. Bei reifen Pflanzen ist die Verästelung eine überaus reiche, das ganze Innere der Nährzelle ausfüllend. Dabei beobachtet man sehr leicht (namentlich bei dem Rh. Spirogyrae), dass die feinsten Verästelungen stets dem wandständigen Protoplasma der Wirthszelle zustreben oder ihm eingebettet sind. In einigen Fällen habe ich auch gesehen (Rh. Vaucheriae), dass mehrere neben einander lebende Pflänzchen mit ihren Mycelien anastomosirten.

Die jungen Zoosporangien wachsen indessen zu mässig grossen Kugeln heran. Die zuerst in ihrem Inhalt auftretenden Tropfen verschwinden wieder und derselbe wird gleichmässig körnig, während seitlich an der der Membran der Nährzelle nächst gelegenen Stelle ein kurzer, selten ein etwas längerer (Fig. 17) Schnabel hervorwächst (Fig. 12, 13, 14), der die Membran durchbohrt und ins Freie dringt. Von der Zoosporontwicklung ist gelegentlich der Darstellung von Chytridium schon das nöthige gesagt worden; auch hier dieselben complicirten Sonderungen und Verschiebungen bis zur Bildung der fertigen Schwärmzellen. Ihre Zahl im einzelnen Sporangium ist nicht sehr gross, wie schon die Figuren andeuten, ein grosser Theil des Inhalts bleibt in der leeren Membran als körnige, sich mit Jod stark gelb färbende Masse zurück.

An Grösse und Gestalt gleichen die Zoosporen völlig den aus den Dauersporen entleerten, auch ihre Bewegungsdauer und ihr Eindringen unterscheidet sich leicht von den analogen Vorgängen. Sie bilden viele Generationen hinter einander gleiche Zoosporangien bis endlich zum Herbst hin die Bildung der Dauersporen eintritt. Die Masse der eingedrungenen Spore diffenzirt sich genau so, wie das von den Schwärmzellenbehältern beschrieben worden, in eine konisch gestreckte Form, deren oberer Theil bald nach der Bildung kugelig anzuschwellen be-

ginnt. Ein Unterschied stellt sich bald heraus: die überaus reichere und kräftigere Entwicklung der Mycelpartie (vergl. Fig. 12—14 mit 18, 19, 20). Auch in den jungen Dauersporen finden sich sehr grosse oelartige Kugeln, die jedoch nicht, wie bei den Zoosporangien wieder verschwinden, sondern in die reife Zelle übergehen. Auffallend ist die äusserst grosse Vacuole (Fig. 19, 20), die in vielen Fällen den grösseren Theil des Rauminhalts der Zelle ausmacht. Das Plasma ist homogen feinkörnig.

Bis zur völligen Reife treten weiter keine bemerkenswerthen Erscheinungen auf; die Zelle umgibt sich zuletzt mit der schon näher characterisirten Membran, das Mycel stirbt ab und als runde, anhangslose Kugel überwintert die Dauerspore.

Ehe ich die Darstellung schliesse, muss ich noch eine Erscheinung besprechen, die ein bemerkenswerthes Licht auf die verwandtschaftlichen Beziehungen unserer Pilze wirft. Die dargestellten Vorgänge stellen die Regel dar; fast eben so häufig treten dagegen an den Mycelfäden noch secundäre Bildungen auf. An beliebigen Stellen derselben, sehr häufig auch an irgend einem Ende können sich Zoosporangien und Dauersporen bilden. Ein intercalares Stück schwillt an (Querwände habe ich nicht gesehen, sie müssen aber vorhanden sein) oder ein Fadenende und nimmt die Gestalt einer kugeligen Zelle an. Je nach dem einzelnen Fall bildet sie sich zu einem Zoosporangium oder zu einer Dauerzelle um, in keiner Beziehung von den primären verschieden. Vielleicht folgt es aus der Zartheit des Mycels, dass die Bildungsorte für solche Zellen fast immer an ziemlich weit von dem Hauptorgan entfernten Stellen entstehen (ich glaubte daher zuerst an ein Anastomosiren verschiedener Pflänzchen, wie es ja auch vorkommt, bis mich die continuirliche Beobachtung vom Gegentheil überzeugte), indessen habe ich auch öfters mehrere ziemlich dicht bei einander sitzen sehen (Fig. 18, 11).

Diese Eigenthümlichkeit drückt der Pflanze ein ganz fremdartiges Gepräge auf, es ist kein Rhizidium mehr, sondern eine Art von Cladochytrium. Ich werde dies Verhältniss bald weiter verfolgen. Blickt man auf Chytridium zurück, so ist zu dessen Eigenthümlichkeiten eigentlich nur das Mycel mit der andersartigen Anlage der Fruchtkörper gekommen. Es ist Rhizidium mit Chytridium aufs innigste verwandt.

Rhizidium: Zoosporangien und Dauersporen durch Ab-

scheiden von einer stark entwickelten, vielverzweigten Zelle (Mycel) gebildet, Zoosporen nicht copulirend; häufig intercalare und terminale Bildung von secundären Zoosporangien und Dauersporen.

---

Ehe ich zur Beschreibung eines neuen, nirgends ohne Zwang einzureihenden Organismus übergehe, will ich versuchen, die dargestellten Vorgänge unter sich und mit dem sonst von den verwandten Formen Bekannten zu vergleichen.

Als nicht direct zugehörig, mag hier eine Bemerkung angefügt werden, die nur den Zweck hat auf eine bisher nicht beachtete Erscheinung hinzuweisen und zu deren Verwerthung aufzufordern. Wie aus unserer Darstellung hervorgeht, ist überall die Bildung der Zoosporen einerseits in den Zoosporangien und andererseits in den Dauersporen eine durchaus verschiedene. Während nämlich in den ersteren sehr complicirte und oft langwierige Processe in dem Protoplasma sich abspielten, bevor die endgültige Theilung zu Stande kam, verläuft dieser Vorgang in den Dauersporen so glatt und so schnell, dass man ihn als simultan bezeichnen könnte. Wahrscheinlich wird sich dieser Unterschied auch noch für andere Formen nachweisen lassen und dürfte dann geeignet sein, um daran Betrachtungen über den Werth und die Wesentlichkeit jener Vorgänge bei der Zelltheilung anzuknüpfen.

### Systematisches über die Chytridiaceen.

Wie schon im Eingang meiner Arbeit bemerkt worden ist, lagen bisher nur wenige vollständige, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Chytridiaceenformen vor, Untersuchungen, die später einzeln genannt werden sollen. Für alle anderen besitzen wir nur bruchstückweise Kenntnisse, bei vielen sind uns gerade die wichtigsten Abschnitte unbekannt. Man wird deshalb nicht umhin können bei einer vergleichenden Betrachtung aller dieser Formen, bei dem Versuch sie systematisch zu gruppiren manches Hypothetische mit einfließen zu lassen und nach analogen Verhältnissen zu supponiren. Es ist bei einem solchen Verfahren sehr schwer den richtigen Weg zu finden ohne einen festen Ausgangspunkt, und dieser Auhalt war bisher nicht vorhanden. Ich will versuchen denselben aus meinen Beobachtungen abzuleiten.

Schon bei der Darstellung derselben habe ich mehrere Male auf Analogien im Entwicklungsgang der drei geschilderten Gattungen hingewiesen. Blicken wir zunächst auf *Reessia*, so haben wir in dem amoeboiden, hautlosen Stadium der Zoosporangienbildung offenbar die niedrigste Form der Erscheinung eines höher organisirten Organismus. Bei allen anderen Arten war die Bekleidung mit einer Membran zu jeder Zeit der individuellen Entwicklungsgeschichte vorhanden. Dass bei *Reessia* an eine Rückbildung nicht zu denken ist, folgt aus dem Vergleich mit *Chytridium*, mit dem sie so viele offenbare verwandtschaftliche Beziehungen hat. Sie unterscheidet sich von ihm im Wesentlichen nur durch jenen amoeboiden Zustand und durch die Copulation der aus den Schwärmsporenbältern stammenden Zoosporen, die bei *Chytridium* fehlt. Es scheint aber undenkbar, dass bei einer eventuellen Rückbildung aus letzterem die physiologisch so hoch stehende, geschlechtliche Function erworben sei, um so unwahrscheinlicher als die phylogenetische Distanz beider Gattungen offenbar keine grosse ist. Wie es auch von vornherein einleuchtend ist, werden wir also als das erste Glied einer verwandtschaftlichen Reihe *Reessia* bezeichnen müssen. Der Schritt zu *Chytridium* ist kein so grosser, als es zuerst erscheinen mag. In dem Fehlen des amöboiden Zustandes ist jedenfalls keine Schwierigkeit der Ueberleitung gegeben, wichtiger aber ist der Ausfall der Copulation der Zoosporen. Abgesehen von analogen Fällen in dem Pilzgebiet, bietet *Reessia* selbst die erste Handhabe. Auch sie ist nicht mehr im Vollbesitz der Sexualität. Bei ihr erzeugen die Zoosporangien im Allgemeinen ungeschlechtliche Zoosporen, nur zur Bildung des Dauerzustandes treten sie copulirend zusammen. Da man nun aber die alte Neigung Zoosporangien und Dauersporen als verschiedenwerthige Generationen zu betrachten als eine künstliche fallen lassen muss, also beide Gebilde als völlig homolog angesehen werden<sup>1)</sup>, so ist die berechtigte Folgerung die, dass bei *Reessia* ursprünglich alle Zoosporen copuliren mussten. In der That ist jedoch in ihrem jetzigen Zustand die Ausübung dieser Thätigkeit eine sehr beschränkte, also reducirte, sie ist die Einleitung der Geschlechtslosigkeit, welche bei *Chytridium* eingetreten ist. Ein Apogamwerden darf uns hier um so weniger

---

1) Fischer l. c.



wundern, als dasselbe bei viel höher organisirten Pflanzen eine vielfach nachgewiesene Erscheinung ist. Wir dürfen also mit grosser Wahrscheinlichkeit als zweites Glied in der phylogenetischen Reihe Chytridium annehmen.

Von ihm zu der dritten Gattung Rhizidium ist der Sprung nicht gross, namentlich zu dem Typus der Gattung, dem Rhizidium mycophilum. Schon bei Chytridium fanden wir hin und wieder ein kurzes Mycel, meist als Haustorium für die ausserhalb der Nährzelle gelegenen Fructificationskörper auftretend. Seine Umwandlung in das hoch entwickelte Netz von Rhizidium und die damit zusammenhängenden Erscheinungen bei der Fruchtbildung sind ganz natürliche, ungezwungen sich anschliessende Fortbildungen. Beide Gattungen sind eng mit einander verknüpft.

Wir haben so eine Reihe, durch drei Stationen bezeichnet, die mit morphologisch niedrig organisirten, aber noch sexuell thätigen Formen beginnt und mit morphologisch hoch ausgebildeten, ungeschlechtlichen endigt. Sehen wir nun, ob und wie andere bekannte Formen sich an sie anschliessen lassen.

Ich nenne zunächst die von Nowakowski aufgestellte Gattung Obelidium<sup>1)</sup>. Sie ist characterisirt durch ein strahlenartig in einer Ebene ausgebreitetes, dichotomisch verzweigtes Mycel, aus dessen Mitte sich auf einem mehr oder weniger ausgebildeten Träger und von ihm durch eine Wand abgeschlossen ein einzelliges Zoosporangium erhebt. Die Zahl der in demselben erzeugten Zoosporen ist eine geringere als bei anderen Chytridiaceen; sie erzeugen in das Nährsubstrat (Insectenlarven) eindringend neue Mycelien mit Zoosporangien. Dauersporen sind nicht beobachtet, wenigstens nicht beschrieben. Es sind zwar diese Angaben nicht genügend um die systematische Stellung zu characterisiren, indessen dürfte die Gattung sicher als ein eigenthümlich umgebildetes Rhizidium aufzufassen und in seine Nähe zu stellen sein. Es sind die erwähnten Complicationen im Grunde nicht wesentlicher, als die innerhalb der Gattung Chytridium vorkommenden.

Eine andere zuerst von Nowakowski beschriebene Gattung ist Cladochytrium. Ich habe leider selbst trotz vielen Suchens keinen Repräsentanten derselben auffinden können, muss mich daher an des Autors Angaben halten. Es entstehen nach

1) Cohn, Beiträge II p. 86.

ihm die Zoosporangien entweder intercalär aus den Protomyces-ähnlichen Anschwellungen eines in der Nährpflanze wuchernden, einzelligen Myceliums, von welchem sie sich durch Querwände abtrennen, oder terminal am Ende einzelner Mycelfäden. Sie entleeren sich entweder durch das Oeffnen eines sehr verschieden langen Halses, oder sie sind mit Deckel versehen. Dauersporen hat Nowakowski nicht mit Sicherheit nachzuweisen vermocht. Dagegen hat de Bary<sup>1)</sup> andere Cladochytrien untersucht, deren Mycel völlig dem der Nowakowski'schen gleich, an dem aber nur Dauersporen zur Ausbildung kamen. Ich habe schon bei der Besprechung unserer Rhizidiumformen darauf hingewiesen, dass an ihrem Mycel intercalär sowohl Zoosporangien als Dauersporen entstehen und die Analogie dieses Vorganges mit Cladochytrium betont. Es wäre auch wirklich kein schlagenderer Beweis für die Verwandtschaft mit letzterer Gattung beizubringen gewesen, ja es wird für dieselbe dadurch auf bisher nur vermuthete Erscheinungen hingewiesen. Sowohl Nowakowski wie de Bary konnten bei ihren Beobachtungen nur je eine Form von Fructificationsorganen auffinden; wenn ich auch aus anderen Gründen bei den de Bary'schen Arten das Fehlen von Zoosporangien zugebe, so ist doch bei dem Cladochytrium tenue und elegans Now. sicher die Dauersporenbildung bisher nur übersehen, ihre Entdeckung ist bei genauerer Untersuchung sicher zu erwarten.

Während also Obelidium nur eine Differenzirung in einer speciellen Richtung darstellte, haben wir in Cladochytrium dem Verlauf der Reihe ein neues Glied anzufügen, es ist die phylogenetisch höhere Stufe über Rhizidium.

Sehr schwierig dagegen mit der oben aufgestellten Reihe in Zusammenhang zu bringen ist eine dritte Gattung, ebenfalls von Nowakowski aufgestellt und zuerst genauer beschrieben, Polyphagus. Vergegenwärtigen wir uns kurz das Wichtigste aus ihrer Entwicklungsgeschichte. Die Schwärmsporen keimen im Wasser zwischen den Nährorganismen, Euglenen, mit mehreren pseudopodienartigen Keimschläuchen, deren einer in eine Euglene eindringt, sich stielartig verdickt und als Haustorium fungirt. Unterdessen wächst der Körper des Parasiten zu einer kugeligen oder keulenförmigen Gestalt aus, verschiedene Grösse erreichend. „Die Schwärmsporen entstehen in Zoosporan-

---

1) Beiträge z. Morph. u. Phys. II, p. 125 ff.

gien, welche an der Aussenseite des Parasitenkörpers aus seinem gesammten ausgetretenen Protoplasma hervorgehen.“ „In eine bestimmte Epoche des Entwicklungskreises fällt die Erzeugung geschlechtlicher Dauersporen.“ Je zwei Polyphagusindividuen, die Nowakowski als Männchen und Weibchen bezeichnet und die sich meistens durch die Grösse von einander unterscheiden, vereinigen ihren Protoplasmainhalt in der Weise, dass derjenige des Weibchens als dünnwandige (?) Blase („Gonosphaere“) austritt, während durch ein Haustorium derjenige der männlichen Zelle in die weibliche überfliesst. Das Resultat der Copulation ist eine glattwandige Dauerspore. Die stacheligen Dauersporen, die Nowakowski noch ausserdem beschreibt, gehören nach meinen Beobachtungen einer zweiten Polyphagusart an.

Ehe ich auf die systematische Stellung der Gattung eingehe, sei es gestattet einige eigene Beobachtungen anzuführen. Was zunächst die Art und Weise der Copulation betrifft, so gibt es neben den von Nowakowski angeführten Modalitäten, noch eine Menge anderer, die nicht recht mit seiner Auffassung übereinstimmen. Zunächst ist die auffallendste die, dass je zwei Individuen mit ihrem ganzen Körper sich aneinanderlegen und verschmelzen und dann durch Blasenbildung die Dauersporen bilden. Wieder bei anderen Exemplaren legt sich der ganze Körper des Männchens an die Gonosphäre an und lässt sein Plasma überströmen. Sehr häufig aber auch findet man in Bildung begriffene Dauersporen, die vermittelt dünnerer Haustorien mit einer ganzen Menge anderer Individuen zusammenhängen, ohne dass diese ihren Inhalt an sie abgegeben hätten. Das eine allerdings habe ich immer gesehen, dass die sogenannte männliche Zelle bei weitem kleiner, offenbar schlechter ernährt war, als die weibliche. Eine Thatsache, die auf die ganze Copulationstheorie ein besonderes Licht wirft, hat Nowakowski nicht erwähnt, dass nämlich in dichten Lagen fast alle oder doch sehr viele Exemplare durch feine Haustorien mit einander anastomosiren, so dass ein unentwirrbares Netzwerk von feinen und feinsten Fädchen sich hin und herzieht. Zusammgehalten mit der auffallenden Erscheinung, dass die männlichen Individuen in den meisten Fällen Schwächlinge sind, andererseits bei gleich starken das eine mit der ganz jungen Dauerspore anastomosiren kann, ohne seinen Inhalt an sie abzugeben, ist die angeführte Beobachtung der Copulationstheorie durchaus nicht günstig. Dazu kommt

noch eins: in weniger dichten Culturen, wo die einzelnen *Euglena*-wie *Polyphagus*-individuen so weit von einander entfernt liegen, dass eine Berührung zur Unmöglichkeit wird, bilden sich im Verhältniss nicht weniger Dauersporen, als in den dichtesten. Die einzelnen Pflänzchen lassen ihren Inhalt in der beschriebenen Weise austreten, derselbe umgibt sich mit einer Membran und verwandelt sich in eine Dauerspore. Von äusserer Einwirkung durch ein zweites Individuum ist dabei nicht die Rede. Man sieht, dass die Copulation nicht absolut nöthig ist; wahrscheinlich liegt überhaupt kein sexueller Vorgang vor, und jene Vereinigung des Inhalts zweier Pflänzchen ist entweder eine zufällige (bei der dichten Lagerung der Parasiten jedenfalls nicht auffällige) oder ein Mittel, das Material eines für sich nicht existenzfähigen Individuums einem kräftigeren zur Benutzung mitzutheilen.

Ich möchte indessen hiermit die Frage nicht als entschieden ansehen, ich hoffe durch weitere Beobachtungen sie abschliessen zu können. Vorläufig werde ich für *Polyphagus* noch beide Möglichkeiten, sexuelle und asexuelle Erzeugung der Dauersporen als gleichberechtigt annehmen und für seinen Anschluss an andere Formen also eine Alternative stellen. Für den ersteren Fall finden wir bei keiner sonstigen Gattung Beziehungen, die äusserliche Aehnlichkeit mit *Rhizidium* wird durch die Copulations-Sexualität unwichtig und nichtsagend. Wollten wir die Gattung unserem Gedankengange gemäss einfügen, so müsste das nothgedrungen geschehen als eine zweite Ausstrahlung von *Reessia* aus. Phylogenetisch müsste von den Voreltern unserer Arten unabhängig die Sexualität in zweifacher Weise erworben sein, mit anderen Worten von ihnen aus hätten sich zwei Strahlen entwickelt, der eine mit *Reessia* beginnend, der andere über unbekannte Mittelglieder<sup>1)</sup> führend zu *Polyphagus*. Viel wahrscheinlicher ist mir die zweite Möglichkeit; in diesem Falle ist die verwandtschaftliche Beziehung klar gegeben, sie ist bei *Rhizidium* zu suchen, *Polyphagus* unterscheidet sich dann sogar nur höchst unbedeutend von dieser Gattung. Welche von beiden Annahmen die richtige ist, wird die Zukunft lehren.

---

1) Stellt sich der Sachverhalt in der bezeichneten Weise heraus, so dürfte vielleicht eins dieser Mittelglieder das als Anhang zu beschreibende *Pleocystidium* sein, über dessen sonstige Beziehungen vollständiges Dunkel herrscht.

Schon oben wurde gelegentlich bemerkt, wie wenig klar das Wesen der beiden Sorokin'schen Gattungen Zygochytrium und Tetrachytrium sei, jene mit copulirenden Mycelästen, diese mit copulirenden Zoosporen und hochentwickeltem Mycel oder Sporangiumträger. Ich will auch hier nicht näher auf sie eingehen, man muss warten bis nähere Aufklärung über sie gewonnen ist. Zygochytrium zeigt zu keiner unserer Formen Beziehungen, eher würde sich Tetrachytrium, so sonderbar sein Aufbau auch ist, irgendwo im Anfang unserer Hauptreihe anschliessen lassen.

Eine grössere Anzahl ungenau oder nur bruchstückweise beschriebener Formen übergehe ich hier, um nicht zu weitläufig zu werden. Von genau bekannten sind nur noch drei Gattungen übrig, die von Fischer völlig durchuntersuchten *Olpidiopsis*, *Woronina* und *Rozella*. Alle drei haben das gemein, dass ihr Vegetationskörper ein nacktes, in *Saprolegniaschläuchen* lebendes Plasmodium darstellt, aus dem sich in unregelmässiger Folge Sporangien oder Dauersporen entwickeln. Sowohl Sporangien wie Dauersporen werden, wenn man von *Olpidiopsis* über *Woronina* zu *Rozelle* aufsteigt, complicirter, die drei Gattungen stellen eine zusammenhängende, sich höher organisirende Reihe dar, an die die letzte noch nicht erwähnte Chytridiaceen-Gattung, *Synchytrium*, bei *Woronina* sich seitlich anschliessen lässt. Die Details mögen bei Fischer<sup>1)</sup> nachgesehen werden, eigene Beobachtungen fehlen mir gänzlich.

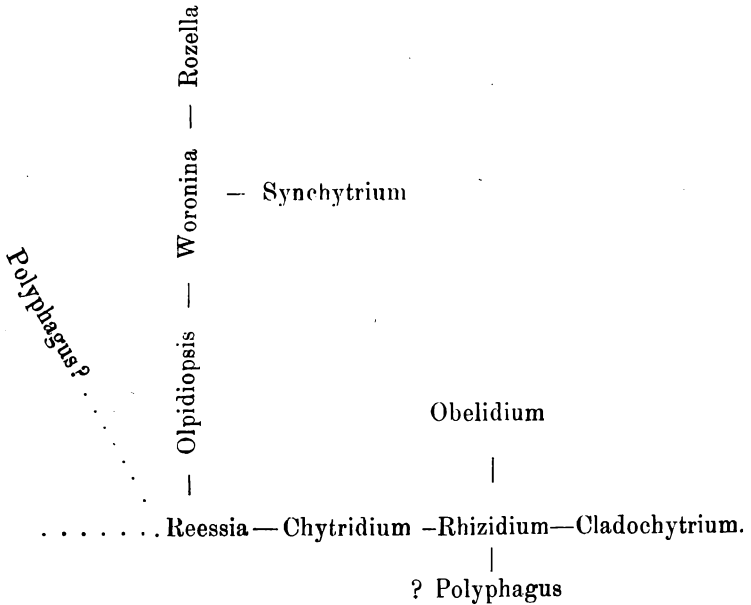
*Olpidiopsis* besitzt also plasmodienartige Vegetationskörper, Zoosporangien mit nicht copulirenden Zoosporen und einfache Dauersporen, die bei der Keimung ebenfalls solche Schwärmzellen erzeugen. Ihre Anknüpfung ist leicht gefunden. Sehen wir bei *Reessia* von der Copulation der Sporen ab, so sind die Unterschiede von *Olpidiopsis* nur unbedeutend. Dass aber die drei genannten Gattungen reducirte Formen sind, die erst secundär wieder eine fortschreitende Entwicklung begonnen haben, leuchtet wie aus allen biologischen Eigenthümlichkeiten, so hauptsächlich aus der Beschaffenheit der Wirthe ein, die zu den niedrigsten uns bekannten Pilzen zu zählen sind. Der Verlust der sexuellen Differenzirung ist deshalb nicht auffallend, *Olpidiopsis* ist eine geschlechtslos gewordene *Reessia*.

Fassen wir jetzt die besprochenen Gattungen in ihren ver-

---

1) Fischer. Untersuchungen über die Parasiten der *Saprolegnien* 1882.

wandtschaftlichen Beziehungen zusammen, so dürfte dem ungefähr folgendes Schema entsprechen.



Mag auch dies Schema der Natur nicht ganz entsprechen, so dürfte damit doch ein Anhalt gegeben sein für fernere Untersuchungen, die hoffentlich ein tadelloseres ergeben werden.

### Beziehungen der Chytridiaceen zu anderen Pilzformen.

De Bary <sup>1)</sup> hat in seinen „Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze“ die Chytridiaceen als eine Seitenlinie der Peronosporeen aufgefasst, indem er von dem Gedanken ausging, dass ihre Dauersporen, wie die der Peronosporeen durch Befruchtung eines Oogoniums durch ein Antheridium zu Stande kämen oder doch früher einmal zu Stande gekommen wären. Und in der That berechtigte auch die Structur dieser Organe, die mit denen der genannten Pilze und der Saprolegnien sehr übereinstimmt, zu dieser Annahme. Die oben dargestellten Untersuchungen jedoch machen dieselbe unmöglich, ein seitlicher Anschluss an die von de Bary aufgestellte Hauptreihe ist durch die von uns näher gekennzeichnete Chytridiaceenstufenfolge abgewiesen.

1) Beiträge IV, p. 107 ff.

Anders verhält es sich dagegen mit den von ihm an sie angeschlossenen Formenkreisen, im Wesentlichen also den Ustilagineen. Ich möchte als niedrigste Gattung dieser Familie *Entyloma* annehmen, wie dies ja auch sonst meistens angenommen wird. Als Mittelstufe zwischen ihm und den Cladochytrien (den an ihrem Mycel nur Dauersporen entwickelnden) möchte de Bary *Protomyces* einschleiben, er trägt dabei nur Bedenken wegen der „Copulation“ der in seinen Dauersporen bei der Keimung sich entwickelnden Körperchen. Es ist aber auch dieser Umstand wirklich der einzige, der zu widersprechen scheint; die reichlichere Gliederung des Mycels bei *Protomyces* gegenüber dem oft einzelligen oder wenig gegliederten einzelner Ustilagineen dürfte nicht in Betracht kommen. Prüfen wir nun diese Copulation genauer, so besteht sie in der H-förmigen Verbindung je zweier Keimkörperchen, ganz ähnlich wie dies bei den sogenannten Sporidien der Ustilagineen statt findet. Offenbar ist die Bedeutung dieses Vorganges in beiden Fällen dieselbe, also entweder ein Geschlechtsact oder ein vegetatives Verschmelzen, wie es bei den Pilzen so häufig ist (ein Beispiel ist schon sogleich in *Polyphagus* gegeben). Denn dass in dem einen Falle die Keimkörperchen im Innern einer Zelle, im anderen an einem aus der homologen Zelle stammenden Träger gebildet werden, ändert die Sachlage nicht, man müsste denn den Gedanken einer Verwandtschaft ganz aufgeben. Bei den Ustilagineen ist nun aber — und darin stimme ich Brefeld völlig bei — die Copulation sicher nur ein vegetativer, die Vermehrung durch Anhäufung von Material sichernder Vorgang und kein Geschlechtsact; bei *Protomyces* nicht anders. Wenn bei ihm die Dauerspore einer *Cladochytrium*dauerspore oder, wie de Bary sie nennt, einem Dauersporangium entspricht, dessen Zoosporen also sicher nicht copuliren, so ist nicht einzusehen, weshalb der im Grunde ganz andersartige Vorgang bei *Protomyces* auf diese Zoosporenbildung bezogen werden soll und nicht viel mehr als phylogenetische Einleitung des bei *Entyloma* auftretenden Keimungsmodus zu betrachten ist. Als Beispiel für solche Copulationen, die nicht geschlechtlicher Natur sind, möchte ich noch auf die hefeartigen Sprosszellen von *Exoascus Alni* hinweisen<sup>1)</sup>, die ebenfalls aus einer Zelle, dem Ascus stammen und mit einander

---

1) Brefeld, Hefepilze p 176.

fusioniren, also auf einen Fall, bei dem doch der sexuelle Act in einen ganz anderen Abschnitt der Entwicklungsgeschichte fallen müsste. Ich fasse daher meine Meinung kurz so zusammen: die Copulation bei *Protomyces* ist nicht sexuell, sondern rein vegetativ, wie bei den Hefesprossungen der *Ustilagineen*.

Dass im Uebrigen *Protomyces* durchaus ein passendes Bindeglied zwischen *Cladochytrium*artigen Formen und *Ustilagineen* darstellt, hat schon de Bary <sup>1)</sup> ausgesprochen und braucht hier nicht wiederholt zu werden; dass er andererseits mit *Entyloma* und dadurch mit den übrigen *Ustilagineen* eng zusammenhängt ist eine längst anerkannte Thatsache. Denn mit seiner Ansicht, dass die „Beziehungen zwischen *Protomyces* und den *Ustilagineen* zum mindesten keine nahen seien“, was „ohne weiteres einleuchten soll“ dürfte Brefeld <sup>2)</sup> wohl gänzlich isolirt stehen.

Dass die *Ustilagineen* das Ende einer Reihe bilden, ist anzunehmen, wenigstens bieten sie nach oben hin so gut wie gar keine Anknüpfungspunkte, mit den Entomophthoreen auch nur dann, wenn man Brefelds Sporangiumtheorie huldigt. Die von *Reessia* ausgehende Reihe ist also mit ihnen geschlossen. Ueber die Beziehungen letztgenannter Gattung nach unten hin vermag ich nichts anzugeben; dass im letzten Grunde chlorophyllhaltige Formen anzunehmen sind, ist klar, jedenfalls aber muss deren Organisation als sehr niedrig angenommen werden.

Es ist jetzt noch die Frage nach dem Zusammenhang mit dem sonstigen Pilzreich zu berücksichtigen. Es lässt sich jedoch hier nur sehr wenig aussagen. Jedenfalls sind die Beziehungen bei den unteren Gliedern unserer Reihe zu suchen, vielleicht, wenn (was ich nicht glaube) *Polyphagus* sich doch als sexuell differenzirte Form herausstellen sollte, bei dieser Gattung: *Polyphagus-Zygomyceten-Saprolegnien* etc. Es sind das jedoch nur Vermuthungen, die nur in sofern Werth haben, als sie vielleicht zu eingehenderen Untersuchungen anregen.

### ***Pleocystidium parasiticum.***

Unter diesem Namen will ich hier anhangsweise einen parasitischen Organismus beschreiben, dessen Entwicklungsgeschichte, obgleich sie noch nicht in allen Punkten klargelegt ist, so merk-

---

1) l. c.

2) l. c.



würdig ist und jeden Vergleich mit anderen bekannten Thatsachen so durchaus abweist, dass ich ihn nirgends einzureihen vermocht habe. Ich fand ihn ebenfalls in der Umgegend von Erlangen in einer grossen Spirogyraform schmarotzend; übrigens ist er hier, wenn auch in anderen Pflanzen lebend, schon von Reinsch beobachtet worden. Er ist in der Literatur nicht unbekannt, wahrscheinlich eben so lange, als die Kenntniss von den Stachelkugeln der Saprolegnien reicht. In seiner Eigenthümlichkeit erkannt wurde er oder jedenfalls sehr nahe verwandte Gebilde von Pringsheim<sup>1)</sup>, der in Saprolegniaschläuchen die Stachelkugeln fand, untermischt mit „anderen Körpern, die eine glatte Hülle besitzen.“ Seine Zeichnung zeigt deutlich eine Stachelkugel im Zusammenhang mit einer kugeligen glatthütigen Zelle. Er ist sogar geneigt, allerdings auf falsche Voraussetzungen hin, die letztere für das männliche, die Stachelkugeln befruchtende Organ zu halten. Cornu<sup>2)</sup> hat ebenfalls in Saprolegnien diesen Schmarotzer gefunden, er confundirt ihn jedoch mit Olpidiopsis, und fasst die glatthütige Zelle, als männliches Organ („cellule adjacente“), als Gattungscharacter auf. Reinsch<sup>3)</sup> endlich hat die ausführlichsten und richtigsten Beobachtungen über diese Parasiten gemacht. Er wies zuerst auf die Constanz des Zusammenvorkommens, resp. Verwachsenseins von je einer Stachelspore mit einer glatthütigen hin und beobachtete sogar ziemlich genau das Ueberströmen des Inhalts der letzteren in die erstere, glaubte also mit Recht hier einen Sexualact aufgefunden und so die ältere Pringsheim'sche Vermuthung bestätigt zu haben. Fischer<sup>4)</sup> hat zwar im Anfang alle diese Beobachtungen als Täuschungen verworfen, musste jedoch später<sup>5)</sup> selbst ihre Richtigkeit zugestehen.

Die von mir zu beschreibende Form ist verschieden von denen der eben genannten Beobachter, indessen scheint die ganze Gruppe dieser Organismen eine ziemlich zahlreiche zu sein; wie ich wenigstens einer mündlichen Mittheilung von Reinsch entnehme, hat er eine ganze Anzahl Arten in Fadenpilzen u. Algen, namentlich Desmidiaceen angetroffen. Die von mir beobachtete lebte, wie schon angeführt, in Spirogyra.

1) Jahrbücher II p 225.

2) Ann. d. sc. nat. Ser. V. vol. 15 p. 139 ff.

3) Pringsheims Jahrbücher II. p. 301.

4) Bot. Zeitg. 1880 p. 707 ff.

5) Untersuchungen üb. die Parasit. d. Saprolegn. p. 30—31.

Es sind ebenfalls zwei Stufen, durch die sich der Lebensgang unseres Pleocystidium gliedert, Zoosporangien- und Dauer孢renbildung. Leider habe ich die letzteren nicht zum Keimen bringen können, so dass ich eine Lücke in meiner Darstellung zu lassen gezwungen bin.

Die jüngsten vegetativen Zustände, die ich auffinden konnte, sind in Fig. 25 a abgebildet. Es waren kleine, runde und membranlose Zellchen, die meist einzeln, häufig aber auch zu zwei oder drei im Innern der Spirogyrazelle und zwar fast regelmässig ganz in der Nähe des Zellkerns lagen. Schon in ihrem ganz jugendlichen Stadium übten sie eine tödtliche Wirkung auf den Wirth aus, die Chlorophyllbänder und das Protoplasma contrahirten sich bald und blieben in einem krankhaften Zustande. Der Parasit besteht in diesem Stadium aus einem grobkörnigen, dunklen Protoplasma, in dem ein Kern oder etwas Aehnliches nicht wahrzunehmen ist, wohl aber eine mehr oder minder grosse Vacuole. Letztere wird häufig so gross, dass das Plasma nur noch als dicke kugelschalige Schicht auftritt. Mit fortschreitendem Wachsthum verschwindet sie, das Protoplasma wird wieder gleichmässig grobkörnig und in seinem Innern zeigt sich nun ein stark lichtbrechendes Gebilde, das mit Jod sich stark braun färbt und wohl als Kern bezeichnet werden darf. Die Zelle umgibt sich jetzt auch mit einer dünnen Membran, die deutlich Cellulosereaction erkennen lässt. Im Uebrigen schreitet die Vergrösserung langsam vorwärts, bis der Durchmesser des Parasiten ungefähr die halbe Breite der Spirogyrazelle einnimmt, die Membran bleibt dabei stets sehr dünn.

Es beginnt nun die Bildung einer seitlichen Ausstülpung, die sich zu einem breiten, dicken Schlauch verlängert, der entweder direkt auf die Aussenmembran der Nährzelle zuwächst oder, sich schlängelnd und windend, der Längsachse dieser Zelle folgt, eine Querwand durchbohrt und so ins Freie gelangt (Fig. 26–28). Die Durchbohrung der Spirogyramembranen ist eine kreisförmige. Gleichzeitig mit der Entwicklung dieses Schlauches sind in dem Plasma bedeutende Veränderungen vor sich gegangen. Der Kern ist verschwunden und der ganze Inhalt des Zoosporangium ist hell und gleichmässig feinkörnig geworden, hin und wieder zeigt sich noch eine Vacuole (Fig. 26). Es ist damit die Zoosporienbildung eingeleitet, die hier ganz in der von Büsgen geschilderten Weise vor sich geht. Die zuerst

eingetretene Sonderung durch Körnerplatten verschwindet unter Aufhellung der ganzen Masse, um einem Vacuolenstadium Platz zu machen. Endlich folgt dann die endgültige Sonderung, die Vacuolen verschwinden spurlos, ich habe in einem späteren Stadium niemals Spuren von ihnen gefunden. Die Zoosporen runden sich ab und beginnen bald ihre Bewegung, die schon innerhalb des Sporangimus eine sehr lebhaft wird; sie treten durch den Hals, dessen Spitze sich auflöst, aus und bewegen sich lange und lebhaft in unregelmässigen Bahnen. Ihr Bau ist von dem der Chytridiaceen sehr verschieden (Fig. 24); an Grösse übertreffen sie die Schwärmzellen der letzteren mindestens um das Doppelte. Das Protoplasma ist nicht sehr feinkörnig und enthält mehrere gröbere Körnerchen, während von einem Kern nichts zu sehen ist. Die lange und wellig gebogene Cilie ist seitlich oben angeheftet, sie befindet sich während des Schwärmens in peitschenförmiger Bewegung.

Sind die Zoosporen zur Ruhe gekommen, so setzen sie sich an einer Spirogyrazelle fest und umgeben sich mit einer zarten kaum sichtbaren Membran. Zu bemerken ist, dass sie meistens zu 3 4 sich an einer Zelle anheften und in sie eindringen. Der letztere Process geht in der gewöhnlichen Weise vor sich; die Membran der Spore, wird schnell unscheinbar (Fig. 30) und die jungen Parasitenzellen schicken sich an, unter langsamer Gestaltveränderung in der Nährzelle sich hin und her zu bewegen, dabei langsam an Grösse zunehmend (Fig. 32). Wie es schon oben für die jungen Zoosporangien bemerkt wurde, so suchen auch hier die jungen Plasmamassen in die Nähe des Kerns zu kommen. Wo mehrere bei einander sind, und das ist mit seltenen Ausnahmen immer der Fall, nähern sie sich dabei einander und berühren sich endlich an einer Stelle (Fig. 31). Sie haben jetzt ein gleichmässig feinkörniges Gefüge, seltener ist im Innern etwas, wie eine Vacuole, vorhanden. Sobald die Berührung stattgefunden hat, hört die Bewegung auf; sind mehr als 2 Plasmamassen vorhanden (bis fünf habe ich beobachtet), so geschieht die gegenseitige Anlagerung stets so, dass eine Centralmasse ausgezeichnet wird, an die sich die andern alle einzeln anlegen. In dem Protoplasma treten dabei helle Körper auf (Fig. 33), die jedoch bald wieder verschwinden, um der früheren Structur wieder Platz zu machen.

Es kommt jetzt ein Moment, über den ich nicht ganz ins

Reine zu kommen vermochte. Ich habe nämlich nicht klarstellen können, ob die nun sofort eintretende Membranbildung alle Zellen einbegreift oder ob jede einzeln sich mit einer Haut umgibt. Stadien wie Fig. 35 lassen das erstere wahrscheinlich erscheinen. Man sieht nämlich kurz nach diesem Vorgang die Lumina der verschiedenen Zellen durch feine Canäle mit einander verbunden, weshalb wohl nicht anzunehmen ist, dass diese Continuität eine secundär geschaffene sei. Die Zellen haben eine kugelfunde Gestalt angenommen, die Centralzelle eine meist eiförmig elliptische. Letztere hat auch bald nach der Membranbildung angefangen sich zu vergrössern und ihre Haut zu verdicken.

Der nächste sichtbare Vorgang ist nun der, dass der Inhalt der kleinen Zellen, der „cellules adjacentes“ in die Centralzelle überzufließen beginnt, wobei die letztere bedeutend an Umfang wächst. Es geschieht das nicht bei allen Zellen gleichzeitig, es kann die eine im Ueberströmen begriffen sein, während die andern noch ihren vollen Inhalt aufweisen, und umgekehrt können alle entleert sein, bis auf eine, die erst nachträglich ihren Inhalt abgibt (Fig. 34—35 a). Der ganze Process verläuft äusserst langsam und nimmt oft mehrere Tage in Anspruch. In den Nebenzellen bleibt dabei ein hyaliner, oft vacuoliger Schleim zurück (Fig. 36), der mit Jod eine hellgelbliche Farbe annimmt. Die Centralzelle erreicht jetzt das Maximum ihrer Grösse, dem weiteren Wachsthum wird durch starke Membranverdickung entgegengewirkt. Von den Nebenzellen schliesst sie sich durch Ausfüllung der Canäle mit Cellulosesubstanz ab, ihre einfache Haut ist jetzt überall gleichmässig dick und weist sich durch Reaction als Cellulosemembran aus. In Inhalt hat sich während dieser Vorgänge ein, selten mehrere Oeltropfen angesammelt, er ist sonst ein dunkles, stark körniges Protoplasma. So überwintern diese Dauersporen mit ihren Nebenzellen (1—4), ihre Keimung zu beobachten ist mir nicht gelungen.

Trotz der Lücken, die meine Beobachtungen lassen, genügt doch das Gesagte um einen ungefähren Ueberblick über den Entwicklungsgang von Pleocystidium zu gewähren und zu zeigen, dass derselbe ein durchaus eigenthümlicher ist und mit keinem anderen Organismus Analoges aufweist. Alle Hypothesen über seine Stellung wären deshalb auch überflüssig. es ist von künftigen Forschungen zu hoffen, dass sie auch hier Licht verbreiten werden.

## Figurenerklärung.

Alle Figuren sind mit der Vergrößerung Zeiss F. Ocul. 2 gezeichnet, ausgenommen Fig. 4, 10, 16, 24 und 30, für die Hartnack Imm. 10, Oc. 2 gewählt wurde. Fig. 13 u. 14 schwächer vergrößert.

### Fig. 1—6. *Reessia amöboides*.

Fig. 1. Junger amöboider Zustand in 5 je 5 Minuten zeitlich getrennten Stadien gezeichnet. a—e.

Fig. 2. Abrundung des amöboiden Zustandes zum Zoosporangium.

Fig. 3. Fertiges, kleineres Zoosporangium mit ausgebildeten Zoosporen. 3a entleertes Zoosporang.

Fig. 4. Zoosporen.

Fig. 5. Copulation der Zoosporen. Reihenfolge der Buchstaben die verschiedenen Stadien des Vorganges anzeigend. c. Zygospore.

Fig. 6. Zwei Dauersporen; die doppelte Membran nicht genau angedeutet.

### Fig. 7—9. *Chytridium Lemnae*.

Fig. 7. Zoosporangium im Augenblick des Ausschwärmens. Die Zoosporen an der Mündung in einem Klumpen zusammengehalten.

Fig. 8 u. 9. Zwei Dauersporen.

### Fig. 10—23. *Rhizidium Vaucheriae*.

Fig. 10. Aus einer Dauerspore stammende Schwärmzellen, 2—3 Stunden nach dem Eindringen in eine *Vaucheria*.

Fig. 11. Mycelium mit einem terminalen und einem intercalar gebildeten Zoosporangium. Aus letzterem ein Mycelfaden hervorgewachsen. Das erstere kurz vor der Zoosporenbildung.

Fig. 12. Zoosporangien mit fertigen Zoosporen. Lebhaftige Bewegung, so dass nur die Kerne sichtbar sind.

Fig. 15. Zoosporen aus einem Zoosporangium.

Fig. 16. Eindringen der Zoosporen in eine *Vaucheria*. Verschiedene Stadien (siehe den Text).

Fig. 17. Entleertes Zoosporangium mit langem Hals.

Fig. 18. Mycelium mit mehreren jungen Dauersporen.

Fig. 19 u. 20. Mycelien mit Dauersporenbildung.

Fig. 21. Fertige, reife Dauersporen. Mycel zu Grunde gegangen.

Fig. 22. Keimung einer Dauerspore.

Fig. 24—39. Pleocystidium.

Fig. 24. Zoosporen aus einem Zoosporangium.

Fig. 25 a. Ganz junge Zoosporangien in einer Spirogyrazelle. Protoplasmainhalt der letzteren contrahirt.

Fig. 25. Etwas älteres Stadium.

Fig. 26. Zoosporangium mit Hals. Anfang der Zoosporenbildung.

Fig. 27. Ebenso. Hals sehr lang, in eine Nachbarzelle eingedrungen.

Fig. 28. Zoosporangium. Vacuolenstadium. Hals sehr kurz.

Fig. 29. Entleertes Zoosporangium.

Fig. 30. Eingedrungene Zoosporen.

Fig. 31. Junge Centralzelle mit Nebenzelle. Daneben der Zellkern.

Fig. 32. Ebenso.

Fig. 33. Älteres Stadium. Abrundung.

Fig. 34—35 a. Ueberströmen des Inhalts der Nebenzellen in die Centralzelle.

Fig. 36—39. Fertige Dauersporen mit ihren Nebenzellen.

---

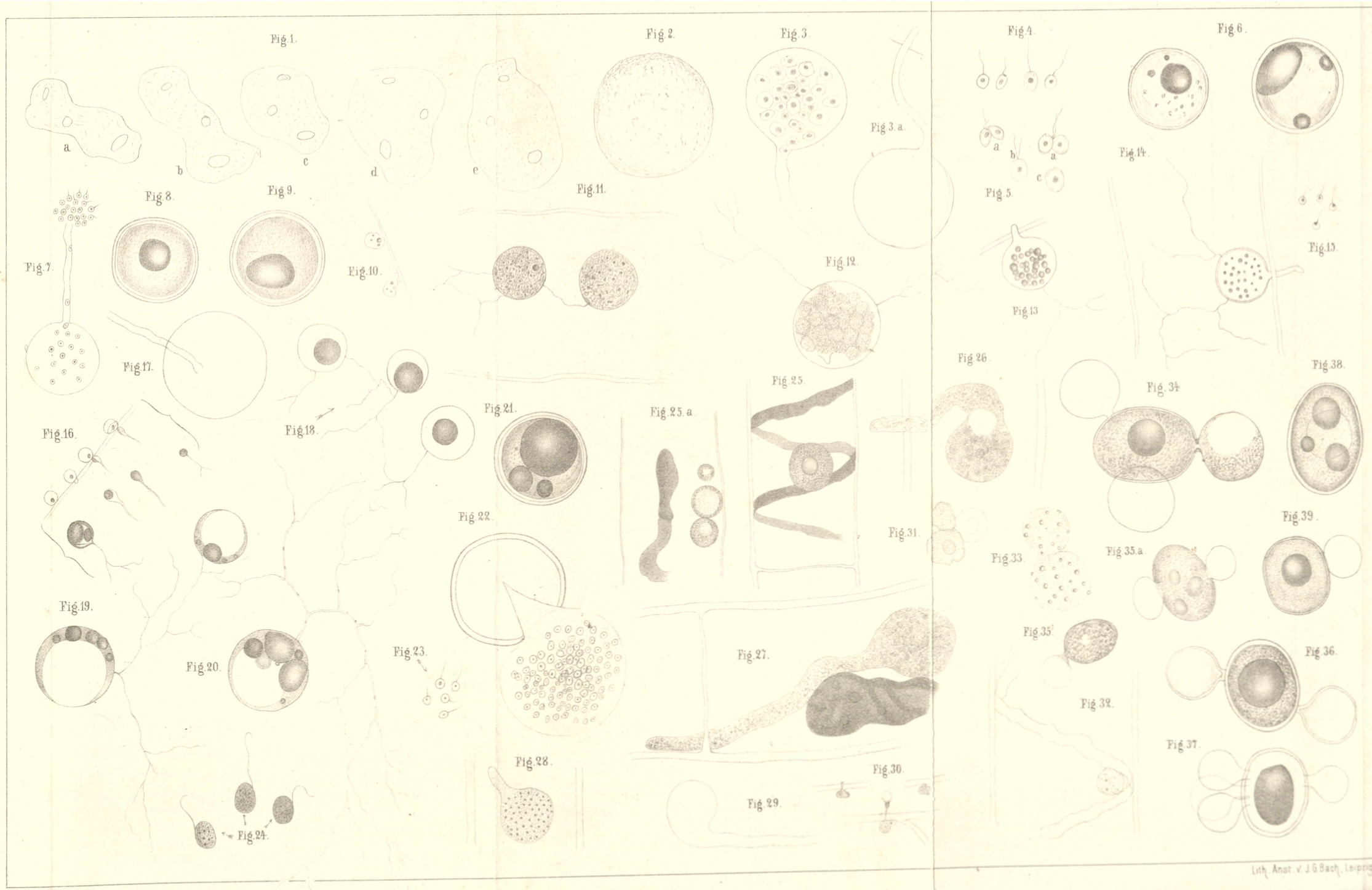


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 6.

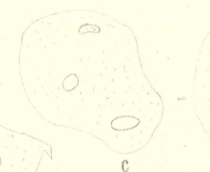
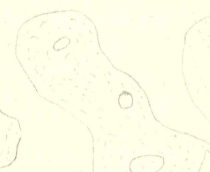
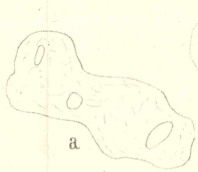


Fig. 3 a.

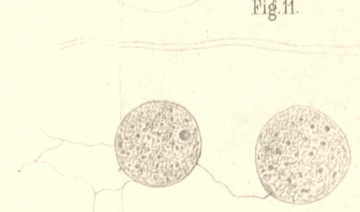
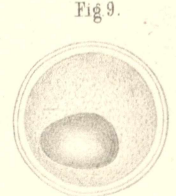
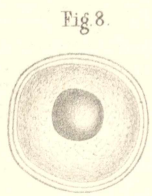
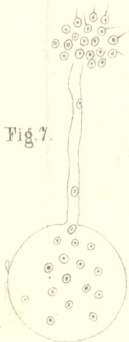
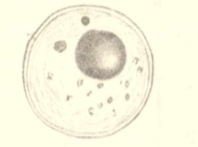
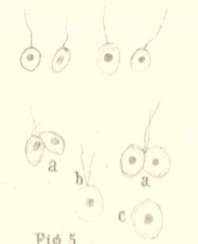


Fig. 11.



Fig. 12.

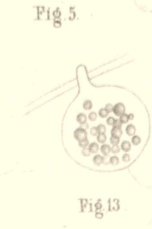


Fig. 13.



Fig. 14.

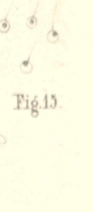


Fig. 15.

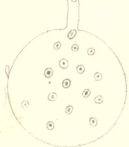


Fig. 17.



Fig. 18.

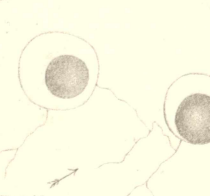


Fig. 21.

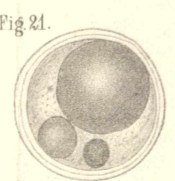


Fig. 22.

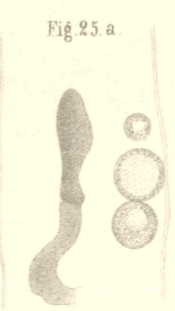


Fig. 25 a.

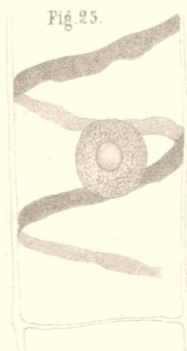


Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27.

Fig. 31.



Fig. 34.



Fig. 38.

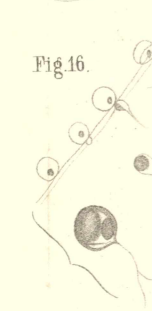


Fig. 16.

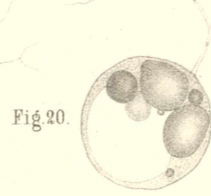


Fig. 20.

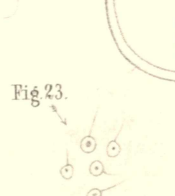


Fig. 23.

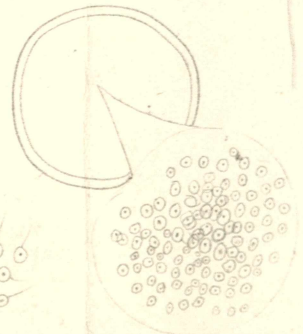


Fig. 28.

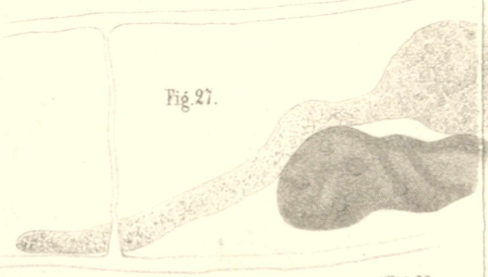


Fig. 29.

Fig. 30.



Fig. 33.

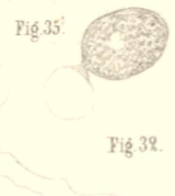


Fig. 35 a.



Fig. 37.

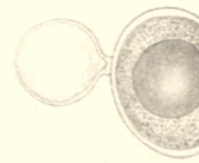


Fig. 36.

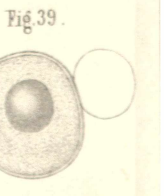


Fig. 39.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Physikalisch-Medizinischen Sozietät zu Erlangen](#)

Jahr/Year: 1881-1884

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Fisch C. (Carl)

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen. 29-66](#)