Über den Parasitismus des Chaetocladium und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen.

Von

H. Burgeff.

Mit Tafel I und 24 Abbildungen im Text.

LIBRARY NEW YORK BOTANICAL GARDEN

Die Feststellung der Heterocaryose bei den Mucorineen[1] legte die Frage nach der Verbreitung der Erscheinung nahe. Die Verhältnisse bei den parasitischen Mucorineen, insbesondere bei dem durch die klassischen Arbeiten Brefelds bekannten Chaetocladium, zeigten Momente, die zunächst eine zytologische Untersuchung des Pilzes und seiner merkwürdigen Mucorgallen wünschenswert erscheinen ließen.

Bei Beginn der Infektion legt sich, nach Brefeld[2], der Keimschlauch der Chaetocladiumspore einer Hyphe des Mucor an, schwillt an der Berührungsstelle und tritt nach Auflösung der aneinanderstoßenden Membranen in offene Kommunikation mit dem Mucormycel.

Eine solche offene Kommunikation zwischen zwei ganz verschiedenen, noch dazu polyenergiden Pilzen gab zu denken; wie mochten sich Plasma und Kerne der feindlichen Organismen an der Verbindungsstelle verhalten?

Chaetocladium war mir aus früheren Kulturen wohl bekannt. Bereits in den ersten Auslagen von Pferdemist, die im Februar 1919 in Geisenheim vorgenommen wurden, erschien ein Chaetocladium neben Piptocephalis auf den wachsenden Mucorineen. Nach der Isolierung wurde es mit den aus der Literatur bekannten Formen verglichen.

[1]) Burgeff, H., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze. Flora. 1914. N. F. 7, 259.

[2]) Brefeld, O., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig. 1872. 1, 32—33.

Chaetocladium spec. erinnert weitgehend an Chaetocladium Brefeldi (Van Tieghem und Le Monnier [Ch. Jonesii Brefeld]) unterscheidet sich im fixierten Zustand durch größere Konidien (4,5—6,2 μ gegen 1,8—3,3 μ bei Ch. Brefeldi) und hat kürzere, weniger haarähnliche, sterile Trägerspitzen.

Es gedeiht zum Unterschied von Ch. Brefeldi saprophytisch auf Malzextraktagar sehr verschiedener Konzentration und entwickelt dichte Rasen von fruktifizierenden Lufthyphen. Parasitisch wächst es auf verschiedenen Mucorineen, so Mucor mucedo, Thamnidium elegans und Rhizopus nigricans, verändert sich aber bei dem Wuchs auf letzterem nicht in der Farbe, wie Brefeld dies bei Ch. Brefeldi beobachtet hat. Physiologisch verhält es sich also ähnlich wie das Chaetocladium »Fresenianum« Brefelds[1] (Chaetocladium Jonesii Fresenius), mit dem es aber morphologisch keine Ähnlichkeit hat.

Bringt man eine Spore auf einen Malzextraktagar (2 % + 5 % Saccharose), so vergrößert sie ihr Volumen, wirft dabei die sie umschließende Sporangienhaut ab und keimt dann mit einem Keimschlauch, der sich verzweigt und einzelne Äste unter das Substrat entsendet, während andere an der Oberfläche weiterwachsen.

Der Wuchs ist ein bedeutend langsamerer, wie der anderer Mucorineen. In 5 Tagen hat das Mycel unter dem Substrat einen Durchmesser von 25—27 mm erreicht, auf dem Substrat ist das Wachstum des Oberflächenmycels mit 11 mm Durchmesser fast stehen geblieben. Dafür sind von ihm ausgehend zahlreiche Lufthyphen (Stolonen, Träger) entwickelt, die einen Kreis von etwa 40 mm Durchmesser bilden.

Diese Stolonen wachsen vom Substrat zunächst aufwärts, neigen sich dann, in radialer Richtung fortwachsend, ihm zu und berühren es, um dann wieder aufwärts und weiter zu wachsen. An den Berührungsstellen erzeugen sie rhizoidenähnliche verzweigte und am Ende verbreiterte Seitenzweige, die sich dem Boden anschmiegen und als aufnehmende Organe fungieren. Die Fruktifikation beginnt frühzeitig an Seitenzweigen der Stolonen und bedeckt die Kultur mit einem graublauen, locker wolligen, 3—4 mm hohen Filz. Von der zentralen

[1]) l. c. S. 1.

oberflächlichen Mycelscheibe aus wächst also der Pilz mit seinen Stolonen über die ganze Platte. Das Mycel unter dem Substrat wächst langsamer nach.

Trifft Chaetocladium mit einem Mucor zusammen, so geht es zur parasitischen Lebensweise über, es werden sowohl an den Mucorhyphen im Substrat, wie an den Trägern die bekannten Gallen erzeugt. Die aus ihnen herauswachsenden Stolonen sind kräftiger, wie die nur saprophytisch ernährten, die Stellen parasitischer Ernährung auf der Platte sind durch stärkere und höhere Fruktifikation gekennzeichnet.

Diese Dinge sind von Brefeld ausführlich geschildert und mit wundervollen Zeichnungen erläutert, von van Tieghem und Le Monnier berichtigt und ergänzt, so daß hier wohl von einer Wiederholung des einwandfrei festgestellten abgesehen werden kann. Die Entwicklungsgeschichte des Pilzes soll hier gleich im Zusammenhang mit den zytologischen Verhältnissen geschildert werden.

Methode der Untersuchung.

Als Untersuchungsobjekt diente Chaetocladium in Verbindung mit einem zu gleicher Zeit isolierten Mucor mucedo, etwas abweichender Form[1], der durch seine großen Ausmaße besonders geeignet schien. Zur Untersuchung der ersten Stadien bewährte sich am besten die Methode, die Kniep beim Studium der Schnallenfusionen der Basidiomyceten verwandte. Reine, sterile Objektträger werden in flüssigen Malzagar getaucht, wieder herausgenommen und in Schalen gelegt, wo sie, da sie an beiden Seiten mit Agar bedeckt sind, ankleben. Nach dem Erstarren des Agars werden Sporen von Mucor und Chaetocladium in entsprechender Verdünnung mit sterilem Wasser ausgesät. Das Wachstum der Mycelien wird bei umgedrehter Schale beobachtet und im gewünschten Stadium mit dem schwachen Flemmingschen Gemisch fixiert.

[1]) Mucor mucedo-»dependens«. Hyphen in Kultur bis 8 cm hoch, anfänglich aufrecht, später überhängend und außerhalb des Umfanges der Kultur das Substrat berührend. An den Berührungsstellen erhabene Mycelhaufen aus keimenden Sporen. Columella groß, 150—180 μ lang, 100—150 μ breit, birnförmig mit kurzer Krause, Kristallnadeln der Sporangienwand sehr kurz. Inhalt der Columella gelblich, Sporen 8—14 μ lang, 5—9 μ breit. Stets ohne Zwergsporangien auf dem Substrat.

Die Methode hat den Vorzug, daß die jungen Gallen ganz zur Beobachtung kommen, den Nachteil, daß infolge ihrer relativen Dicke die cytologischen Details schwerer erkennbar sind.

Infolgedessen erschien es zweckmäßig, auch einfache Plattenaussaaten durch aufgegossenen heißen 3proz. Juel-Agar[1] zu fixieren, dann geeignete Stellen herauszuschneiden und die halb aus dem Agar der Platte, halb aus Juel-Agar bestehenden Blöcke nach etwa 48stündigem Verweilen in Juel, in üblicher Weise eingebettet mit dem Agar paralell zur Oberfläche der Platte zu schneiden.

Ebenso werden die Trägergallen fixiert, nur hier die Schnitte der Längsrichtung der Träger parallel geführt.

Zur Färbung erwies sich P. Mayersches Haemalaun mit und ohne Essigsäure als ungeeignet wegen der zu starken Färbung des Plasmas. Die Heidenhainsche Eisenalaun-Haematoxylinmethode war, allerdings nach mehrfach wiederholtem tagelangen Beizen und Färben und Differenzieren für bestimmte Zwecke brauchbar. Mit dem besten Erfolg wurde eine Kombination beider Methoden angewandt.

Die Schnitte kamen 24 Stunden in die Beizlösung (2,5 g Eisenoxydammonsulfat, 100 ccm Wasser), wurden abgewaschen und 24 Stunden gefärbt in alter Haematoxylinlösung (1 g Haematoxylin 10 ccm Alkohol, 90 ccm Wasser), der 5% Kalialaun zugefügt war, sodann mit Eisenalaun differenziert[2].

Wirts- und Parasitenkerne.

Da wir im folgenden häufig in die Lage kommen werden, Kerne des Parasiten von denen des Wirtes zu unterscheiden, wird es zweckmäßig sein, mit den Unterschieden dieser, soweit sie sich bei der Färbung ergeben, anzufangen. Vergleichen wir auf einer jungen Objektträgerkultur die Spitzen der wachsenden Hyphen von Mucor und Chaetocladium zunächst bei guter Ernährung.

[1]) Der Agar wird gewogen, dann in Wasser gequollen und dem Juelschen Gemisch zugefügt, sodann durch Kochen zur Lösung gebracht und durch Watte filtriert. Aus dem erstarrten Agar geschnittene Blöcke werden unter frischem Juelschen Gemisch aufbewahrt, zum Gebrauch in genügender Menge im Reagenzglas oder Kolben erwärmt und auf die Platte ausgegossen.

[2]) Optische Mittel zur Untersuchung: Winkel Homog. Fluorit Imm. 1,8 mm, N. A. 1,34 mit den Compens. Ocularen; Zeiß Apochrom. Imm. 3 mm N. A. 1,4 und 2 mm N. A. 1,4 mit Compens. Ocularen, Zeichnungen sämtlich mit Zeichenapparat.

Da fällt zunächst bei verschieden langer Differenzierung auf, daß, wenn beim Mucormycel die Färbung des Plasmas vollständig zurückgegangen ist und nur noch die Kerne schwach gefärbt sind, bei Chaetocladium das Plasma noch starke Blaufärbung zeigt.

Dieser Umstand ermöglicht, auch ohne genaues Betrachten der Kerne und bei kleinen Hyphenfragmenten von Schnitten, die Unterscheidung der Hyphen beider Pilze. Auf den Zeichnungen wird das Chaetocladiumplasma durch dichtere Punktierung angedeutet. (Abb. 1 a und b.)

Die Kerne beider Pilze sind sehr klein. Man unterscheidet einen stark färbbaren zentralen Teil, der bei Chaetocladium etwas größer ist und den man nicht ohne weiteres als Nucleolus bezeichnen kann, da er auch das Chromatin zu enthalten scheint, und eine peri-

Abb. 1. Objektträgerkultur: a = Wachsende Hyphenspitze von Chaetocladium. b = Wachsende Hyphenspitze von Mucor. 1 mm = 1,123 μ.

phere deren Färbbarkeit nur in besonderen Fällen die des Plasmas übersteigt. Bei gut genährten Kulturen ist der Durchmesser des Zentralkörpers sehr groß, so beträgt er bei den länglichen Kernen des Chaetocladium (Abb. 1 a) mehr als die Hälfte, bei den mehr kugeligen des Mucor $^1/_2$—$^1/_3$ des Durchmessers. Der eigentliche Umfang des Kerns ist durch eine hyaline Zone gegeben, die sich vom Plasma abhebt, aber nur bei besonders guter Differenzierung und an günstigen Stellen beobachtet wird. Eine Kernmembran ist bei der Kleinheit der Kerne nicht sicher zu erkennen, der Umfang des Kernes wird daher auf den Zeichnungen als punktierte Linie dargestellt. Wo diese nicht sichtbar ist, kommen nur die Zentralkörper zur Darstellung. Die Spitzen der Hyphen enthalten bei beiden Mucorineen einige Kerne, die schmälere Zentralkörper aufweisen (Abb. 1 a und b),

die besonders bei Mucor spindelförmig gestreckt erscheinen, so daß man in ihnen wohl Teilungsformen vermuten kann. Die Neubildung scheint also in der wachsenden Spitze des Mycels vor sich zu gehen. Ob auch an anderen Stellen Teilungen auftreten, läßt sich nicht sicher entscheiden. In einiger Entfernung von der Spitze treten zuerst kleine, dann größere Vakuolen auf, die bei Mucor immer mehr verlängert und verschmälert zwischen sich schließlich die Hyphen der Länge nach durchlaufende Plasmastreifen übrig lassen.

Wenig gut genährte Kulturen, also dichte Aussaaten auf dünnem Nährboden des Objektträgers geben ein ganz anderes Bild (Abb. 2 a, 2 b). Man glaubt deutlich die Kernmembran zu sehen. Bei Mucor und Chaetocladium sind die Zentralkörper kleiner, häufig exzentrisch liegend und nukleolusartig.

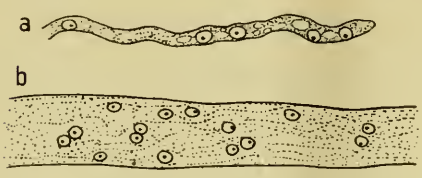


Abb. 2. Objektträgerkultur: a = Chaetocladiumhyphe aus dichter Sporenaussaat, Hungerform. b = Stück einer Mucorhyphe aus dichter Sporenaussaat, Hungerform. 1 mm = 1,123 μ.

Ob die Wand selbst gesehen wird, oder ob sie durch die schärfere Begrenzung des stärker lichtbrechenden Kerns in dem weniger dichten Plasma der Hungerkultur vorgetäuscht wird, wage ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls sieht man an der Verbreiterung der Plasmabänder an den Stellen, wo Kerne in ihnen liegen, daß es sich nicht um »Schrumpfungshöfe« handeln kann, die die Zentralkörper umgeben, sondern um feste Körper (Abb. 2 b). Die Kerne des Mucor erscheinen etwas kleiner, als die von Chaetocladium.

A. Die parasitische Entwicklung des Chaetocladium, untersucht am fixierten Material.

1. Infektion des Mucormycels und Entstehung der Mycelgalle.

Läßt man Chaetocladium-Sporen mit Mucor-Sporen auf derselben Platte, oder demselben agarhautüberzogenen Objektträger keimen, so eilt der rascher keimende Mucor im Wuchs

dem Chaetocladium voraus. Nach 24 Stunden bei Zimmertemperatur (20—21°) sind die Mycelien des Mucor durch ihre starke

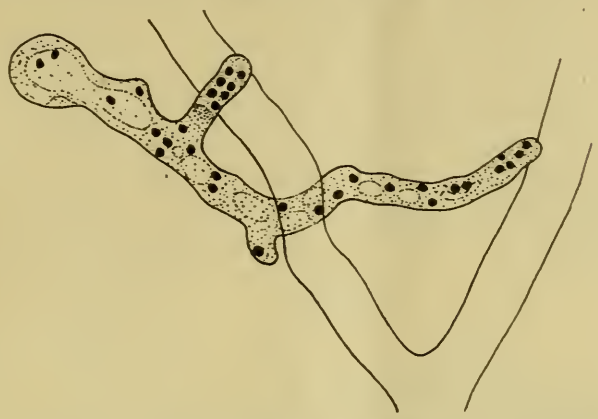


Abb. 3. Objektträgerkultur: Keimmycel von Chaetocladium vor der Infektion in Berührung mit dem Mucormycel. Am linken Infektionsast haben sich Kerne in der Hyphenspitze gesammelt, diese Ansammlung ist durch eine hyaline Zone im Plasma abgegrenzt. 1 mm = 1,123 μ.

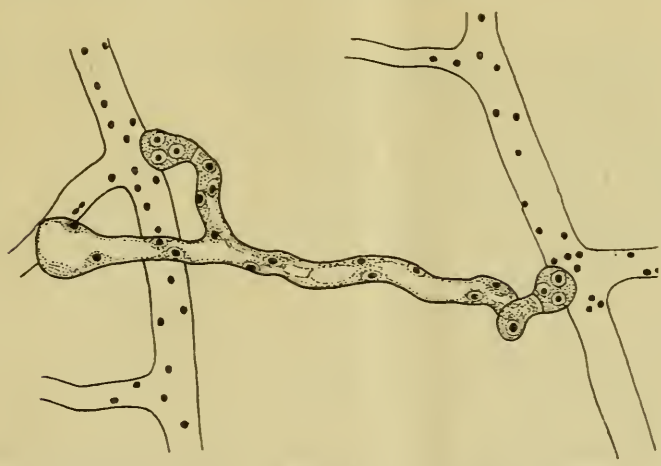


Abb. 4. Objektträgerkultur: Keimmycel von Chaetocladium mit zwei infizierenden Ästen nach deren Abgliederung durch die Querwand. Kerne in den Schröpfkopfzellen vergrößert, mit verkleinerten Nukleolen (oder zu Nukleolen reduzierten Zentralkörpern). 1 mm = 1,123 μ.

Verzweigung kreisförmig geworden und haben einen Durchmesser von etwa 3 mm erreicht, die Chaetocladium-Mycele sind

erst 0,18—0,25 mm lang, unverzweigt oder mit wenigen kurzen Ästen.

Die Spitzen des Chaetocladiummycels und seiner Abzweigungen wachsen auf die Mucorhyphen zu und legen sich an sie an (Abb. 3). Diese erleiden keine Veränderung, insbesondere tritt keine Hervorwölbung auf. Man bemerkt eine Ansammlung von 3—8 Kernen in der Chaetocladiumspitze, die zunächst noch dieselbe Größe und Gestalt haben, wie die übrigen. Vor der Kernansammlung entsteht eine hyaline Zone, nach der Chaetocladiumhyphe zu eine dichtere Ansammlung von Plasma und endlich eine Querwand (Abb. 4). Die dem Mucor anliegende Hyphenspitze wird also mit verhältnismäßig vielen Kernen beschickt und abgegliedert. Brefeld hat diese Abgliederung durch eine Wand nicht beobachtet, was wohl auf die seinerzeit weniger vollkommenen Hilfsmittel der Untersuchung zurückzuführen ist.

Abb. 5. Objektträgerkultur: Junge Schröpfkopfzellen nach der Fusion mit dem Mucor. Stark überfärbtes Präparat. Vergrößerte Chaetocladiumkerne mit Nukleolen in den primären Gallenzellen, die im Auswachsen begriffen. Mucorkerne in den Aussackungen der Galle nicht gefärbt. Die Kerne im Chaetocladiummycel nur teilweise gezeichnet. 1 mm = 1,123 μ.

Die Kerne im abgegliederten Stück haben sich abgerundet. Sie zeigen einen deutlichen hyalinen Hof, dessen Abgrenzung nach außen jedenfalls die Kernmembran bildet. Ihre Zentralkörper nehmen nach Bildung der Querwand an Größe ab. Nun tritt zwischen dem abgegliederten Stück des Chaetocladium und der Mucorhyphe durch Resorption einer Stelle der aneinander liegenden Wände die Fusion ein. Mit der Fusion geht eine bedeutsame Änderung der fusionierenden Zelle vor sich. Sie wächst heran; die Außenschicht ihres Plasmas verliert die starke Chaetocladium eigene Färbbarkeit, das Plasma wird dicht, so daß die Kerne nur bei langer Färbung und starker Differenzierung

zu beobachten sind. Sie sind stark gewachsen und haben an Färbbarkeit zugenommen. Das Chromatin scheint in das Kernplasma übergegangen. Der ehemalige Zentralkörper ist noch weiter verkleinert und entzieht sich häufig der Beobachtung. Er macht jetzt den Eindruck eines Nukleolus (Abb. 5). Die abgegliederte Zelle, die wir die Gallenzelle nennen wollen, sitzt jetzt scheinbar am Mucormycel. Der Übergang der Mucorwandung in die ursprünglich von Chaetocladium erzeugte ist nicht mehr bemerkbar.

Abb. 6. Objektträgerkultur: Aus einer Hungerkultur (dichte Aussaat auf dünner Agarschicht). Chaetocladium-Keimmycel nach der Infektion. In den jungen Gallenzellen Chaetocladium und Mucorkerne. Beginn des Auswachsens der Galle. 1 mm = 1,123 μ.

Die Gallenzelle schwillt blasig an und bekommt eine Anzahl von Auftreibungen, die zu kurzen keuligen oder schlauchförmigen Hyphen werden, auch wieder blasenförmig anschwellen können. Sowohl in der primären Galle, wie in ihren Auftreibungen bemerkt man bei vorsichtiger Differenzierung neben den dicken, meist länglichen Chaetocladium-Kernen kleinere, runde, schwerer färbbare Kerne mit sehr kleinen Zentralkörpern oder Nukleolen.

Abb. 7a. Objektträgerkultur: Aus einer Hungerkultur (dichte Aussaat auf dünner Agarschicht). Weiterfortgeschrittenes Stadium. Kerne im Chaetocladium nicht gezeichnet. 1 mm = 1,123 μ.

Bei schlecht ernährten (dicht ausgesäten) Kulturen (Abb. 6, 7a) unterscheiden sie sich nicht von den Mycelkernen des Mucor. Bei gut ernährten (Abb. 7a) sind die Zentralkörper der hier weniger häufigen Mucorkerne viel größer. Bilder, wie Abb. 6, lassen

die Herkunft der kleinen Gallenkerne nicht zweifelhaft erscheinen, sie sind aus dem Mucormycel eingewanderte Mucorkerne, die mit der Einwanderung ihre Struktur etwas geändert und ihre Färbbarkeit teilweise verloren haben.

Ihre vorzugsweise periphere Lagerung in den Spitzen der Gallenzweige läßt bereits darauf schließen, daß sie dort beim Wachstum der Galle wesentliche Funktionen zu erfüllen haben und Teilungen unterliegen, während das bei den ebenfalls in die Verzweigungen der Galle einwandernden (Abb. 8) und zentral

Abb. 7 b. Schnitt durch Chaetocladiummycel, junge Gallenzelle und Mucorhyphe. In der Gallenzelle zwei Chaetocladiumkerne mit dichter Peripherie oder von Chaetocladiumplasma umgeben, in den wachsenden Spitzen Mucorkerne, auf der linken Seite Kerne nach der Teilung. Ferner drei Kerne von unsicherer Zugehörigkeit. Mucorhyphe schlecht differenziert. 1 mm = 0,73 μ.

gelagerten Chaetocladiumkernen nicht nachgewiesen werden kann. Die eigentümliche opake Färbung der Chaetocladiumkerne scheint daher zu rühren, daß sie von einer zwar dünnen, aber dichten Protoplasmahaut umgeben sind. Auf Abb. 7 a, die nach einem Schnitt und unter Verwendung der 2 mm Apochromatimmersion gezeichnet ist, sieht man den hellen Kern sich rund von der dunklen Umgebung abheben. Daß ein artfremder Kern sich im Plasma des Wirts mit einer Haut eigenen Plasmas umgibt, wäre nicht verwunderlich. Die ungewöhnliche Größe

und Form der Chaetocladiumkerne in der Galle wäre damit verständlich.

In etwas älteren Stadien erscheint der Inhalt der Galle durch Vakuolen gelockert. Die wachsenden Endglieder der Zweige enthalten beide Arten von Kernen, doch nicht immer in einem bestimmten Verhältnis miteinander gemischt. Es überwiegen manchmal Mucor- (Abb. 12a), manchmal Chaetocladiumkerne (Abb. 12b). Ihre Differenzierung ist jetzt gleichmäßiger, sie führen beide einen anscheinend normalen Nukleolus und in Körner verteiltes Chromatin. Die Chaetocladiumkerne unterscheiden sich durch ihre mehr als doppelte Größe und meist zentrale Lagerung, die Mucorkerne finden sich hauptsächlich in der Peripherie der Gallenblasen.

Abb. 8. Objektträgerkultur: Mucorhyphe mit weiter entwickelter, von Chaetocladium ungewöhnlich schwach umwachsener Galle. Stark überfärbt. Chaetocladium- neben Mucorkernen in die Sprossungen der Galle hineinwandernd. Daneben Saughyphenspitze des Mucors mit denen in der Galle ähnelnden Kernen aus demselben Präparat. 1 mm = 1,123 μ.

In der Nähe der Fusionsstellen mit der Mucorhyphe sieht man, besonders bei älteren Gallen, häufig größere Ansammlungen der Mucorkerne, die den normalen Mucor-Mycelkernen ähneln, sie sind aus dem Mucormycel eingewandert und degenerieren.

Die in der Galle häufigen Eiweißchrystalloide scheinen aus degenerierenden Kernen zu entstehen. Genauer wird die Erscheinung bei den Trägergallen besprochen werden, wo sie häufiger beobachtet wird[1].

[1]) In manchen Fällen findet man den Chaetocladiumkernen ähnliche längliche

Während des Wachstums der Galle hat sich auch das ursprüngliche Chaetocladiummycel verzweigt, die Zweighyphen wachsen zwischen den Gallenzweigen hindurch, es kommt sowohl mit den Mucorhyphen, wie auch seltener mit einzelnen Ästen der Galle zu neuen Fusionen, bei denen jedesmal ein neuer Teil des Chaetocladiummycels abgegliedert zu einem Teil der Galle wird und Chaetocladiumkerne in diese hineingelangen. (Abb. 9.) Bei der weiteren Entwicklung der Galle treten Fusionen nur noch selten auf.

Abb. 9. Objektträgerkultur: Ältere Galle mit fünf Austreibungen, von denen drei durch sekundäre Infektion entstanden sind. Die chaetocladiumeigenen Trennungswände sind doppelt gezeichnet. 1 mm = 1,123 μ.

Das durch die parasitische Lebensweise gekräftigte Chaetocladium wächst mit stärkeren Hyphen bogig oder hackig um die keuligen oder blasigen, sich immer weiter verzweigenden Gallenteile herum und legt sich dicht an diese an. Es entstehen

Klumpen, die jedoch eines deutlichen Nukleolus entbehren, meist auch größer sind wie die Chaetocladiumkerne (Abb. 12, g). Ob sie aus degenerierenden Mucor- oder Chaetocladiumkernen hervorgehen, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden.

dicht verfilzte, bis 0,5 mm große blumenkohlähnliche Gallen an der Oberfläche des Substrats, an denen man bei äußerlicher Betrachtung die Zugehörigkeit der Hyphen zur Galle oder zu Chaetocladium nicht leicht unterscheiden kann. Erst im Schnitt kann man die Elemente sicher voneinander trennen. In der älteren Galle trifft man einzelne Hyphen von Chaetocladium, die durch sehr stark färbbaren Inhalt eiweißähnlicher Stoffe und besondere im Zellsaft liegende bläschenförmige Eiweißgebilde

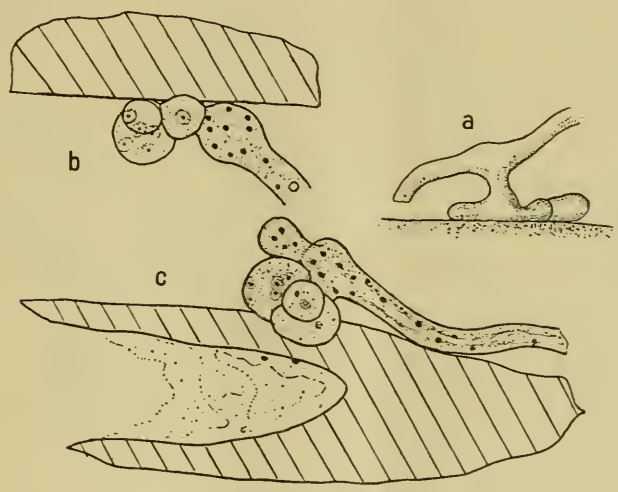


Abb. 10. a = Chaetocladium-Lufthyphe an der Wand eines Trägers, Apressorien bildend. 1 mm = c. 3 μ. b = Schnitt durch den Träger mit anliegenden Schröpfkopfzellen und der von ihnen durch eine Wand getrennten Chaetocladium-Lufthyphe; vor der Fusion mit dem Träger. c = Dasselbe, ein Keil aus der Trägerwand herausgeschnitten. 1 mm = 1,5 μ.

ausgezeichnet sind. Sie lösen sich aus dem dichten Gallengeflecht und gelangen zur Fruktifikation in der von Brefeld beschriebenen Weise.

2. Die Infektion des Mucorträgers und die Entwicklung der Trägergalle.

Da sich die Infektion des Trägers in der Luft abspielt, ist die Beobachtung ungleich schwerer, als bei dem im Substrat verlaufenden Mycel. Bei direkter Beobachtung lassen sich bloß

schwache Systeme benutzen. Für die Feststellung der feineren Vorgänge bedarf es des Fixierens und Schneidens. Schnitte geben aber keine so übersichtlichen Bilder, auch ist ihre Herstellung mit Schwierigkeiten verknüpft, sofern die Schnittebene mit der Längsrichtung der Mucorträger zusammenfallen soll, zumal eine Orientierung der Träger vor dem Einbetten, ohne sie zu beschädigen, nicht möglich ist, und ein Stück der ganzen Kultur geschnitten werden muß.

Abb. 11. Annähernd tangentialer Schnitt durch die Basis einer Trägergalle. Rechts angeschnittener Träger. Die von dem Träger in die Galle führenden Fusionslöcher offen liegend. Fensterplatte. In den Austreibungen der Gallenzelle Chaetocladiumkerne und Mucorinkristalloide. Mucorkerne nicht gefärbt. In den die Galle umklammernden Chaetocladiumhyphen sehr zahlreiche Kerne und Eiweißbläschen. 1 mm = 2,246 μ.

Die relativ dicken Luftstolonen des Chaetocladium entsenden feine Seitenzweige, die mit den Trägern in Berührung kommend, sich an diese anlegen. Meistens tritt sofort eine Verzweigung auf (Abb. 10a). Die Fusion erfolgt in der gleichen Weise nach Abgliederung von Hyphenstücken des Chaetocladiums meist gleichzeitig an mehreren Stellen des Trägers. Einfachere Verhältnisse (Abb. 10b und c) sind seltener.

Die primären Gallenzellen haben sehr dichtes undurchsichtiges Plasma, in manchen Fällen sind aber die vergrößerten Chaetocladiumkerne mit ihren kleinen Nukleolen deutlich sichtbar. (Abb. 10, b, c.) In älteren Stadien (Abb. 11) sind primäre Galle und die sekundären Zweige stärker vakuolisiert und vollkommen durchsichtig. Die zahlreichen Vakuolen enthalten im lebenden Zustande teilweise Öl, das beim Einbettungsverfahren verschwindet. Von Kernen sind mit mittleren Systemen (bis zur gewöhnlichen Immersion) nur die mehr vereinzelten, vergrößerten Chaetocladiumkerne deutlich erkennbar, während sich die kleineren Mucorkerne nur mit der Apochromatimmersion, 2 mm, Num. Ap. 1,4 sicher feststellen lassen. Auch hierbei scheinen Teilungsstadien zuweilen der Beobachtung zu entgehen.

Die sich den Gallenschläuchen anschmiegenden Chaetocladiumhyphen sind voll von den stark gefärbten Zentralkörpern zahlreicher Kerne. Es bedarf hier nicht einmal der stärkeren Plasmafärbung bei Chaetocladium zur Unterscheidung zwischen seinen Elementen und denen der Galle.

Die Lufthyphen des Chaetocladium, sowie alle erstarkten Teile des Pilzes in der Galle enthalten außer den Kernen die schon genannten bläschenförmigen Gebilde, die wenigstens teilweise sicher im Zellsaft liegen[1].

Bei der Trägergalle gehen die Mucorkerne in der Galle aus Mucorträgerkernen hervor, während sie bei der Mycelgalle von Mucormycelkernen herstammen. Die Trägerkerne sind nun aber, wie auch bei anderen Mucorineen (Phycomyces) etwas verschieden von denen des Mycels, oder differenzieren sich wenigstens verschieden unter dem Einfluß der in den Träger hineingepfropften Reservestoffmassen. Sie zeigen gröbere Chromatinkörner und zuweilen keinen deutlichen Nukleolus.

Diese Eigenschaften schwinden beim Übergang in die Galle (Abb. 13). Zwei neue Kernformen treten auf. Das Chromatin vereinigt sich um den Nukleolus zum Zentralkörper, oder bleibt

[1]) Gefärbt ist bei ihnen nur die Peripherie, das Innere scheint aus einer wesentlich dünneren oder beim Einbettungsverfahren löslichen Masse zu bestehen. Bei schlechter Fixierung zeigen die Eiweißbläschen oft Dellen. Ihre Entstehung aus degenerierenden Kernen des Chaetocladium ist ebensowohl möglich wie die der im folgenden beschriebenen Kristalloide aus den Mucorkernen.

in feinerer Verteilung um den Nukleolus, so bei den beim Wachstum der Gallenhyphenspitzen beteiligten Kernen. An Mitosen erinnernde Bilder (Abb. 12, c) sind nicht selten.

Die andere Sorte ist in einer Art von eiweißartiger Degeneration begriffen. Man beobachtet ihren eckigen Nukleolus in allen Übergängen mit den vom Haematoxylin stark gefärbten Eiweißkristalloiden. Außer den später eingewanderten Trägerkernen scheinen auch Abkömmlinge der sich vermehrenden

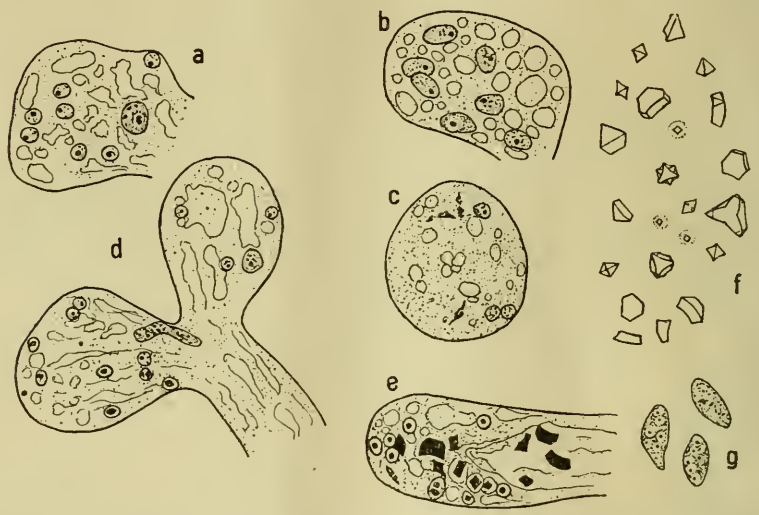


Abb. 12. Schnitte: a = Mucorkerne und Chaetocladiumkerne in einer Gallenblase. b = Chaetocladiumkerne in einem Teil der Galle. c = in Teilung begriffene Mucorkerne. d = verzweigter Teil der Galle mit normalen und degenerierenden Mucorkernen. e = Austreibung an einer älteren Galle mit Mucorkernen und den vielleicht aus ihnen bei der Degeneration entstehenden Kristalloiden. f = Mucorin-Kristalloide. g = Degenerierende Kernmassen unbestimmter Zugehörigkeit. 1 mm = 0,97 μ.

Gallenspitzenkerne dieser Umwandlung zu verfallen. Am deutlichsten läßt sich das an einzelnen, besonders stark mit Kristalloiden gefüllten Gallenhyphen beobachten (Abb. 12, e). An der Spitze der Hyphe sieht man wenige Mucorkerne mit auffallend eckigen Zentralkörpern, eine Mitose, und nach hinten zahlreiche kleinere und größere Kristalloide, die zum Teil noch vom Kernplasma umgeben scheinen.

Kristalloide[1] liegen auch zahlreich im infizierten Mucorträger und besonders an den Fusionsstellen, wo sich eine dichtere Plasmaansammlung im Träger befindet. Manche Träger bleiben infolge frühzeitiger starker Infektion kurz, die Sporangienbildung unterbleibt; in solchen können die Kerne auf Kosten der Kristalloide vollständig verschwunden sein.

Die Chaetocladiumkerne liegen meist einzeln in der Mitte der Gallenblasen, wie auch in den inneren Teilen der Galle. Ihre Teilung ist nicht mit Sicherheit zu beobachten. Bilder, wie sie der untere der beiden Chaetocladiumkerne auf Abb. 12, d, gibt, könnten als Mitose gedeutet werden. Chaetocladiumkerne dringen nie durch die Fusionsstelle in den Mucorträger ein. Die Degeneration der Mucorkerne im Träger hat innere Ursachen oder ist durch Toxine oder Stoffwechselprodukte des Chaetocladiums bedingt.

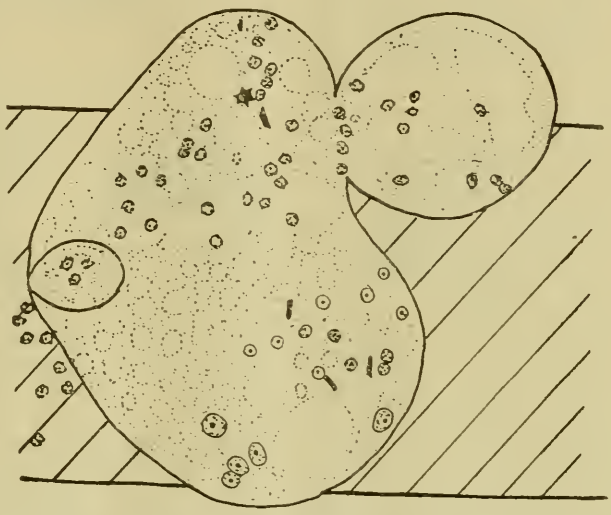


Abb. 13. Träger mit angeschnittener junger Galle. Einwanderung der Trägerkerne in die Galle. Chaetocladiumkerne und metamorphe Gallenmucorkerne. Kristalloide. 1 mm = 1,123 μ.

Die Stelle der Fusion beansprucht an älteren Gallen noch in anderer Beziehung Interesse. Die Lösung der zusammenstoßenden Wände findet bei der Trägerinfektion nicht auf der ganzen Fläche statt, sondern es bleiben schmale brückenförmige

[1]) Diese mit Hämatoxylin stark gefärbten, nicht doppelbrechenden Kristalloide aus einer eiweißartigen Substanz, dem »Mucorin«, bestehend, hat van Tieghem (Ann. Sc. Nat. 6. série, Bot. T. I (1875), p. 24ff.) von vielen Mucorineen beschrieben. Nur erscheinen sie bei dem vorliegenden Objekt noch bedeutend vielgestaltiger.

Reste der Trägerwand zwischen den Fusionslöchern stehen. Diese Brücken werden stark verdickt und färben sich sehr dunkel, so daß kleinere fensterförmige oder größere siebplattenähnliche Gebilde entstehen, die der Wand vielleicht die nötige Festigkeit geben, die großen und schweren Gallengebilde zu tragen. In ähnlicher Weise werden auch die nach innen gerichteten Falten der Gallenwand zwischen den basalen Teilen der Gallenblasen teilweise strebenähnlich verdickt. Bei jungen Gallen ist der Übergang zwischen verdickten und nicht verdickten Teilen der Wand ein allmählicher, bei älteren scheinen beide scharf begrenzt (Abb. 11).

Die Wiederholung der Infektionsvorgänge ist an den Träger-

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 16.

Abb. 14. Schnitt: Stadium vor sekundärer Infektion an der Trägergalle. 1 mm = 1,123 μ.

Abb. 15. Schnitt: Beginn der Wandbildung.

Abb. 16. Schnitt: Doppelte Infektion; rechts vor der Membranbildung, links Membran gebildet, Plasma zurückgewichen. 1 mm = 1,123 μ.

gallen weniger häufig als an den jungen Mycelgallen, doch kommt sie hier und da in etwas modifizierter Form auch an alten Gallen vor.

Eine der hackenförmigen, eine Gallenblase umwachsenden Hyphen (Abb. 14), sammelt Kerne in der Spitze an (Abb. 15). Die Spitze ist mit mehr durchsichtigem Plasma gefüllt. Die Zentralkörper der Kerne erscheinen zunächst ein wenig vergrößert. An der Grenze der hyalinen Zone erfolgt die Wandbildung, die das Spitzenstück des Chaetocladiumschlauchs abschneidet (Abb. 15 und 16). Etwas später werden die Wände zwischen der abgegliederten und der Gallenzelle an meist eng

begrenzter Stelle gelöst, die Fusion tritt ein (Abb. 17). Die Chaetocladiumkerne wandern in die Gallenblase (Abb. 18).

Die abgegliederte Zelle wächst nun anscheinend nicht mehr aus, die Sache verhält sich also etwas anders, als bei der primären Infektion. Es dürfte darauf ankommen, neue Chaetocladiumkerne in die Galle hineinzuschaffen. Die eingewanderten Chaetocladiumkerne sehen auch etwas anders aus, als die bei der primären Infektion ausgestoßenen. Sie haben meist eckige Form und die dem exzentrischen Zentralkörper oder Nukleolus gegenüberliegende Seite scheint stark gefärbt. Das Bild auf Abb. 19 deutet auf eine mehrfach wiederholte Gliederung an der Chaetocladiumhyphe, die Trennungswände zwischen Chaetocladium und der Galle sind nur unvollkommen perforiert.

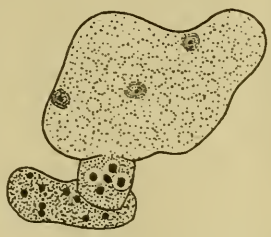


Abb. 17. Abb. 18.

Abb. 17. Schnitt: Fusion der Schröpfkopfzelle bei sekundärer Infektion. Einzelne Chaetocladiumkerne in der Galle. 1 mm = 1,123 μ.

Abb. 18. Dasselbe: Chaetocladiumkerne abweichender Struktur und ein Eiweißbläschen in die Galle übergetreten. 1 mm = 1,123 μ.

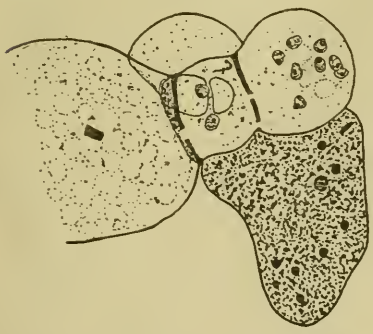


Abb. 19. Schnitt: Doppelte Abgliederung von Teilen des Chaetocladiummycels; lokal begrenzte Lösung der Fusionswand. 1 mm = 1,123 μ.

Aus den vergrößerten und erstarkten Gallen lösen sich auch hier wieder dicke Chaetocladiumhyphen los, deren Seitenzweige fruktifizieren. Durch ihr, zu dichten längsverlaufenden Bündeln fädiger Massen zusammentretendes, sehr stark gefärbtes Plasma und die zahlreichen

Eiweißbläschen kann man sie auch stückweise im Schnitt sofort erkennen. Auch in der Galle haben die zu ihnen hinleitenden Verbindungen dieselben Eigenschaften. Die Kerne der fruktifizierenden Träger sind sehr klein und nur die Zentralkörper deutlich sichtbar. Nach der Anlage der Sporangien wandert je ein Kern, unter Verringerung seines Durchmessers, durch das Sterigma in das Sporangium ein, die einzige Spore wird durch Teilung 4kernig, seltener bleibt sie auf der Zweikernstufe stehen, oder zeigt mehr als 4 Kerne.

B. Vergleichende Beobachtung am Lebenden.

Nachdem die zytologischen Verhältnisse im wesentlichen klargestellt waren, wurde zur Beobachtung am lebenden Material geschritten, um festzustellen, wieweit sich die Vorgänge der Infektion des Mucors durch das Chaetocladium hier verfolgen und ergänzen lassen und wie der zeitliche Ablauf der Erscheinungen ist.

Feuchte Kammern aus Glasplatte mit eingeschliffener ringförmiger Vertiefung und aufsetzbarem Glasring werden hergerichtet; nach Füllung der Vertiefung mit sterilem Wasser der Ring mit wenigen Tropfen flüssigen Agars aufgeklebt. Abgeflammte Deckgläser überschüttet man an der Pinzette mit Agar, läßt sie ablaufen, legt sie sodann in eine Schale mit der Schichtseite nach oben. (Deckgläser und Agarschicht müssen sehr dünn sein, um eine Beobachtung mit der Immersion zu gestatten.)

Nun wird eine Verdünnung von Mucor- und Chaetocladiumsporen hergestellt, bei der in eine Platinöse der Impfnadel etwa 1—2 Mucorsporen und etwa ein Dutzend Chaetocladiumsporen kommen, und von dieser Verdünnung je eine Öse pro Deckglas ohne Zerreißung der Agarschicht aufgetragen. Die beschickten Gläser kommen dann in üblicher Weise auf die Ringe der feuchten Kammern, wo sie vermöge der Agarschicht luftdicht schließen. Die sonst gebrauchte Verschmierung des Randes der Kammer mit Vaseline ist zu vermeiden, da leicht schädliche Stoffe aus ihr in den Agar diffundieren, was sich dann durch abnormen Wuchs der Mycelien äußert.

Die Sporen des Mucors keimen bei Zimmertemperatur (20°)

nach 8—10 Stunden, die des Chaetocladiums nach Abwerfung der sie umschließenden Haut des einsporigen Sporangiums in 15—16 Stunden. Nach etwa 22—24 Stunden haben die Mucormycelien mehrere Millimeter Durchmesser, die Chaetocladien sind bereit zur Infektion. Die der Infektion vorhergehenden Phänomene bedürfen einer besonderen Behandlung:

1. Chemotropische Anziehung zwischen Wirt und Parasit.

Die Hyphen des wachsenden Mucors können durch in der Nähe liegende Keimmycelien des Chaetocladiums stark beeinflußt werden (Abb. 20a). Eine Seitenhyphe des Mucors, die normal einen spitzen Winkel mit der Haupthyphe bildet, verzweigt sich mehrmals unter dem Einfluß des Chaetocladiummycels; der eine der neuen Myceläste wächst zunächst in einer der ursprünglichen entgegengesetzten Richtung, stellt dann sein Wachstum ein (Abb. 20b) und wendet sich einem zweiten Chaetocladiummycel zu, um unter nochmaliger Verzweigung unter diesem durchzuwachsen.

Mucor wird also von Chaetocladium chemotropisch angezogen. Chaetocladium reagiert zunächst überhaupt nicht auf Mucor, die Richtung seiner Keimachse steht in keiner Beziehung zur Lage der Mucorhyphen, nur die in nächste Nähe der Mucorhyphe gelangenden Spitzen der Seitenhyphen, seltener der Haupthyphen wenden sich ihr zu (Abb. 20a, unteres Keimmycel) und legen sich an sie an, um Schröpfköpfe auszubilden (Abb. 20b, S).

Erhöht sich die Konzentration des Nährbodens, so wird die Anziehung, die Chaetocladium auf den Mucor ausübt, ausgesprochener. Ganze Hyphenbündel können auf das Chaetocladiummycel zuwachsen (Abb. 21). Läßt man die mit einer Agarhaut (7% Malzextrakt, 3% Dextrose) versehenen Deckgläser vor dem Beschicken mit Sporen etwas an der Luft, so daß die Konzentration eine hohe wird, so reagiert der Mucor durch ein scharf in Haupthyphen und zuerst dicke, dann fein verästelte Seitenhyphen differenziertes Wachstum. Das Mycel wird nicht kreisförmig, sondern läßt einzelne Sektoren des Substrates frei. Dieses wird also nicht mehr systematisch durch-

wachsen und ausgenutzt. In diesem letzten Falle ist die Anziehung des Chaetocladiums auf den Mucor am stärksten:

Die jungen Chaetocladiummycelien werden von den sich stark verzweigenden Mucorhyphen spiralig umwachsen, man könnte fast sagen umrindet (Abb. 22) und bilden schließlich dicke Mycelknäuel.

Chaetocladium reagiert auf diese Umwachsung überhaupt nicht aktiv, sondern entwickelt sich ebenso wie ohne sie, insbesondere führt der innige Kontakt nicht zur Ausbildung von Schröpfköpfen über die normale Zahl hinaus.

Außer der chemotropischen Reizung, die auf eine gewisse Entfernung hinaus wirksam ist, üben die Chaetocladiumhyphen noch einen besonderen Reiz bei Berührung aus. Wächst eine Mucorhyphe in entgegengesetzter Richtung an einer Chaetocladiumhyphe vorbei, so berühren sich beide häufig gleichzeitig an verschiedenen Stellen. An diesen Stellen treten wohl unter dem Einfluß des Chaetocladiums oder seiner Enzyme leichte Verklebungen ein (Abb. 23). Die Mucorhyphe verlangsamt ihr Wachstum und regeneriert korrelativ unterhalb der Berührungsstelle Seitenzweige. Bei Chaetocladium sind die Berührungsstellen, die am normalen fortwachsenden Mycel immer vorhandenen Buckel. Bei Mucor werden die korrespondierenden Buckel bei der Berührung erzeugt, bleiben aber nicht in Kontakt, sondern werden durch das schwache interkalare Wachstum der Hyphenspitze etwas gegeneinander verschoben und anfänglich wieder gelöst. Die Folge ist eine verbeulte Form der Mucorhyphe. Die Schröpfköpfe entstehen später an den zu Seitenzweigen auswachsenden Buckeln des Chaetocladium. An größeren Mycelien werden die Spitzen der Haupthyphen nie mehr zu Schröpfköpfen umgebildet, als solche funktionieren immer Seitenorgane.

2. Die verschiedenen Formen der Infektion.

Die wachsende Spitze einer jungen Chaetocladiumhyphe oder eines Hyphenastes einer älteren kann im infektionsbereiten Stadium Mucorhyphen an Stellen verschiedenen Alters treffen.

Im Grenzfall trifft sie mit der Spitze auf die Spitze einer Mucorhyphe. Die Vorgänge spielen sich in zeitlicher Reihenfolge wie folgt ab: (vgl. Taf. I, Abb. 24).

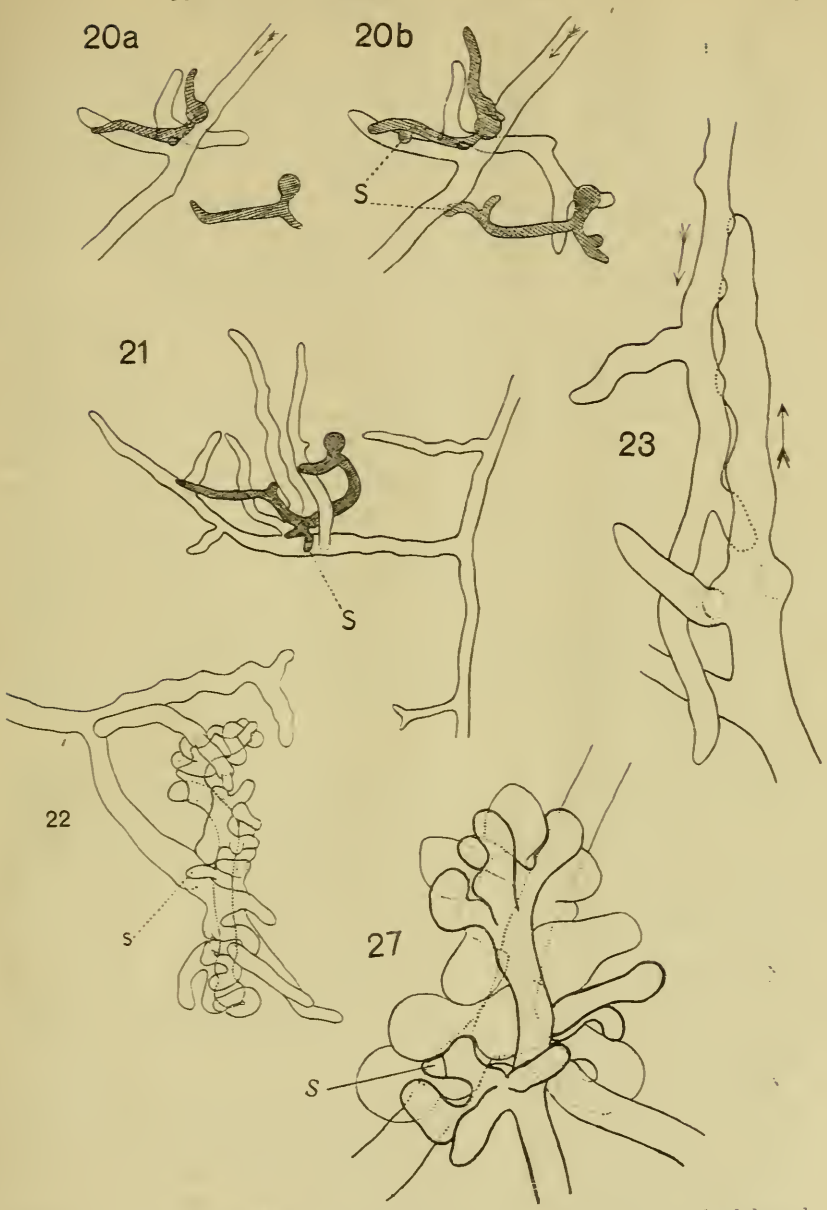


Abb. 20a und b. Nach dem Lebenden: Zwei aufeinanderfolgende, zeitlich um 10 Minuten differierende Stadien zeigen die gegenseitige chemotropische Anziehung von Mucor und Chaetocladium. 1 mm = 5,32 μ.

Abb. 21. Nach dem Lebenden: Hyphenbüschel vom Mucormycel auf Chaetocladium zuwachsend. 1 mm = 5,32 μ.

Abb. 22. Nach dem Lebenden: Von Mucorhyphen berindetes Chaetocladium-Keimmycel. 1 mm = 4,14 μ.

Abb. 23. Nach dem Lebenden: Beeinflussung einer wachsenden Mucorhyphe durch eine entgegenkommende Chaetocladiumhyphe. 1 mm = 2,02 μ.

Abb. 27. Nach dem Lebenden: Jüngere Mycelgalle mit sekundärem Schröpfkopf. 1 mm = 2,02 μ.

3.47h. Der Kontakt tritt ein.

3.57h. Die Mucorhyphe ist weitergewachsen, stellt aber jetzt allmählich ihr Wachstum ein. In ihrem Inneren geraten die Grana in der Nähe der Berührungsstelle und mit ihnen das Plasma in heftigste Zirkulation. Im Chaetocladium sind wegen des ganz hyalinen Plasmas keine Bewegungen festzustellen.

4.07h. Die Bewegung im Mucor ist zeitweise fast ganz sistiert.

4.17h. Die Chaetocladiumhyphe ist über die Mucorhyphe hinübergewachsen und hat sich nach unten gebogen. Ihr Plasma wird vakuolig und ist in starker Bewegung. Eine hyaline Zone tritt auf am Ort der späteren Trennungsmembran. Die Mucorhyphe hat ihr Wachstum eingestellt. Vakuolen sind in ihr aufgetreten. Die Chaetocladiumhyphe zeigt mehrere Buckel, sie hat sich interkalar verlängert und da ihre Ausgangsstelle am Chaetocladium-Hauptmycel und ihre Spitze am Mucor fixiert sind, etwas mehr verkrümmt.

4.22h. Die Querwand tritt rasch zwichen den mehr opaken Zonen des Plasmas auf, zuerst als ganz feine, schließlich als deutliche Linie. Vakuolen im Chaetocladium sind in steter Veränderung, meist in Form langgestreckter Bänder von der Querwand in die Hyphe hineinlaufend.

4.42h. Das Stadium bleibt unverändert. Der der Kopfzelle am nächsten liegende Chaetocladiumbuckel wölbt sich hervor.

4.55h. An der Mucorhyphe zeigt sich der erste Beginn der Durchbrechung der im Verhältnis zum Beobachter seitlichen Wand. Der Chaetocladiumbuckel ist zur Verzweigung ausgewachsen.

5.00h. Die Wand der Mucorhyphe ist auf breiter Basis gelöst, die Ränder klaffen etwas nach außen. Die nunmehr mit dem Mucor in Verbindung stehende Kopfzelle beginnt rapid zu wachsen.

Taf. I, Abb. 25 stellt einen zweiten Fall dar. Die Infektionshyphe des Chaetocladium trifft auf eine ältere Mucorhyphe in der Nähe einer Verzweigungsstelle. Eine an ihr entstandene Abzweigung tritt etwa gleichzeitig in Kontakt mit dem Ast der Mucorhyphe (5.45$^{h.}$). Das Wachstum dieser Abzweigung drängt nun die ganze Chaetocladiumhyphe mit anhängender (nicht sichtbarer) Spore vom Mucorast weg, und aus der annähernd parallelen in eine mehr senkrechte Richtung (6.05$^{h.}$). Dabei wird aber die Verbindung der Hauptspitze mit dem Mucor nicht gelöst. Es ist somit zweifellos, daß an der Hauptspitze, vielleicht auch an der Abzweigung eine Verklebung mit dem Mucor eingetreten ist, die hier dem ausgeübten Zug entgegenwirkt. 6.35$^{h.}$ sind beide Spitzen etwa gleich lang. Bei der Geschwindigkeit, mit der sich manche Prozesse abspielen, kann nur noch die obere Spitze beobachtet werden. 6.35$^{h.}$ ist sie von einer langgestreckten Vakuole durchsetzt, die in der Nähe der zukünftigen Membran verzweigt erscheint. Kurz darauf sieht man die im Innern des Kopfteils verlaufende Vakuolenspitze sich zurückziehen oder abtrennen, dann eine kaum merkliche Membran in der hyalinen Zone auftreten, die sich sehr rasch verstärkt und 6.38$^{h.}$ ihre definitive Stärke bereits erreicht hat. Die Reste der Vakuolen haben sich auf beiden Seiten der Membran abgerundet und liegen isoliert. Es folgt eine Zeit der Ruhe.

Das Plasma im abgeschnittenen Hyphenkopf wird etwas dichter (6.50$^{h.}$). Noch etwas später (7 : 10$^{h.}$) zeigen sich dunkle oder stark lichtbrechende Körnchen, die einen kreisförmigen Fleck der dem Mucor zugekehrten Membran umlagern. Ob sie im Mucor liegen oder im Chaetocladium, ist schwer zu entscheiden[1]. 7.25$^{h.}$ wird die Erscheinung noch einmal vergrößert dargestellt. Es ist die Lösung der Membranen an der kreisförmigen Stelle im Werk, deren genauer Moment sich aber hier nicht auf die Minute festlegen läßt. 7.35$^{h.}$ ist die Membran zweifellos gelöst. Der kreisförmige Umriß ist deutlich erkennbar, die Körner verändern ihre Lage in vertikaler Richtung. Das Anschwellen der Kopfzelle ist sofort nach der Lösung zu bemerken. Die Verbindung von Kopfzelle und Mucorhyphe wird in der Folge (7.35—7.45—8.30$^{h.}$) stark erweitert.

[1]) Nach Fall 3 vgl. S. 27 jedenfalls im Mucor.

Schon 7.10$^{h.}$ hat die Chaetocladiumhyphe, wohl veranlaßt durch die Sistierung des Wachstums an der Spitze, einen Seitenzweig unterhalb der Trennungsmembran gebildet, der auf die Kopfzelle zuwächst. 8.30$^{h.}$ ist an seinem basalen Ende ein zweiter Seitenweg entstanden, dessen Spitze dieselbe Richtung hat. Auch die Kopfzelle entsendet jetzt einen Fortsatz. Dieser und andere radiäre der Kopfzelle, die wir jetzt besser primäre Gallenzelle nennen, ausstrahlenden Gallenäste werden nun von den Abzweigungen der Chaetocladiumhyphe umwachsen und es kommt das Gebilde zustande, das wir bereits aus der zytologischen Untersuchung der Galle kennen, das sich aber im Lebenden wegen seiner großen Dicke nicht mit der Immersion beobachten läßt.

In einem dritten Falle (Taf. I, Abb. 26) trifft der Chaetocladiumkeimschlauch eine ältere Mucorhyphe mit großen Vakuolen (5.18^{h}), und zwar liegen die Achsen beider Organe in derselben Ebene. Die Chaetocladiumhyphe bildet ein Knie, das durch das Spitzen- und vordere Interkalarwachstum von der Mucorhyphe weggeschoben wird. Dieser Prozeß dauert bis zwischen 5.45 und 6.00^{h}, bis das Knie an einen Seitenzweig der Mucorhyphe anstößt und durch die Hemmung der Spitze ermöglicht wird, einen gewissen Druck auf die Mucorwand auszuüben. Dieser Moment scheint der Bildung der Membran unmittelbar vorauszugehen. 5.45^{h} sieht man eine doppelte langgestreckte Vakuole nach der hyalinen Spitze des Chaetocladiums verlaufen. 5.50 bis 5.55^{h} vereinigen sich beide. An ihrem oberen Ende sind sie in dauernder Veränderung, Teilvakuolen lösen sich los, wandern auf- und abwärts, verbreiten sich in der Gegend der späteren Wand. 5.55^{h} ist ein terminaler, nach unten konisch zulaufender Plasmapfropf in der Spitze abgegliedert. Die unmittelbar mit der ersten Spur der Wand auftretende Trennungsvakuole schneidet den unteren Zipfel des Konus ab[1]. 4 Minuten später, um 6,00^{h}, ist die Wand in voller Stärke gebildet, über

[1]) Von dem Übrigbleiben einer Plasmaverbindung, wie man es nach den Beobachtungen A. Mayers (Bot. Zeitg. 1902. **60**, 145) erwarten sollte, wird nichts bemerkt. Auch tritt die Wand nicht unter ringförmiger Abschnürung des Plasmas von außen nach innen auf, sondern spontan auf dem ganzen Querschnitt. Trotzdem ist das Vorhandensein von Plasmaverbindungen nicht ausgeschlossen.

ihr liegen noch einige kleine Vakuolen, die allmählich in dem nun dichter werdenden Plasma verschwinden. Es folgt die Zeit der Ruhe, während der die Lösung der die Kopfzelle von dem Mucorplasma trennenden Membranen vorbereitet wird.

Diese Ruhe ist jedoch nur eine scheinbare. Es lassen sich nämlich bei dieser günstigen Lage der Chaetocladiumkopfzelle in ihr lebend und ohne Färbung einzelne Kerne beobachten, die in dauernder Umlagerung begriffen sind. 6.35^h und 6.42^h bemerkt man eine Vertiefung in der Wand des Mucors, die des Chaetocladiums wird nicht getrennt wahrgenommen. 6.46^h ist die Verdünnung breiter geworden. Die Grana des zirkulierenden Plasmas in der Mucorhyphe rutschen nicht mehr hemmungslos an der bedrohten Stelle vorbei, sondern verweilen häufig eine Weile vor ihr. Endlich, 6.50^h, ist der große Moment gekommen: Das erste Granum marschiert aus dem Mucor in die Kopfzelle.

Das Wachstum der Gallenzelle beginnt, die Kerne treten auseinander. Neue Grana und Mucorplasma wandern ein. Unterhalb beginnen die die Galle umwachsenden Hyphen zu sprossen.

Man unterscheidet also bei dem Vorgang der Infektion zwei getrennte Phasen; die erste dauert vom Augenblick der ersten Berührung der Mucorhyphe durch die Chaetocladiumhyphenspitze bis zur Abschnürung der Spitze in den drei Fällen, 35, 33 und 38 Minuten, ist also annähernd dieselbe. Die zweite ist bestimmt durch die Zeit von der Wandbildung bis zur Lösung der Membranen am Mucor. Sie dauert 33, 57 und 54 Minuten. Die Differenz zwischen dem ersten Fall und den beiden folgenden ist verständlich, wenn man beachtet, daß im ersten Fall die dünne Wand einer jungen Hyphe, in den beiden anderen die dickere der älteren Hyphe durchbrochen werden muß. Bei der Trägerinfektion dürfte die zweite Phase noch länger dauern.

3. Entwicklung der Galle nach der Infektion.

Die weitere Verfolgung der Galle bietet, soweit sie möglich ist, gegenüber den schon im zytologischen Teil geschilderten Verhältnissen keine Besonderheiten, nur schließen die Hyphen der älteren Galle ungleich fester zusammen, als es bei dem

fixierten Material den Anschein hat, bei dem sich nach Aufhebung des Turgors der Hyphendurchmesser verringert. Abb. 27 gibt das nicht ganz auflösbare Bild einer jungen Galle und zeigt, wie die Chaetocladiumhyphen die verzweigte Gallenzelle umschließen und bei S zu einer sekundären Fusion schreiten. Auch an den Brefeldschen Bildern[1] kann man an der Form der die Gallen zusammensetzenden Hyphen einzelne zu Chaetocladium oder zur Galle gehörigen Teile unschwer unterscheiden, wenn Brefeld auch von der zwiefachen Natur der Gallenelemente nichts wußte, so hat er sie doch abgebildet.

Bei älteren Gallen wird die Beobachtung immer schwerer, weil die Stärke der optischen Systeme mit dem vergrößerten Bedarf an Objektabstand sinkt, doch kann man die gelbliche Färbung der Gallenteile wahrnehmen, die von eingeschlossenen Öltropfen herrührt, während Chaetocladium keine merklichen Mengen von Öl speichert.

In diesem Stadium ist die Galle an einem Wendepunkt angelangt. Diente sie bisher als Speicherorgan, so beginnt jetzt der Abbau des Gespeicherten. Einzelne, die Gallenblasen umwachsende Hyphen von Chaetocladium, verlieren ihre Tendenz zum Umwachsen der Galle oder diese ihre Anziehungskraft, und wachsen, unter Reduktion ihres Durchmessers, frei aus dem Substrat und in die Luft, um sich dort zu verzweigen und die bekannten wirteligen Fruchtstände zu bilden. Die Galle wird dabei fast vollkommen entleert. Es bleiben nur wenige gelbliche Öltropfen und aus dem Stoffwechsel ausgeschiedene Kristalle.

C. Die Deutung der Beziehungen zwischen Chaetocladium und Mucor.

1. Der Weg des Stoffaustausches.

Von vorwiegender Bedeutung für die Beurteilung des Verhältnisses eines Parasiten zu seinem Wirt sind vor allem die zwischen beiden vermittelnden Organe. Das Haustorium des Chaetocladiums, der Schröpfkopf, wie man dieses Organ wegen seiner entfernten Analogie mit dem betreffenden Instrument nennen kann, verdient in erster Linie Beachtung. Man vergegenwärtige sich die Vorgänge, die zu seiner Bildung führen:

[1]) Brefeld, O., Bot. Untersuch. über Schimmelpilze. Lpzg. 1872. I. T. III. Fig. 8.

Ein junges Chaetocladiummycel übt eine anziehende Kraft auf die in seiner Nähe wachsenden Hyphen des Mucors aus (erste Anziehung). Seine Mycelspitzen geraten dabei zunächst passiv in die Nähe der Mucorhyphen und legen sich an sie an (zweite Anziehung, die nur auf kürzeste Distanz wirksam ist). Die Hyphenspitze verklebt mit der Wand der Mucorhyphe. Der Kontakt wirkt als Reiz. Die Reaktion besteht in der schwachen Verdickung der Hyphenspitze, in der Ansammlung von Kernen, in der Einstellung des Wachstums und endlich in der Abschnürung der Spitze durch eine Membran. Der Schröpfkopf ist fertig. Die Verzweigung der Chaetocladiumhyphe hinter dem Schröpfkopf kann zunächst als Korrelationserscheinung verstanden werden. Die eigene, sowie die angrenzende Mucormembran werden nun vermutlich unter Mitwirkung der eingeschlossenen Chaetocladiumkerne gelöst. Sowie sie durchbrochen, treten Plasma und Kerne des Mucors in die Schröpfkopfzelle oder primäre Gallenzelle ein, die sofort mit dem Wachstum beginnt und sich verzweigt. Die vom Chaetocladium erzeugte primäre Gallenwand wird vom Mucor übernommen. Die Funktionen der Chaetocladiumkerne in der Galle sind, da sich ihre Teilung und Vermehrung nicht nachweisen läßt, wohl nur sekretorische. Die Gallenzelle wächst und verzweigt sich. Sie ist heterokaryotisch oder, was dasselbe heißt, zur Mixochimäre geworden, und steht mit dem homokaryotischen Mucor in offener Verbindung. Von Chaetocladium ist sie durch eine chaetocladiumeigene Membran getrennt oder mit ihm verbunden: Das Chaetocladiumplasma in der Galle könnte durch Plasmodesmen mit dem Plasma seiner Stammpflanze in Verbindung stehen, wenn auch die Form der Wandbildung nicht gerade dafür spricht. Jedenfalls bildet die Trennungswand zwischen Chaetocladium und der Galle eine Stelle, die für den Stoffaustausch zwischen Wirt und Parasit besonders günstig scheint.

Quetscht man den Inhalt einer Galle durch aufgelegte Deckglasfragmente in die Mucorhyphe hinüber, so sollte man bei der Mixochimärennatur des Plasmas eine Gallenregeneration an anderer Stelle der Hyphe erwarten. Dieser allerdings nur mit älteren Gallen gemachte Versuch ergab ein negatives Resultat. Die mit Gallenplasma erfüllten Teile der Mucorhyphe starben

ab, während sonst abgetrennte Teile dickerer Hyphen Sporangien zu regenerieren pflegen. Der Versuch wird wiederholt werden. Jedenfalls kann der Mißerfolg darauf beruhen, daß das Chaetocladiumplasma, losgelöst von der Verbindung mit der Mutterhyphe, nicht selbständig lebensfähig, auch das Mucorplasma an der Regeneration verhindert.

Wenn dies stimmte, hätten wir hier eine komplizierte Form der Aussaugung des Mucors gewissermaßen durch plasmatische kernhaltige Fortsätze; in ähnlicher Weise, wie dies bei Piptocephalis der Fall ist, nur daß bei diesem obligaten Parasiten dem Hyphenappressorium feine, aber deutlich sichtbare, vermutlich kernlose, plasmatische Haustorien entspringen, die in den Mucor eindringen, wenn es sich nicht um feine Hyphen handelt, wie man sie bei Syncephalis auf den Van Tieghemschen Zeichnungen zu sehen glaubt.

Indessen ist die ganze Deutung der Trennungswand als Brücke und der Aussaugung des Mucors durch protoplasmatische Fortsätze des Chaetocladiums wahrscheinlich unrichtig. Erstens sieht man nichts von diesen, zum andern erfährt das Chaetocladiumwandfenster in der Gallenmembran bei der weiteren Entwicklung der Galle keine spezifische Ausbildung. Die Stelle ist überhaupt nicht mehr aufzufinden, da sie durch das Auswachsen der Gallenzelle und des angrenzenden Chaetocladiumastes zu einem Teil der berührenden Wände zwischen parallelen Organen zu werden scheint.

Wir brauchen sie auch gar nicht, denn es besteht eine andere weit ausgedehntere Möglichkeit der Diffusion zwischen Chaetocladium und der Galle:

Die unterhalb des Schröpfkopfs entsprossenen Chaetocladiumhyphen wachsen nämlich auf die Abzweigungen der Galle zu (dritte Anziehung) und zwischen ihnen hindurch. Dabei schmiegen sie sich eng an jene an, sie hackig umwachsend und vergrößern so die Berührungsfläche. Am Ende bilden sie einen festen Körper mit der Galle. Ohne Zweifel ist die Diffusionsmöglichkeit hier in weitem Maße zwischen beiden Elementen gegeben.

Auf der anderen Seite findet zwischen Mucor und Chaetocladium keine Berührung statt, die auf einen Stoffaustausch schließen ließe, wie etwa zwischen Mucor parasiticus Bainier

und seinen Wirten, wo blasige Anschwellungen des Parasiten von handförmig verzweigten Hyphen des Wirts umwachsen werden, denen der hier scheinbar passive Parasit Stoffe entnimmt[1].

Nur auf der mixochimären Galle vermag Chaetocladium zu parasitieren und damit erhellt als Bedeutung dieser natürlichen Heterokaryose — sofern man von dem ebenfalls notwendigen, von Piptocephalis und Mucor parasiticus auch ohne Kernübertragung ausgeübten Reiz zur Gallenbildung absieht — die Funktion der Pionierkerne im artfremden Plasma:

Die Plasmahaut des Mucor permeabel zu machen für den Durchgang der benötigten Stoffe.

Wie die beiden Protoplasten miteinander gemischt sind und wie sich diese Mischung in der Zusammensetzung der Plasmahaut der Galle äußert, entzieht sich der Kenntnis. Gallen und Mucorplasma sehen sich in der älteren Galle vollkommen gleich. Auch Färbungen am Lebenden und Toten ergaben noch keine sicheren Resultate.

Außer der Beeinflussung der Plasmahaut durch die Chaetocladiumkerne könnte man auch die unter ihrem Einfluß bewirkte Änderung der chemischen Zusammensetzung der Membran für möglich halten. Umfangreiche Prüfungen mit zahlreichen Farbstoffen und Reagentien ergaben bis jetzt, daß die Membranen von Chaetocladium, Mucor und Galle bezüglich ihrer chemischen Konstitution identisch sind. Sie bestehen aus Pilzzellulose und Pektinstoffen ohne besondere Schichtung. Die Gallenwand ist aber weitaus die dünnste. Auch die Verstärkungsbalken der Gallenbasis zeigten keine besondere Reaktion, doch deutet ihre starke Färbbarkeit auf einen eiweißartigen Bestandteil.

2. Eine andere Bedeutung des Schröpfkopfes.

Vergleicht man den fakultativen Parasitismus des Chaetocladiums mit dem obligaten der hauptsächlich von Brefeld und van Tieghem beschriebenen Gattung Piptocephalis, so läßt sich bemerken, daß sich auch bei ihr unterhalb der Appressorien eine Galle entwickelt, aber nur, solange die befallenen Hyphen jung und wachstumsfähig sind. Beeinflußt durch die

[1]) Vgl. Bainier, Bull. soc. myc. de France, T. XIX, S. 153, zitiert nach Lendner, A., Les Mucorinées de la Suisse, Berne. 1908. S. 70, 71. Fig. 24.

außerordentlich feinen protoplasmatischen Fäden oder Haustorien (ob es sich um sehr feine Hyphen handelt, ist nicht sicher), die von den Haftscheiben ausgehen, verzweigt sich die Mucorhyphe und bildet zahlreiche kurze Äste, die jedoch nicht blasenförmig anschwellen. An den kutinisierten Sporangienträgern, die von Appressorien vollsitzen können, unterbleibt die Gallenbildung.

Aus diesem Vergleich erhellt, daß man dem Schröpfkopf auch die Bedeutung zuerkennen muß, den kutinisierten Trägern des Mucors an der Stelle der Infektion gewissermaßen embryonales Gewebe hineinzutransplantieren, das vom Mucorplasma als arteigen angenommen wird und vermöge dessen der Träger auch an nicht mehr wachstumsfähigen Stellen auswachsen kann.

An Trägern, die vom Substrat gelöst, seitlich neue Träger regenerieren, beobachtet man eine Aufreißung der kutinisierten Membran.

Könnte man bei der Infektion nach der Lösung der Mucormembran Chaetocladium vom Schröpfkopf trennen, so würde man am Träger eine Galle erhalten, die schließlich dem Aufhören des Einflusses der wenigen Chaetocladiumkerne zu einem Bündel sekundärer Träger auswachsen müßte. Leider erscheint der Versuch technisch kaum möglich.

3. Heterokaryotische Spaltung.

Die sekundären Infektionen der fertigen Galle sind leicht verständlich, wenn man sich die vegetative Spaltung vor Augen hält, die bei den künstlichen und auch bei natürlichen (neutralen Mycelien) Mixochimären des Phycomyces beobachtet wurde, und wie sie zwischen den Kernen der homothallischen Mucorineen bei der Zygotenbildung vielleicht regelmäßig auftritt. In manchen Ästen des heterokaryotischen Mycels kann sich die eine Kernsorte sammeln und der Ast als homokaryotische Variation auswachsen. Wenn also an der Galle ein reiner Mucorast entsteht — und daß er entsteht, ist bei der geringen Zahl der Chaetocladiumkerne verständlich —, so erlischt seine Permeabilität für die anliegende Chaetocladiumhyphe; eine reine Mucorhyphe reizt Chaetocladium auf eine unbekannte Weise zur Infektion, durch diese wird der anormale Zustand der Galle

behoben und durch neuinjizierte Kerne samt Plasma die Heterokaryose wiederhergestellt.

Tatsächlich wurde in einem Fall in einer feuchten Kammerkultur eine Galle beobachtet, die vom Chaetocladium durch einen normalen Schröpfkopf gebildet, aber nicht von Hyphen umwachsen wurde. Die Gallenäste waren ungewöhnlich verlängert und wenig verzweigt. Leider gelang es nicht, die Galle zu isolieren.

Chaetocladium scheint sich aus der Vereinigung nicht selbständig machen zu können. Ob hieran die vielleicht mangelnde Teilungsfähigkeit seiner Kerne, oder ein anderer Umstand schuld ist (stellt es doch nur den kleinsten Teil des Plasmakörpers der Galle), kann nicht entschieden werden.

Die Sporen des Mucors und die aus ihnen hervorgehenden Mycelien sind immer chaetocladiumfrei, wie schon Brefeld, zuerst von der anderen Ansicht ausgehend, konstatierte. Es gibt hier keine mykoplasmatische Übertragung des Parasiten auf die nächste Sporengeneration, die bei einer Mixochimäre wohl denkbar wäre. Diesen Gipfel des Raffinements hat Chaetocladium trotz seines sonst so merkwürdigen Verhaltens noch nicht erstiegen.

4. Die mögliche Entstehung des sikyotischen[1] Parasitismus.

Chaetocladium tritt mit Mucor in Verbindung durch eine Fusion nach vorhergegangener Querwandbildung. Die Fähigkeit zur Bildung von Fusionen ist bei Mucorineen wenig verbreitet. Ein seltener Fall ist von van Tieghem bei Chaetocladium beobachtet. Regelmäßig treten sie auf bei Mortierella und Syncephalis. Alle diese Fusionen gehören zur Kategorie der Zweigbrücken und Berührungsbrücken. Wenn dabei — so bei Asco- und Basidiomyceten eine Querwand gebildet wird, so geschieht dies nach der Fusion. Bei den Mucorineen ist über die Querwandbildung nichts genaueres bekannt.

Vor der Fusion, wie beim Schröpfkopf von Chaetocladium, bilden ihre Wand die Fusionszweige der Hymenomyceten bei der Schnallenbildung[2]. Es folgt auch hier nach Lösung der

[1]) Von σικυα = Schröpfkopf.

[2]) Kniep, H., Zeitschr. f. Bot. 1915. **7**, 369.

Membranen ein Kernübertritt. Doch steht die Erscheinung hier im Zusammenhang mit der Kernverteilung im diploiden Mycel und kann mit den Vorgängen bei Chaetocladium wohl kaum verglichen werden.

Da wir bei den vegetativen Fusionen keine Analoga finden, müssen wir bei den sexuellen suchen gehen.

Die Progametangien der Mucorineen entstehen aus einander berührenden haptotropisch gereizten Hyphen; diese schwellen an und platten ihre Spitzen aneinander ab. Diese Spitzen werden durch Wände abgeschnitten und so zu Gametangien. Die trennende Membran unterliegt der Auflösung von der Mitte her. Plasma und Kerne werden in der Zygospore vereinigt.

Betrachtet man die Sache von der Seite des +- oder —-Astes allein, so tritt die vollkommene Homologie mit den Infektionsvorgängen bei Chaetocladium zutage. Nur werden hier Kerne und Plasma in den Mucor hineintransplantiert und nicht in die Zygospore, auch hier wächst ein Teil der Hyphenwand aus, wenn auch zur Galle.

Bei dem +- und —-Mycel einer heterothallischen, bei den +- und —-Zweigen einer homothallischen Art müssen wir feine chemisch-physiologische Differenzen zwischen beiden Geschlechtern voraussetzen, die, wie bekannt, selbst zwischen verschiedenen Arten zur Geltung kommen und zur teilweisen[1] oder vollständigen[2] Kopulation führen können. Selbst zwischen weit enfernten Arten und Gattungen bestehen diese Versuche sexueller Betätigung auslösenden Qualitäten. Kann man doch mit den beiden Geschlechtern einer Mucorinee eine ganze Reihe anderer Arten und Gattungen, oder sogar den Sexualästen einer homothallischen, auf ihre +- oder —-Qualität prüfen[3].

Ähnliche innere Unterschiede und Verwandtschaften bestehen aber auch zwischen Wirt und Parasit. So wächst Chaetocladium Brefeldi nur auf Mucor mucedo und Rhizopus nigricans,

[1]) Blakeslee, Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Ac. of Arts and Sciences. 1904. **40**, 305.

[2]) Saito, K., und Naganishi, H., Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen Mucor-Arten. Bot. Mag. Tokyo. 1915. **29**, 149—154. Ref. Bot. Centralbl. **132**, 344—345.

[3]) Blakeslee, l. c. und Science. 1913. N. S. **37**, 880.

dagegen nicht auf zahlreichen anderen Mucorarten; Chaetocladium Jonesii auf den meisten Mucorarten und Rhizopus, aber nicht auf Phycomyces nitens[1].

Maßgebend sind hier für den Eintritt der Infektion wie dort für den der Kopulation Unterschiede in der Konstitution der Protoplasten, denn Chaetocladium parasitiert nicht auf sich selbst, auch Verwandtschaften, denn Chaetocladium parasitiert nur auf Mucorineen und trifft unter diesen noch eine Auswahl.

Ob nun diese hypothetischen sexuellen Stoffe mit dem den Parasitismus auslösenden teilweise identisch sind, oder ob es sich bei den den Parasitismus auslösenden nur um Nährstoffe handelt, die bei den nicht befallenen Arten mit Schutzmitteln kombiniert sein könnten, ist heute nicht zu entscheiden, die Möglichkeit anzudeuten, ist schon gewagt. Aufklärung würde man vielleicht erhalten, wenn man die beiden Geschlechter des vermutlich heterothallischen Chaetocladiums mit den beiden Geschlechtern des Mucors kombinieren könnte.

Bestände eine Beziehung, derart, daß das Chaetocladium +- oder —-Mycel nur auf einem der beiden Mucorgeschlechter parasitieren könnte, so wäre es wenigstens nicht mehr verwogen, die Möglichkeit der Entstehung des sikyotischen Parasitismus auf dem Wege der Sexualfunktion anzudeuten.

Anmerkung. Die Behandlung der chemisch-physiologischen Seite der Beziehungen zwischen Chaetocladium und seinen Wirten wird in einer späteren Publikation erfolgen.

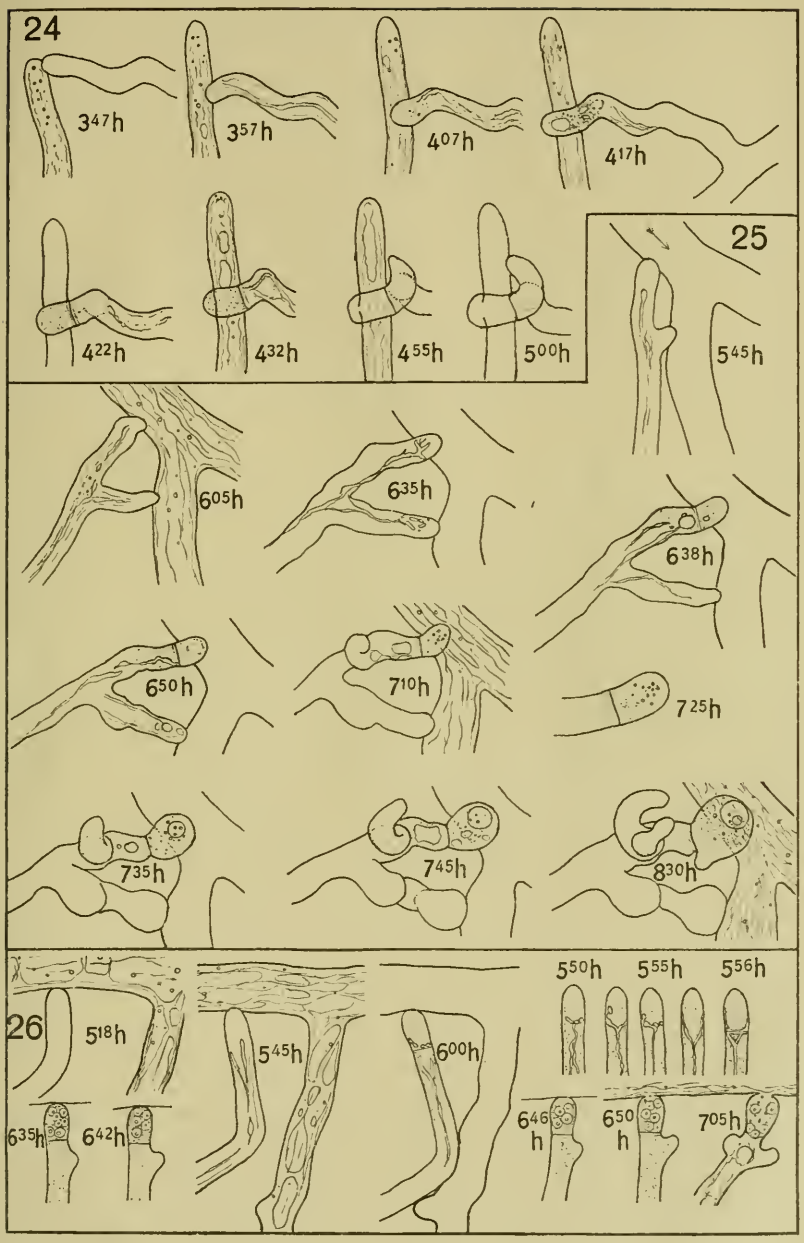
Ein Teil dieser Arbeit entstand im Frühjahr 1919 in Geisenheim, als ich durch die Besetzung des Brückenkopfes Mainz an der Ausreise verhindert war. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Wortmann und Herrn Prof. Dr. Lüstner bin ich für die Gewährung der Arbeitsmöglichkeit an der pathologischen Abteilung der Preußischen Lehranstalt für Obst- und Weinbau zu besonderem Danke verpflichtet. Der Verfasser.

Tafelerklärung.

Abb. 24. Nach dem Lebenden: Aufeinanderfolgende Stadien der Infektion. Mucor- und Chaetocladiumhyphe treffen mit der Spitze aufeinander; genauere Erklärung im Text. 1 mm = 2,02 μ.

Abb. 25 und 26. Nach dem Lebenden: Chaetocladiumhyphen mit der Spitze auf ältere Hyphen treffend. Weiteres im Text. 1 mm = 2,02 μ.

[1]) Brefeld, l. c. und Schimmelpilze. 1881. **4**, 56.



Burgeff. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Burgeff Hans

Artikel/Article: Über den Parasitismus des Chaetocladium und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. 1-35