

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 11 · NUMMER 13 · 1978

FILM C 1079

**Sexuelle Fortpflanzung von
Saprolegnia mixta
(Saprolegniaceae)**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, schwarzweiß, 75 m, 7 min (24 B/s). Hergestellt 1961 und 1970, veröffentlicht 1971.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus der Botanischen Abteilung des Institutes für Meeresforschung Bremerhaven, Dr. A. GAERTNER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Kamera und Schnitt: E. HEYSE und H. H. HEUNERT.

Zitierform:

GAERTNER, A., und INST. WISS. FILM.: Sexuelle Fortpflanzung von *Saprolegnia mixta* (Saprolegniaceae). Film C 1079 des IWF, Göttingen 1971. Publikation von U. G. SCHLÖSSER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 11, Nr. 13/C 1079 (1978), 11 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Doz. Dr. U. G. SCHLÖSSER, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, D-3400 Göttingen.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien von etwa 500 Seiten zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus 4 Lieferungen mit einer entsprechenden Zahl von Einzelheften; jährlich erscheinen 1–4 Lieferungen in jeder Sektion.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 2 10 34

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

ALWIN GAERTNER, Bremerhaven, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1079

Sexuelle Fortpflanzung von *Saprolegnia mixta* (Saprolegniaceae)

Verfasser der Publikation: UWE GERT SCHLÖSSER, Göttingen

Mit 1 Abbildung

Inhalt des Films:

Sexuelle Fortpflanzung von *Saprolegnia mixta*¹ (Saprolegniaceae). An kurzen Seitenhyphen entsteht das Oogon unter Einströmen granuhaltigen Plasmas. Wenn dessen Septum angelegt wird, sind bereits Wandtöpfe, die späteren Befruchtungsporen, erkennbar. Antheridialhyphen wachsen auf das Oogon zu, legen sich diesem an und grenzen je ein Antheridium ab. Daraufhin werden im Oogon unter lebhafter Plasmabewegung Eier differenziert. Von den Antheridien wachsen durch die vorgebildeten Töpfe der Oogonwand Befruchtungsschläuche zu den Eiern. Eier werden auch in Abwesenheit von Antheridien differenziert. Die Zygoten keimen durch die Töpfe der Oogonwand zu neuem Mycel aus.

Summary of the Film:

Sexual Reproduction of *Saprolegnia mixta* (Saprolegniaceae). The oogonium originates from short side hyphae while granulecontaining plasma is streaming in. Pits of the oogonium wall, the later pores of fertilization, are already distinguishable when its septum is formed. Antheridial hyphae grow to the oogonium and cling to it each separating an antheridium. After this the eggs are formed in the oogonium while the plasma shows violent movement. Fertilization tubes grow through the preformed pits of the oogonium wall to the eggs. Eggs can also be formed in the absence of antheridia. The zygotes germinate through³ the pits of the oogonium wall to form new mycelium.

Résumé du Film:

La reproduction sexuée de *Saprolegnia mixta* (Saprolegniaceae). Sur les flancs des hyphes naissent des renflements sphéroïdaux. Au debout ils sont remplis par protoplasma granuleux et séparés du thalle par une cloison. Ces renflements forment les oogones, dont leur paroi est munie des perforations. D'autre part, des filaments mâles naissent vers les oogones et viennent s'appliquer sur les oogones après avoir isolé une anthéridie par une cloison. Ensuite, en mouvant vivement, le protoplasme des oogones se différencie en plusieurs œufs. Les anthéridies envoient des hyphes à travers les perforations des oogones et fécondent les œufs. La formation des œufs peut arriver aussi en l'absence des anthéridies. Les zygotes germent et leurs hyphes poussent à travers les perforations des membranes cellulaires des oogones.

¹ *Saprolegnia mixta*: Nach COKER [2] und SEYMOUR [15] ist dieser Name heute als Synonym von *S. ferax* (Gruith) Thuret anzusehen. Vgl. im folgenden Text S. 6.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Saprolegniales (Übersicht: DICK [7]) gehören zu den Oomyceten. Diese Klasse steht unter den Pilzen verwandtschaftlich ganz isoliert. Zwei ihrer allgemeinen Merkmale, eine chitinfreie, Glucan und Cellulose enthaltende Wand und die spezielle heterokonte Begeißelung der Planosporen (= Zoosporen) weisen eher auf phylogenetische Beziehungen zu heterosiphonalen Algen der Chrysophyta (KREISEL [11]). Zwei weitere Merkmale sind ebenfalls bei keiner anderen Pilzklasse zu finden: die spezielle Art der sexuellen Fortpflanzung in Form einer Oogametangiogamie und die Diplonten-Natur mit genetischer Meiosis (DICK and WINTIN [8]).

Man kennt heute 20 *Saprolegnia*-Arten (SEYMOUR [15]), die vorwiegend nach Merkmalen der sexuellen Fortpflanzungsorgane unterschieden werden. Deren natürliches Vorkommen ist an feuchtes Milieu gebunden, d.h. an Süßwasser und Boden. Meist handelt es sich um Saprophyten, wenige Arten sind fakultative Parasiten an Fischen oder Niederen Wasserorganismen (*S. diclina*, *S. ferax*, *S. parasitica*). Die Kultur gelingt ohne weiteres mit Protein oder Aminosäuren enthaltende Medien, wie z.B. Fleischextrakt-Gelatine, Malzextrakt-Peptonagar oder auf Insektenleichen, zerspaltenen, gekochten Hanfsamen oder anderen proteinreichen Samen der Leguminosen bzw. Gramineen in Wasser. Methoden zur Isolierung und Kultur geben KLEBS [10], SEYMOUR [15] und STEVENS [16] an.

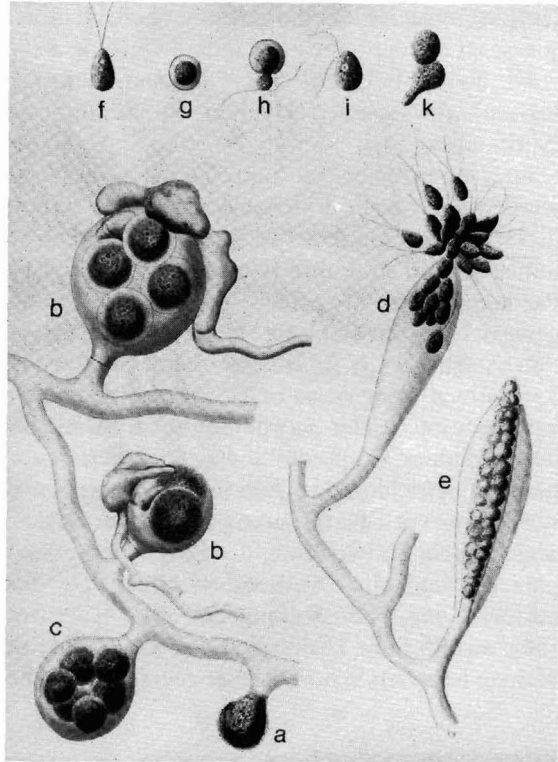
Bau und Entwicklungsgeschichte der Gattung *Saprolegnia* sind seit den klassischen Arbeiten von PRINGSHEIM [12] und DE BARY [3], [4], [5] in den Grundzügen bekannt. Der Vegetationskörper ist ein coenocytischer (ohne regelmäßige Septierung), verzweigter Fadenthallus (= Hyphenmycel) mit Apikalwachstum. Nur die Fortpflanzungsorgane sind stets durch ein unperforiertes Septum abgegrenzt. Die Art der Fortpflanzung – asexuell durch Planosporen, die in Sporangien entstehen oder sexuell durch einen besonderen Modus der Oogamie – wird völlig von Umweltbedingungen bestimmt, vor allem von der Ernährung, wie die eingehenden Untersuchungen von KLEBS [10] erwiesen haben. Die Fortpflanzungsorgane sind auf Abb. 1 dargestellt.

Sexuelle Fortpflanzung

Unter Berücksichtigung der zahlreichen früheren lichtmikroskopischen Beobachtungen von *Saprolegnia*-Arten (Übersicht von DICK [6]) sowie cytologischer Arbeiten (BRYANT and HOWARD [1], FLANAGAN [9]) läßt sich nach den Details des vorliegenden Films der Verlauf der sexuellen Fortpflanzung von *Saprolegnia ferax* (syn. *S. mixta*) folgendermaßen beschreiben:

Der Pilz ist monözisch und selbstcompatibel. Die Sexualorgane entstehen in der Regel, wenn sich das Substrat erschöpft. Das diploide Mycel erzeugt zunächst Oogonitiales, d.h. Hyphenenden oder kurze Seitenhyphen schwellen apikal kugelig an, wobei reichlich Grana enthaltendes Plasma einströmt. Hat die Initiale annähernd ihre Endgröße erreicht, so grenzt sie sich basal mit einem unperforierten

Septum ab. In dem so entstandenen Oogon liegt wandständig ein vielkerniges Plasma um eine große Zentralvakuole. Bereits jetzt enthält die Oogonwand mehrere „Tüpfel“, die späteren Befruchtungspori. Der Trägerhyph des Oogons oder benachbarten Hyphen entspringen eine bis mehrere Seitenhyphen, die – offensichtlich chemotropisch gesteuert – auf das Oogon zu wachsen und sich diesem anlegen.



a: Junges Oogon; b: reifes Oogon mit Eiern, ein Antheridium hat sich angelegt und ist mit einem Befruchtungsschlauch hineingewachsen; c: Oogon mit Parthenosporen, die in Abwesenheit eines Antheridiums entstanden sind; d: Sporangium während der Planosporen-Freisetzung; e: reifes Sporangium nach Durchwachsen eines älteren entleerten Sporangiums („Proliferation“); f: primäre Planospore; g: Cyste; h: indirekt keimende Cyste; i: sekundäre Planospore; k: direkt mit Keimschlauch keimende Cyste

Abb. 1. Fortpflanzungsstadien von *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret (= *S. mixta* de Bary) nach KALBERLAH aus KLEBS (1899)

Sie grenzen apikal einen sich keulig etwas erweiternden Teil durch ein Septum ab, das vielkernige Antheridium. Im Antheridium wie im Oogon laufen nun synchron Reduktionsteilungen ab (FLANAGAN [9]).

Durch die vorgebildeten Befruchtungsporen der Oogonwand wachsen feine Befruchtungsschläuche des Antheridiums, die allerdings gerade bei *S. ferax* selten erkennbar sind; durch diese gelangen die haploiden Antheridienkerne ins Oogon, wo sich die Karyogamie vollzieht. Dabei bestehen bei *S. ferax* offenbar zwei Entwicklungsmöglichkeiten: Das Plasma des Oogons kann sich entweder im Normalfall vor der Befruchtung vollständig in wandlose Eier („Oosphären“) aufgliedern, wie der Film vermuten läßt, dann wachsen die Befruchtungsschläuche zu diesen hin; oder es gliedert sich erst nach der Befruchtung direkt in die wandumgebenen Zy-

goten („Oosporen“), wie von FLANAGAN [9] angegeben. Im letzteren Falle werden also keine eigentlichen Eier ausgebildet. Die Anzahl der wohl 1-kernigen Zygoten ist unterschiedlich je nach Größe der Oogonien. Überzählige Kerne gehen offenbar zugrunde. Nach einer Ruheperiode können die Zygoten direkt zu einem neuen Mycel auskeimen.

Es ist zu erwarten, daß die Bildung der Sexualorgane auf Induktion durch wechselseitig sezernierte Sexualhormone beruht; solche hormonal gesteuerte Morphogenese ist bei der nahe verwandten Gattung *Achlya* intensiv studiert worden (RAPER [13]). Es ist bekannt, daß Oogonien von *Saprolegnia* vor der Befruchtung an benachbart liegenden Hyphen die Bildung von Antheridien induzieren können (SCHLÖSSER [14]).

Häufig unterbleibt bei Saprolegniales die Ausbildung der Antheridien. Die Eier werden dann auch in deren Abwesenheit differenziert. Sie können unbefruchtet zu dickwandigen Dauerzellen (Parthenosporen) werden, die von Zygoten nicht zu unterscheiden sind, und zu neuem Mycel auskeimen; diese Erscheinung nennt man Parthenogenese. Oogonien wie Antheridien können experimentell zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden, z. B. durch Temperaturerhöhung (SCHLÖSSER [14]). *Saprolegnia mixta* de Bary gehört mit *S. ferax* (Gruith.) Thuret, *S. monoica* Pringsheim und *S. thureti* de Bary zu einer Gruppe von Formen, die, bei weitestgehender morphologischer Ähnlichkeit, allein durch ihre unterschiedliche Tendenz zur Reduktion der Antheridienbildung und damit zu parthenogenetischer Entwicklung der Eier unterschieden wurden. Während *S. monoica* sich überwiegend sexuell fortpflanzen sollte, wurde für *S. ferax* fast ausschließlich parthenogenetische Entwicklung der Eier angegeben; *S. mixta* sollte zu etwa 50 % Oogonien mit und ohne Antheridien bilden. Da diese Tendenz jedoch durch Umweltfaktoren wie Nährstoffangebot oder Temperatur modifizierbar ist (SCHLÖSSER [14], ausführliche Diskussion von COKER [2] und SEYMOUR [15]), muß man diese Namen heute als Synonyme der zuerst beschriebenen Art *S. ferax* ansehen.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Zeitraffung 1:1400

1. Oogonienbildung, Übersicht.

Bildfeldbreite 1,06 mm; Aufn.-Freq. 30 B/h

Saprolegnia mixta, ein Vertreter der Niederen Pilze, ist ein Oomycet der Ordnung Saprolegniales. Die Art *mixta*² gilt als Bindeglied zwischen *Saprolegnia ferax*, bei der die Oosporen sich parthenogenetisch entwickeln und der Art *monoica*, bei der fast ausschließlich bisexuelle³ Entwicklung vorliegt. Die Art *mixta* bildet zu gleichen Teilen parthenogenetisch und bisexuell Oosporen aus.

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film. – Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

² Siehe dazu S. 3 im vorangehenden Begleittext.

³ D. h. normale sexuelle Entwicklung.

Die Oogone entstehen in älteren Mycelien terminal an kurzen Seitenhyphen. Sie schwellen keulenförmig an und runden sich später ab. Von der gleichen oder einer benachbarten Hyphe können, stofflich induziert Antheridien an das junge Oogon heranwachsen und durch eindringende Schläuche die Eizellen im Innern befruchten.

Parthenogenetische und bisexuelle Oogamie

Zeitraffung 1:48 bis 1:1400

2. Entstehen der Oogoninitiale.

Bildfeldbreite 400 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/min

In eine bereits angeschwollene Seitenhyphe wandert stark granuliertes Plasma ein und verdichtet sich dort.

3. Anlage des Septums.

Bildfeldbreite 400 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

Anschließend erfolgt die Abtrennung des Oogoniums von der Hyphe durch zentripetales Einziehen einer Trennwand.

4. Entstehen des Oogons und der Eier in Abwesenheit von Antheridien.

Bildfeldbreite 470 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

In dieser Aufnahme ist die gesamte parthenogenetische¹ Entwicklung des Oogonium bis zur Bildung der Eizellen zu beobachten. Zunächst strömt plasmatisches Material in die angeschwollene Seitenhyphe. Jetzt wird die Trennwand angelegt. Gleichzeitig werden – kenntlich an der eckigen Form – Wandtüpfel ausgebildet. Dann teilt sich das wandständige Plasma in Portionen auf, die sich schließlich abrunden und sich als Eizellen in den Vakuolenraum verlagern.

5. Antheridialhyphen wachsen gerichtet zum Oogon und differenzieren apikal an deren Oberfläche Antheridien.

Bildfeldbreite 750 μm ; Aufn.-Freq. 8 B/min

In dieser Aufnahme wird die bisexuelle Entwicklung aufgezeigt.

Nacheinander wachsen, stofflich induziert, drei Hyphenäste auf das Oogonium zu und lagern sich ihm als Antheridien an.

6. Wie 5., Dunkelfeldaufnahme. Nach Ausbilden der Eizellen dringen Befruchtungsschläuche in das Oogon.

Bildfeldbreite 955 μm ; Aufn.-Freq. 30 B/min

In dieser Dunkelfeldaufnahme ist noch einmal das Heranwachsen und das Anlagern der Antheridien an die Oogonien zu beobachten.

Nach Ausbildung der Eizellen dringen die Befruchtungsschläuche in die Oogonien ein.

7. In Gegenwart von Antheridien differenzieren sich Eier.

Bildfeldbreite 400 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

In diesem von antheridialen Hyphen umgebenen Oogonium beginnt die Differenzierung der Eizellen. Die Kerne sind als helle Stellen im wandständigen Plasma zu erkennen.

¹ Gemeint ist: das Differenzieren von Eiern in Abwesenheit von Antheridien.

Im weiteren Verlauf entziehen sich die Kerne der direkten Beobachtung. Das wandständige Plasma teilt sich in Portionen auf. Sie gelangen unter raschem Formwechsel zur Mitte des Oogonium. Mit ihrem Abrunden ist die Entwicklung der Eizellen abgeschlossen.

8. Wiederholung von 7.

Bildfeldbreite 250 μm ; Aufn.-Freq. 30 B/min

Diese Aufnahme zeigt noch einmal in geringer Zeitraffung die Aufteilung des Plasma in einzelne Portionen.

Unter Formveränderungen lösen sie sich von der Oogonienwand.

Bevor die Eiwände¹ entstehen, werden Ausstülpungen gebildet und wieder eingezogen.

9. Ein Befruchtungsschlauch wächst vom Antheridium in das Oogon.

Bildfeldbreite 300 μm ; Aufn.-Freq. 8 B/min

Der Vorgang der Befruchtung läßt sich schwer beobachten, da die Befruchtungsschläuche meist durch die Eier im Oogonium verdeckt sind. Hier werden die Eizellen von einem eindringenden Befruchtungsschlauch zur Seite geschoben.

Durch ihn tritt das Plasma des Antheridium mit seinen Kernen in die Eizellen über. Die so entstandenen Oosporen² umgeben sich später mit einer festen Wand.

10. Wiederholung von 9.

Bildfeldbreite 310 μm ; Aufn.-Freq. 4 B/min

Hier noch einmal das Eindringen eines Befruchtungsschlauches in das Oogonium. Danach erfolgt das Übertreten des plasmatischen Inhaltes in die Eizellen.

Auskeimen der Oosporen

Zeitraffung 1:24 Bis 1:180

11. Auskeimen der Oosporen; sie wachsen durch die Tüpfel der Oogonwand in das umgebende Medium.

Bildfeldbreite 190 μm ; Aufn.-Freq. 30 B/min

Nach einer längeren Ruhepause können die Oosporen unter Volumenzunahme auskeimen. Die Keimschläuche durchdringen die Oogonhülle an den Wandtüpfeln und wachsen in das umgebende Medium.

12. Auskeimen der Oosporen unter lebhafter Bewegung des wandständigen Plasmas.

Bildfeldbreite 95 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/s

Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man, daß das Plasma der keimenden Oospore der Wand anliegt und in ständiger Bewegung ist.

13. Auskeimen der Zygoten, Übersicht

Bildfeldbreite 470 μm ; Aufn.-Freq. 4 B/min

Diesem Oogonium haften leere Antheridien an. Die Keimung der Oosporen erfolgt nicht gleichzeitig.

¹ Eigentliche Wände sind erst bei den „Oosporen“ (= Zygoten oder Parthenosporen) erkennbar.

² D.h. hier: Zygoten.

In dieser Übersichtsaufnahme wachsen drei Keimschläuche aus. Weitere Oosporen zeigen durch Plasmabewegungen den Beginn der Keimung an. Die Keimschläuche bilden ein Mycel, das einen neuen Entwicklungszyklus einleitet.

English Version of the Spoken Commentary¹

Zeitraffung 1:1400

Saprolegnia mixta, which is a member of the lower fungi, is an oomycete of the order Saprolegniales. *Saprolegnia mixta* produces eggs which may develop after fertilization as zygotes or without fertilization as parthenospores.

The oogonia are produced terminally on short lateral hyphae in older mycelia. They swell up into a club-shaped form which later becomes rounded. Antheridia are induced either from the same or a neighbouring hypha and grow towards the young oogonium penetrating it with a tubular appendage to fertilise the eggs inside.

Parthenogenetische und bisexuelle Oogamie

Zeitraffung 1:48 bis 1:1400

(Parthenogenesis and Oogamy. Time Lapse.)

Highly granular cytoplasm is concentrated into an already swollen branch hypha.

Separation of the oogonium from the hypha then follows as a result of the centripetal formation of a cross wall. In this shot the oogonium develops up to the formation of the egg cells in the absence of an antheridium. First, cytoplasm flows into the swollen lateral hypha after which the dividing wall is formed. At the same time, small angular pits appear on the walls.

Then the peripheral cytoplasm divides into protions which eventually round off and become transformed as eggs cells, subsequently rearranged in the oogonium.

In this shot, sexual reproduction is shown.

Hyphal branches are induced in succession and grow towards the oogonium; they cling to it, each separating an antheridium. In this dark-field shot, the growth and attachment of the antheridia around the oogonium can be seen again.

After formation of the eggs cells, the fertilization tubes penetrate the oogonium.

In this oogonium, which is surrounded by antheridial hyphae, the development of the egg cells is beginning. The nuclei can be seen as light spots in the peripheral cytoplasm.

In the next stage of development the nuclei disappear. The peripheral cytoplasm divides into portions which move towards the centre of the oogonium changing shape rapidly as they do so. The development of the egg cells is completed with their rounding-off.

This time-lapse shot shows again, slightly faster, the separation of the cytoplasm into individual portions.

As they change shape they detach themselves from the walls of the oogonium.

During the development of the egg protuberances are produced and reabsorbed.

The process of fertilization is difficult to observe as the fertilization tubes are usually hidden by the eggs in the oogonium. Here, the egg cells are being pushed aside by

¹ The passages in *italics* correspond with the subtitles in the film.

a penetrating fertilization tube through which cytoplasm from the antheridium with its nuclei is transferred into the egg cells. The zygotes, which result later surround themselves with a firm wall.

Here again a fertilization tube is seen penetrating an oogonium and afterwards the contents are transposed into the egg cells.

Auskeimen der Oosporen

Zeitraffung 1:24 bis 1:180

(Germination of Oospores. Time Lapse.)

After a prolonged interval the oospores germinate with an increase in volume. The germ tubes break through the pits of the oogonium wall and grow out into the surrounding medium.

With greater magnification it can be seen that the cytoplasm of the germinating oospore, lies adjacent to the walls and is in constant motion.

Empty antheridia remain attached to this oogonium. Germination of the several oospores does not occur simultaneously.

In this general shot, three germ tubes are growing out. In other oospores the motion of the cytoplasm indicates the beginning of germination. The germinating tubes form a mycelium which then starts the developmental cycle anew.

Literatur

- [1] BRYANT, T. R., and K. L. HOWARD: Meiosis in the Oomycetes. I. A microspectrophotometric analysis of nuclear deoxyribonucleic acid in *Saprolegnia terrestris*. *Amer. J. Bot.* **56** (1969), 1075–1083.
- [2] COKER, W. C.: The Saprolegniaceae. With notes on other water molds. Univ. North Carolina Press, Chapel Hill U.S.A. (1923), 201 pp.
- [3] DE BARY, A.: Einige neue Saprolegnien. *Jahrb. wiss. Bot.* **2** (1860).
- [4] DE BARY, A.: Untersuchungen über die Peronosporen und Saprolegnien. *Abh. Senckenberg. Ges.* **12** (1881).
- [5] DE BARY, A.: Species der Saprolegnien. *Bot. Z.* (1888), 597–610, 613–621, 629–636, 645–653.
- [6] DICK, M. W.: Morphology and taxonomy of the Oomycetes, with special reference to Saprolegniaceae, Leptomitaceae, and Pythiaceae. I. Sexual reproduction. *New Phytol.* **68** (1969), 751–775.
- [7] DICK, M. W.: Saprolegniales. In: G. C. AINSWORTH, F. K. SPARROW, and A. S. SUSSMAN (eds.): *The fungi, an advanced treatise*. 4B New York and London (1973), 113–144.
- [8] DICK, M. W., and W. TIN: The development of cytological theory in the Oomycetes. *Biol. Rev.* **48** (1973), 133–158.
- [9] FLANAGAN, P. W.: Meiosis and mitosis in Saprolegniaceae. *Can. J. Bot.* **48** (1970), 2069–2076.
- [10] KLEBS, G.: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta*. *Jahrb. wiss. Bot.* **33** (1899), 513–593.
- [11] KREISEL, H.: Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. *Lehre* (1969), 245 S.
- [12] PRINGSHEIM, N.: *Gesammelte Abhandlungen*. 2. Bd. Phycomyceten, Charen, Moose, Farne. Jena (1895), 57–210.

- [13] RAPER, J. R.: The role of specific secretions in the induction and development of sexual organs and in the determination of sexual affinity. In: H. F. LINSKENS (Hrsg.) Handb. Pflanzenphysiol. Bd. 18, Sexualität, Fortpflanzung, Generationswechsel. Berlin, Göttingen, Heidelberg (1967), 214–234.
- [14] SCHLÖSSER, L. A.: Geschlechterverteilung und fakultative Parthenogenese bei Saprolegniaceen. *Planta* 8 (1929), 529–570.
- [15] SEYMOUR, R.: The genus *Saprolegnia*. *Nova Hedwigia* 19 (1970), 1–124.
- [16] STEVENS, R. B. (edit.): *Mycology guidebook*. Univ. Washington Press, Seattle and London (1974), 703 pp.

Abbildungsnachweis

Abb. 1: Nach KALBERLAH aus KLEBS [10].