

Ein parasitischer Winzling in der Zerfliessenden Gallerträne = Unchytridiomycète vivant dans dacrymyces

Autor(en): **Clémentçon, Heinz / Wilhelm, Markus**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde = Bulletin suisse de mycologie**

Band (Jahr): **95 (2017)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-935366>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein parasitischer Winzling in der Zerfliessenden Gallerträne

HEINZ CLÉMENÇON & MARKUS WILHELM

Gallertränen sind scharenweise auf totem Holz auftretende, gallertige bis schleimige und bisweilen zusammenfliessende, gelbe bis orangefarbige Tropfen, die so häufig in unseren Wäldern vorkommen, dass sie jedem Pilzkenner schon früh vertraut sind (Abb. 1). Man sieht sie, denkt «Aha, schon wieder» und geht seines Weges, ohne dem Pilz weitere Beachtung zu schenken. Bisweilen taucht sein wissenschaftlicher Name im Gedächtnis auf, bei älteren Pilzlern «*Dacryomyces deliquescens*» (z. B. Bresadola Tafel 1127), bei jüngeren Generationen «*Dacryomyces stillatus*»; aber beide Namen stehen für die Zerfliessende Gallerträne.

Fortgeschrittene Pilzler wissen, dass es mehr als nur eine einzige Art der Gattung *Dacryomyces* bei uns gibt, und bisweilen geht dieser Pilzler nicht einfach seines Weges, sondern er sammelt die Gallertränen ein, um zu untersuchen, ob es nicht vielleicht doch eine andere Art sei. Oder er weiss, dass die Zerfliessende Gallerträne zweierlei Sporen macht, Arthrokonidien und Basidiosporen; und er möchte dies selber einmal sehen oder jemandem zeigen.

Und so kam es denn, dass Markus Wilhelm anno 2012 ein extraterrestrisch anmutendes Ding in einer Gallerträne gefunden hatte: eine kleine Kugel mit zahlreichen äusserst dünnen, bisweilen verkrümmten Tentakeln. Auf eine E-Mail Anfrage antwortete Herr Prof. Dr. F. Oberwinkler in Tübingen, es handle sich um einen einzelligen Parasiten, der 1984 von Cantor und Ingold aus England beschrieben wurde. Diese stellten den Parasiten zu den Chytridiomyceten und vermuteten, dass es sich um eine Art der Gattung *Rhizophlyctis* handle; aber sie gaben dem Pilz keinen Artnamen. Und so blieb dieser Parasit ohne einen gültigen Namen, und das ist wahrscheinlich heute noch so.

Was sind Chytridiomyceten?

In den Pilzvereinen und Kursen spricht man meist nur von zwei grossen Abteilungen, den Basidiomyceten (Ständerpilzen)

und den Ascomyceten (Schlauchpilzen), seltener auch von den Zygomyceten, den Schimmelpilzen, und sozusagen nie von den Chytridiomyceten, den «Krügleinpilzen». Es gibt weltweit nur etwa 700 Arten. Die meisten sind mikroskopisch klein, oft nur einzellig, und sie vermehren sich mit wandlosen Zoosporen, die nur eine einzige, nach hinten gerichtete Geissel haben und im Wasser (auch im Bodenwasser), Zellsaft von Pflanzen oder im Schleim von Pilzen herumschwimmen. Diese Zoosporen entstehen in mikroskopisch kleinen «Krüglein» und werden durch ein Loch oder durch eine Art Kamin entlassen. Die Griechen nannten ein Krüglein «chytridion», und eine gewisser Herr Alexander Braun hatte 1851 daraus *Chytridium* gebildet. Und diese Gattung gab der ganzen Abteilung ihren Namen. Nachdem die Zoosporen herumgeschwommen sind, setzen sie sich fest, ziehen die Geissel ein und bilden eine Zellwand. Die bewandete und unbewegliche Zelle wird nun Thalus genannt, eine uralte, völlig überholte Bezeichnung für den vegetativen Körper von Algen und Pilzen, der nicht mehr gebraucht werden sollte. Um zu wachsen, braucht die Zelle Nährstoffe, die sie sich mit Hilfe von fadenförmigen Ausstülpungen aus dem Substrat holt. Diese Ausstülpungen können sehr lang werden und sich verzweigen, aber sie sind kein Mycel; sie besitzen weder Zellkerne noch Querwände und werden (sehr unglücklicherweise) Rhizoide genannt. Wirklich sehr unglücklicherweise, denn sie sind mit den (echten) Rhizoiden der Moose und Farne überhaupt nicht verwandt. Diese «Rhizoiden» dringen in totes biologisches Material ein (der Pilz ist dann saprotroph), oder sie befallen lebende Organismen, wenn der Pilz parasitisch ist. Die Opfer können Bakterien, Pflanzen, Pilze, Algen oder Tiere sein; die Wirtswahl ist meist spezifisch. Durch die «Rhizoiden» ernährt, wächst die Zelle beträchtlich, und nachdem eine kritische Grösse erreicht worden ist, entstehen in ihrem Innern eine erhebliche Anzahl Zoosporen. Die

Zelle ist ein Krüglein geworden, entlässt die Zoosporen und leert sich dabei meist völlig. In der Fachsprache wird das Krüglein Zoosporangium genannt.

Was ist Rhizophlyctis?

Die Gattung *Rhizophlyctis* A. Fischer (1892) im klassischen Sinn wird morphologisch so umschrieben, wie sie im Lichtmikroskop erscheint: Vegetative Zellen rund, frei zwischen den Wirtszellen lebend; lange «Rhizoiden» an verschiedenen Stellen der Oberfläche entstehend, nur mit den Spitzen in Wirtszellen eindringend. Vegetative Zelle bei Reife durch wiederholte Kernteilungen ohne Zellteilung und freie Zoosporenbildung vollständig zu einem runden Zoosporangium werdend, Sporangien mit einer bis mehreren kurzen Entleerungspapillen ohne Deckel; weitere Sporangien werden von den «Rhizoiden» nicht gebildet. Inhalt oft gelb oder rötlich, mit einer bis mehreren, kurzen Entleerungspapillen ohne Deckel. Zoosporen amöboid beweglich, mit einer langen Schleppgeissel (die Zelle wird von der Geissel gestossen, nicht gezogen). Neuerdings gilt die amöboide Beweglichkeit der Zoosporen als charakteristisch für *Rhizophlyctis* und verwandte Gattungen (James et al. 2006).

Elektronenoptisch und molekulartaxonomisch erweist sich *Rhizophlyctis* jedoch als eine phylogenetisch uneinheitliche Gruppe (Barr & Désaulniers 1986; James et al. 2000; Letcher et al. 2008).

Rhizophlyctis (im lichtoptisch-morphologischen Sinn) in *Dacryomyces* – Kugelige vegetative Zellen in der Gallerte des Wirtes lebend, mit mehreren sehr feinen, bisweilen einfach verzweigten «Rhizoiden» versehen, deren Enden in Arthrokonidien, Hyphen oder Basidien, seltener auch in Basidiosporen des Wirtspilzes *Dacryomyces stillatus* eindringen und dort nach einer kurzen Strecke eine winzige, endständige Blase bilden. Die erwachsene vegetative Zelle befällt mehrere Wirtszellen gleichzeitig. Inhalt der lebenden vegetativen Zellen jung blass strohgelb, ein-

kernig, dann gelb und schliesslich blass gelb-orange und vielkernig; tropfig-körnig. Zoosporangien direkt aus den vegetativen Zellen hervorgehend, mit 1–3 Entleerungspapillen; Wand dünn bis verdickt. Die kleineren Sporangien sind nach dem Entlassen der Zoosporen formbeständig, die grösseren fallen (in den Quetschprä-

paraten) faltig zusammen. Zoosporen mit einer langen Schleppgeissel, ohne Zellwand, amöbenhaft die Gestalt wechselnd, nach dem Einschmelzen der Geissel noch einige Zeit ohne Zellwand amöbenhaft beweglich. Nach Einstellen der Bewegung wird eine zarte Zellwand ausgedehnt und eine «Rhizoide» ge-

bildet, die «auf Nahrungssuche» geht. Dauersporen mit verdickter, glatter bis stacheliger Zellwand, bisweilen im Innern einer überdurchschnittlich grossen Zelle entstehend.

Die Zoosporen und die jüngsten vegetativen Zellen messen etwa 3,3–4 µm (ohne die Geissel gemessen), die reifen



Abb. 1: Diese Gallerttränen scheinen völlig gesund zu sein, aber sie sind von einem winzig kleinen Parasiten befallen, der sich im Innern der gallertig-schleimigen, gelborangen Fruchtkörper massenhaft entwickelt, ohne sichtbare Symptome hervorzurufen. Erst das Mikroskop enthüllt seine Gegenwart und Lebensweise. Der gelborange Wirtspilz ist *Dacrymyces stillatus*, der Parasit ein Chytridiomycet der Gattung *Rhizophlyctis*. Das Substrat ist bearbeitetes Fichtenholz, durch wochenlang feuchtes Wetter ohne Frost stark durchnässt. Die Breite des Bildes entspricht etwa 33 cm in der Natur.

Standort: Les Vuargnes, Chalet-à-Gobet, Lausanne, 543'140 x 158'230 (GPS), 856 m ü. M., leg., det. und Foto H. Cléménçon 16.12.2014.

Ill. 1: Ces *Dacrymyces* semblent être en parfaite santé; pourtant ils sont colonisés par un minuscule parasite, qui se développe en masse à l'intérieur du mucus dans la fructification jaune orange, sans que cette infection provoque de symptômes visibles. Seul l'emploi du microscope révèle sa présence et son mode de vie. Le champignon hôte est *Dacrymycetes stillatus*, le parasite est un chytridiomycète du genre *Rhizophlyctis*. Le substrat est un fragment de bois d'épicéa, par temps humide, sans fort gel. La largeur de l'image correspond à environ 33 cm dans la nature. Station: Les Vuargnes, Chalet-à-Gobet, Lausanne, 543'140 x 158'230 (GPS), 856 m d'alt., leg., det. et photo H. Cléménçon, le 16.12. 2014.

vegetativen Zellen und Sporangien erreichen 6–26 µm.

Unsere Funde, alle in Fruchtkörpern von *Dacrymyces stillatus*. – 7. November 2012, Raedersdorf im Elsass, auf *Abies* oder *Picea*. Markus Wilhelm. – 23. November 2014, Les Liaises nördlich von Lausanne, auf gesägtem Nadelholz. H. Cléménçon. – 16. Dezember 2014, zwei benachbarte Standorte in Les Vuarnes nördlich von Lausanne, auf bearbeitetem Holz von *Picea*. H. Cléménçon. – 3. Januar 2015, Les Vuarnes nördlich von Lausanne, auf bearbeitetem Holz von *Picea*. H. Cléménçon.

Fragen zur Biologie der *Rhizophlyctis* in der Gallerträne

Die überraschend grossen Unterschiede in der Grösse und Wanddicke der Sporangien liessen zunächst die Frage aufkommen, ob sie alle zur gleichen Art gehören. Eine grössere Messreihe (vom gleichen *Dacrymyces*-Fruchtkörper) zeigte dann aber bald, dass all die verschiedenen Sporangien eine einzige homogene Population bilden, die statistisch nicht aufgeteilt werden kann. Demnach gehören sie wohl alle zur gleichen Art und bilden einen einzigen, allerdings sehr variablen Morphotyp der Sporangien. Nun drängt sich die Frage auf, wie es zu diesen ausserordentlichen Grössenunterschieden kommt. Wenn die Zoosporenbildung schon bald nach dem Beginn des Wachstums eines jungen Thallus einsetzt, so werden kleine Sporangien gebildet; wird die Bildung der Zoosporen lange verzögert, so dass die Thalli gross werden können, so werden grosse Sporangien gebildet. Was aber löst die Bildung von Zoosporen aus?

Ähnliche Fragen betreffen die grosse morphologische Variationsbreite der Dauersporen. Auch die sind recht verschieden gross; und es gibt sowohl glattwandige als auch stark stachelige Dauersporen. Gibt es zweierlei Sorten Dauersporen,

glatte und stachelige, sklerotisierte Thalli oder durch Verschmelzung zweier amöboider, wandloser Zellen sexuell gebildete Zygoten? Oder sind da zwei verschiedene *Rhizophlyctis*-Arten im Spiel, eine mit glatten, die andere mit stacheligen Dauersporen? Zwei verschiedene Beobachtungen legen nahe, dass es nur eine einzige, aber morphologisch ausserordentlich variable Sorte Dauersporen gibt, und dass es sich somit um eine einzige *Rhizophlyctis*-Art handelt. Eine aufmerksame Betrachtung stellt fest, dass es ganz glatte, aber auch fast glatte, sehr spärlich und fein bestachelte, dann auch stärker bestachelte und schliesslich kräftig und dicht bestachelte Zellen gibt, die alle einer einzigen Population graduell zunehmend gestachelter Dauersporen angehören. Dass die glatten und die stacheligen Dauersporen zur gleichen *Rhizophlyctis*-Art gehören wird auch durch die Beobachtung nahe gelegt, dass beide im Innern einer überdurchschnittlich grossen Zelle auftreten können.

Auch die Bildung von Dauersporen im Innern einer überdurchschnittlich grossen Zelle wirft Fragen auf. Normalerweise wird das vielkernige Zellplasma grosser Thalli in nackte Zoosporen aufgeteilt, aber in einigen wenigen Riesenthalli verlassen die nackten Zellen ihre Mutterzelle nicht, sondern bilden eine glatte oder stachelige Zellwand aus. Welche entwicklungsphysiologische Weichen werden da gestellt, und warum? Und was geschieht mit diesen zu früh gebildeten Dauersporen?

Ein Blick ins Internet zeigt, dass *Dacrymyces* in Laborkulturen gehalten werden kann (Google Suchwörter *Dacrymyces culture*). Dies eröffnet die Möglichkeit, auch *Rhizophlyctis* in *Dacrymyces* im Labor zu züchten und damit Antworten auf einige der gestellten Fragen zu erhalten, und auch die taxonomische Zuordnung aufgrund von DNA-Analysen zu präzisieren. Nun sind Experimentatoren gefragt.

Rhizophlyctis lebt in der Gallerträne und im Schleim der Zerfliessenden Gallerträne und kommt da vor allem in den oberflächennahen Schichten vor, wo auch die meisten Sporangien und Dauersporen gefunden werden. Die Zoosporen können sich schwimmend oder kriechend im Schleim fortbewegen und die Art innerhalb eines Fruchtkörpers der Gallerträne verbreiten. Aber wie kommt *Rhizophlyctis* von einem *Dacrymyces*-Fruchtkörper zum andern? Und wie werden entfernt liegende, auf einem andern Stück Holz wachsende Gallertränen infiziert? Beim Fixieren ganzer Fruchtkörper von *Dacrymyces stillatus* fiel mir auf, dass in der Fierflüssigkeit zahlreiche winzige, weisse Flöcklein schwammen. Unter dem Mikroskop enthüllten sich diese als locker verflochtene Arthrokonidien der Gallertränen mit eingestreuten Zellen der *Rhizophlyctis*. Die äussere Schleimschicht mit Konidien und Parasiten scheint also leicht abwaschbar zu sein, und dies legt den Gedanken nahe, dass auf diese Weise sowohl der *Dacrymyces* als auch die *Rhizophlyctis* verbreitet werden könnte. Entweder durch Regen (Fließwasser von einem Fruchtkörper zum andern auf geneigten Flächen) oder Verbreitung durch Spritzer, oder auch durch Insekten. Letztere sehen, soweit bekannt, die orange-gelbe Farbe der Gallertränen und könnten auch durch den Geruch angelockt werden. Diese Hypothese sollte mit Feldbeobachtungen geprüft werden.

Sind die stacheligen (oder auch die glatten), dickwandigen, kugeligen Dauersporen vielleicht sexuellen Ursprunges? Dogma (1974) und Karling (1969) haben bei andern *Rhizophlyctis*-Arten Zellverschmelzungen festgestellt, die sie als sexuelle Bildung von Dauersporen betrachten. Ob das beim *Dacrymyces*-Parasiten auch der Fall ist, wissen wir nicht.

Literatur | Bibliographie

- BARR DJS & NL DÉSAULNIERS. 1986.** Four zoospore subtypes in the *Rhizophlyctis*-*Karlingia* complex (Chytridiomycetes). *Canadian Journal of Botany* 64: 561–572.
- CANTER HM & CT INGOLD. 1984.** A chytrid on *Dacrymyces*. *Transactions of the British Mycological Society* 82: 739–742.
- DOGMA II. 1974.** Developmental and taxonomic studies on rhizophlyctoid fungi, Chytridiales. III. Chitinophilic *Rhizophlyctis* with resting spores of sexual origin. *Nova Hedwigia* 25: 51–89.
- FISCHER A. 1892.** Archimycetes (Chytridinae). In: Rabenhorst L (ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*. Phycomyces. Leipzig, Seiten 3–160.
- JAMES TY, LETCHER PM, LONGCORE JE, MOZLEY-STANDRIDGE SE, PORTER D, POWELL MJ, GRIFFITH GW & R. VILGALYS. 2006.** A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and description of a new phylum (Blastocladiomycota). *Mycologia* 98: 860–871.
- JAMES TY, PORTER D, LEANDER CA, VILGALYS R & JE LONGCORE. 2000.** Molecular phylogenetics of the Chytridiomycota support the utility of ultrastructural data in chytrid systematics. *Canadian Journal of Botany* 78: 336–350.
- KARLING JS. 1969.** Zoospore Fungi of Oceania. VII. Fusions in *Rhizophlyctis*. *American Journal of Botany* 56: 211–221.
- LEITCHER PM, POWELL MJ, BARR DJS, CHURCHILL PF, WAKEFIELD WS & KT PICARD. 2008.** Rhizophlyctidales – a new order in Chytridiomycota. *Mycological Research* 112: 1031–1048.

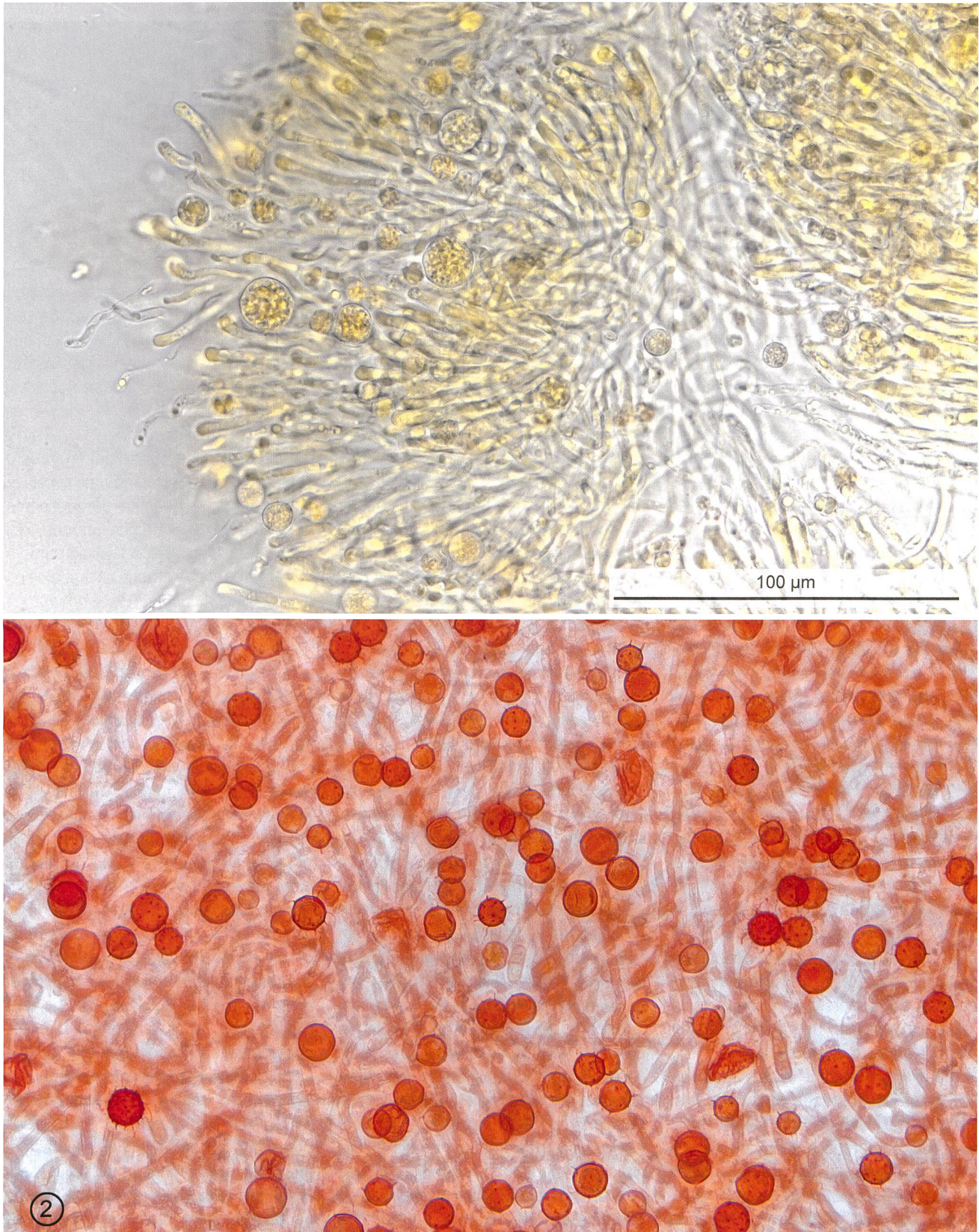


Abb. 2: Zwischen Objektträger und Deckglas gequetschte Fruchtkörper von *Dacrymyces stillatus* mit zahlreichen kugeligen Zellen des Parasiten *Rhizophlyctis*. Der Massstab gilt für beide Fotografien.

Oben: Lebend. In Wasser gequetscht besitzt das Präparat einen geringen Kontrast. Die Zellen des Parasiten sind etwa gleich gefärbt wie die Hyphen des Wirtspilzes und daher wenig auffallend. Ihre Grösse schwankt beträchtlich.

Unten: Ausschnitt einer stark befallenen Gallerträne, gefärbt mit SDS-Kongorot und in Glyceringelatine fotografiert. Nun treten die kugeligen Parasiten deutlich hervor.

III. 2: Fructification de *Dacrymyces stillatus* préparée et squashée entre lame et lamelle avec de nombreuses fructifications du parasite *Rhizophlyctis*. L'échelle de mesure est valable pour les deux photos.

En haut: vivant. Dans l'eau, la préparation squashée montre un contraste modeste. Les cellules du parasite ont presque la même couleur que les hyphes du champignon hôte; ce qui fait qu'elles sont moins visibles. Leur taille varie considérablement.

En bas: Détail du gélin fortement infesté, coloré avec du rouge Congo-SDS et photographié dans le glycerol gélatineux. Maintenant, les parasites sphériques sont nettement visibles.

Un Chytridiomycète vivant dans *Dacrymyces*

HEINZ CLÉMENÇON & MARKUS WILHELM • TRADUCTION: J.-J. ROTH

Les *Dacrymyces* sont des champignons croissant en groupes, qui se reproduisent sur le bois mort, gélatineux à gluants, parfois confluents, jaunes, ressemblants à des gouttes de couleur orange. Ils fructifient si souvent dans nos forêts qu'ils sont familiers à chaque personne curieuse des champignons, même débutante (fig. 1). Lorsqu'on l'aperçoit, on pense «Aha, encore une fois...» et l'on passe son chemin sans mettre en jeu davantage son attention. Parfois, au plus, on recherche son nom scientifique dans sa mémoire: dans les anciens ouvrages de mycologie, on trouve «*Dacryomyces deliquescens*» (comme Bresadola, planche 1127), et pour les jeunes générations «*Dacrymyces stillatus*», mais ces deux noms représentent la même fructification gélatineuse déliquescence.

Les mycologues avancés savent que le genre *Dacrymyces* ne compte plus qu'une seule espèce, mais il peut arriver qu'un mycologue curieux ne passe pas seulement son chemin, mais récolte ces fructifications pour se plonger dans ce genre, au cas où il pourrait s'agir d'une autre espèce encore ignorée.... Il sait que ces champignons forment deux spores différentes: des arthroconidies et des basidiospores. Ce curieux mycologue voudrait bien une fois voir ces formations ou les montrer à d'autres.

Il arriva que Markus W. en 2012, découvre un extraterrestre dans cette fructification gélatineuse: une petite boule avec de nombreuses tentacules extrêmement fines, parfois arquées. Dans un échange de courriels, le Prof. Dr. F. Oberwinkler de Tübingen, a répondu que cette «chose» est un parasite unicellulaire, décrit en 1984, par Cantor et Ingold, deux chercheurs anglais. Ils ont placé ce parasite dans les Chytridiomycètes et ont supposé qu'il appartenait à une espèce du genre *Rhizophlyctis*, mais ne lui ont donné aucun nom. Et ce parasite est resté sans aucun nom valide, ce qu'il est probablement encore.

Que sont donc les Chytridiomycètes?

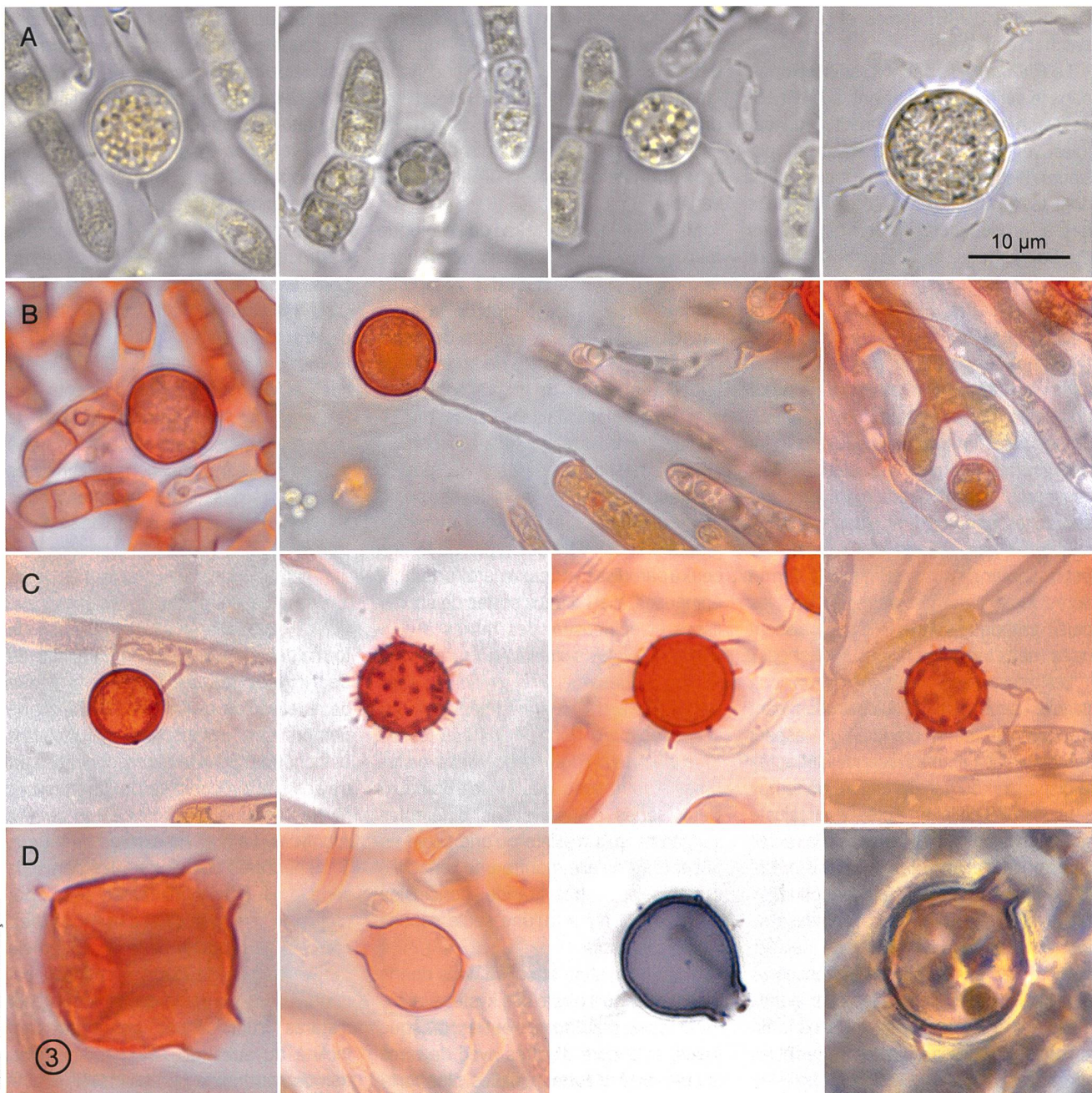
Dans les sociétés mycologiques et dans les cours, on ne parle généralement que des deux grandes divisions de champignons: les basidiomycètes et les ascomycètes, plus rarement des zygomycètes et pour ainsi dire jamais des chytridiomycètes. Il n'y a que 700 espèces au monde appartenant à cette division. La plupart sont microscopiques, souvent unicellulaires; ils se reproduisent avec des zoospores sans paroi, munies d'un flagelle dirigé vers l'arrière et qui se déplacent dans les milieux aqueux, dans l'eau des sols, dans la sève des plantes ou le mucus des champignons. Ces zoospores prennent naissance dans de microscopiques petites «cruches» et sont évacuées par un orifice ou par une sorte de petite cheminée.

Les grecs nommaient une cruche «*chytridion*» et un certain M. Alexander Brown a formé ce nom de genre, *Chytridium* à partir de ce terme en 1851. Ce genre a donné son nom à l'ensemble de cette division. Après que les zoospores ont nagé de ci, de là, elles se fixent, font disparaître leur flagelle et forment une paroi cellulaire. La cellule munie maintenant de sa paroi et immobile est maintenant appelée thalle, une appellation ancienne, complètement dépassée pour désigner le corps végétatif des algues et des champignons; elle ne devrait plus être utilisée. Pour poursuivre sa croissance, cette cellule a besoin d'éléments nutritifs qu'elle obtient en siphonnant ceux-ci au moyen des excroissances filamenteuses qui l'entourent. Ces protubérances peuvent être très longues et ramifiées, mais ce ne sont pas des éléments mycéliens. Elles n'ont ni noyaux, ni paroi transversale. Elles sont (maladroitement) appelés rhizoïdes. Appellation vraiment très malheureuse, parce qu'ils sont très différents des rhizoïdes des mousses et des fougères. Les «rhizoïdes» s'infiltrèrent dans le substrat mort, ce sont alors des champignons saprotrophes, ou alors ils attaquent les

organismes vivants lorsque le champignon est parasite. Les victimes de ces attaques peuvent être des bactéries, des plantes, des champignons, des algues ou des animaux. Le choix de l'hôte est généralement spécifique. Nourrie par les rhizoïdes, la cellule se développe avec force. Lorsque sa masse critique est atteinte, il se forme à l'intérieur de la cellule, une importante quantité de zoospores. La cellule est devenue une «cruche» qui expulse les zoospores la laissant complètement vide. Cette cruche est appelée en langage scientifique *zoosporangium*.

Que signifie *Rhizophlyctis*?

Le genre *Rhizophlyctis* A. Fischer (1892) dans le sens classique du terme est décrit morphologiquement tel qu'il apparaît au travers du microscopie optique: des cellules végétatives sphériques, passant leur existence libre parmi les cellules hôtes avec de longs rhizoïdes en différents points de leur surface, s'introduisant dans les cellules hôtes seulement par les rhizoïdes. Les cellules végétatives parviennent à leur maturité en divisant leurs noyaux sans division de la cellule et en formant des zoospores dans le zoosporangium sphérique, sporanges présentant une à plusieurs papilles d'évacuation, sans couvercle. D'autres sporanges ne formeront pas de rhizoïdes. Leur contenu est souvent jaune ou rougeâtre avec une ou plusieurs papilles d'expulsion sans couvercle. Les zoospores peuvent se déplacer de manière analogue aux amibes, mais elles sont également pourvues d'un long flagelle (le flagelle étant propulseur, il pousse la cellule, ne la tire pas). Récemment, on a pris en considération cette plasticité semblable aux amibes comme une caractéristique du genre *Rhizophlyctis* et ses genres proches (James et al. 2006). A l'aide du microscope électronique et de la taxonomie moléculaire, on a pu démontrer que le genre *Rhizophlyctis* ne devait pas être considéré comme phylogénétiquement homogène (Barr &



Photos HEINZ CLÉMENTON

Abb. 3: Thalli, Zysten und Sporangien von *Rhizophlyctis* in *Dacrymyces stillatus*. Der Massstab gilt für alle Abbildungen.

Reihe A: Lebende Thalli mit einem bis vielen Rhizoïden. In den drei ersten Bildern erkennt man auch Hyphen und Arthrokonidien des Wirtspilzes. In Wasser fotografiert.

Reihe B: Junge Thalli mit je 1 Rhizoïde. SDS-Kongorot.

Reihe C: Zysten mit leicht verdickter Zellwand. Erstes Bild: Auch junge, noch kleine Thalli können Zysten bilden, die an der verdickten Zellwand erkennbar sind. Diese Zelle hat mit zwei Rhizoïden eine Hyphe der Gallerträne befallen. Die drei letzten Bilder zeigen Zysten mit stacheliger Zellwand; und es ist je eine Rhizoïde sichtbar. SDS-Kongorot.

Reihe D: Zoosporangien. **Erstes Bild:** Das grosse, leere Sporangium hat drei Entlassungspapillen gebildet, zwei davon liegen in der Abbildungsebene des Mikroskopes. **Das zweite Bild** zeigt ein kleines, leeres, dünnwandiges Sporangium mit nur einer Papille, **das dritte Bild** ein solches mit verdickter Zellwand mit einer Papille. **Im vierten Bild** dieser Reihe sieht man Zoosporen im Innern des Sporangiums, drei davon in der Abbildungsebene des Mikroskopes.

Bilder 1 und 2 SDS-Kongorot, Hellfeld; Bild 3 Eisen-Karminessigsäure, Hellfeld; Bild 4 SDS-Kongorot, Phasenkontrast.

III. 3: Thalles, kystes et sporanges de *Rhizophlyctis* dans *Dacrymyces stillatus*. L'échelle de mesures est valable pour toutes les photos.

Ligne A: Thalles vivants avec un ou plusieurs rhizoïdes. Sur les trois premières photos, on reconnaît aussi les hyphes et les arthroconidies du champignon hôte. Dans l'eau.

Ligne B: Jeunes thalles avec chacun un rhizoïde. Photographié dans le Rouge Congo- SDS.

Ligne C: kystes avec une paroi légèrement épaissie. Première photo: jeunes, les petits thalles peuvent former des kystes reconnaissables grâce à leur paroi épaissie. Cette cellule a infesté une hyphe de *Dacrymyces* grâce à deux rhizoïdes. Les trois dernières photos montrent des kystes avec une paroi épaisse, un rhizoïde est visible. Dans le Rouge Congo-SDS.

Ligne D: zoosporanges. **Première photo:** un grand sporange vide a formé trois papilles d'évacuation dont deux sont situées dans le plan de l'image du microscope. La **deuxième image** montre un petit sporange vide, à paroi mince avec une seule papille. Et la **troisième image**, un sporange semblable avec une paroi épaissie.

Sur la **quatrième image** de cette série, on peut voir les zoospores à l'intérieur du sporange, et trois d'entre elles, dans le plan de l'image.

Image 1 et 2, Rouge Congo-SDS, champs clair, image 3 acide carmin ferrique, champs clair, image 4, Rouge Congo-SDS, contraste de phase.

Désaulniers 1986; James et al. 2000; Letcher et al. 2008).

Le *Rhizophlyctis* décrit ici se développe dans le gélin de l'hôte vivant, à l'intérieur de *Dacrymyces*. Il est constitué de cellules végétatives sphériques, avec plusieurs rhizoïdes très fins, parfois ramifiés, dont les extrémités perforant les parois des arthroconidies, hyphes ou basides du *Dacrymyces*, et peuvent s'introduire aussi dans les basidiospores de l'hôte. La cellule végétative adulte du parasite peut infecter plusieurs cellules de l'hôte simultanément. Le contenu des jeunes cellules végétatives vivantes est jaune paille, uninucléé, puis à maturité devient jaune orangé pâle, à multiples noyaux, formant des gouttes finement granuleuses. Les zoospores sortent directement des zoosporanges pourvus 1 à 3 papilles d'évacuation; à paroi mince ou épaissie. Les petits sporanges conservent leur forme après avoir libéré leurs zoospores, les plus grands sporanges apparaissent ridés (dans les préparations squachées).

Les zoospores sont munies d'un long flagelle, sans paroi cellulaire changeant d'apparence pour prendre un aspect semblable aux amibes, se mouvant après la disparition du flagelle encore un temps sans paroi cellulaire. Après avoir ajusté ses mouvements, une paroi cellulaire délicate apparaît et un «rhizoïde» va se former et commencer la phase de «butinage». Les kystes à paroi lisse ou épineuse se forment parfois à l'intérieur de cellules particulièrement grandes. Les zoospores et les cellules végétatives les plus jeunes mesurent environ 3,3-4 µm (sans le flagelle), les cellules végétatives mûres et les sporanges atteignent 6-26 µm.

Nos récoltes, toutes à l'intérieur de *Dacrymyces stillatus*. – le 7 novembre 2012, Raedersdorf en Alsace, sur *Abies* ou *Picea*. Markus Wilhelm. – le 23 novembre 2014, Les Liâises, au Nord de Lausanne, sur débris de résineux, H. Cléménçon. – le 16 décembre 2014, sur deux stations voisines, Les Vuargnes, au Nord de Lausanne, sur bois de *Picea*. H. Cléménçon. – le 3 janvier 2015, Les Vuargnes au Nord de Lausanne, sur bois de *Picea*. H. Cléménçon.

Question sur la biologie de *Rhizophlyctis* dans les *Dacrymyces* –

Les grandes différences de la taille des sporanges et de l'épaisseur des parois ont fait émerger des questions quant à savoir s'ils appartenaient tous à la même espèce. Une plus grande série

de mesures (sur le même basidiome de *Dacrymyces*) a montré que tous ces différents sporanges forment une population homogène unique qui ne peut être divisée statistiquement. En conséquence, ils sont très probablement tous du même type, formant un même morphotype très variable.

Mais la question se pose de savoir que faire de ces extraordinaires différences de taille. Si la formation des zoospores commence après le début de la croissance d'un jeune thalle, alors de petits sporanges se formeront; de sorte que si le thalle est grand, de grands sporanges vont se former. Mais qu'est-ce qui va déclencher la formation des zoospores?

Des questions similaires se posent quant à la grande variabilité morphologique des kystes. Ils sont de différentes grandeurs, et il y a deux types de kystes, ceux à paroi lisse, et ceux à paroi fortement épineuse. Y a-t-il deux sortes de spores, lisses et épineuses, des thalles à sclérotés ou zygotes sexuellement formés par l'union de deux cellules amiboïdes sans paroi? Ou alors, sommes-nous en présence de deux espèces différentes de *Rhizophlyctis*, l'une avec des kystes lisses, l'autre avec des kystes épineux? Deux séries d'observations différentes suggèrent qu'il n'existe qu'une seule espèce, mais qu'elle montre une variabilité morphologique très grande: conclusion provisoire, il n'y a qu'une seule espèce de *Rhizophlyctis*.

Une observation attentive nous donne à constater qu'il existe des kystes entièrement lisses, mais aussi d'autres, presque lisses, et encore d'autres avec de rares épines, puis d'autres cellules plus fortement épineuses et enfin, les dernières fortement épineuses. Toutes ces ornements appartiennent à l'ensemble d'une population sporale, dont l'ornementation augmente progressivement. Le fait que kystes lisses et kystes épineuses appartiennent à la même espèce est suggéré par l'observation des deux types de kystes à l'intérieur d'une seule cellule très grande.

La formation des spores dans les cellules ayant une taille exceptionnelle soulève également des questions. Normalement, le cytoplasme multinucléé est divisé en zoospores nues, mais dans quelques thalles très grandes, les spores nues ne quittent pas la cellule mère, mais développent une paroi cellulaire, lisse ou épineuse. Quel cours physiologique du développement avons-nous là?

Et pourquoi? Qu'arrive-t-il à ces cellules avec une paroi prématurément formée? La littérature sur l'Internet nous explique que *Dacrymyces* peut être cultivé en laboratoire. Ceci rend peut-être possible de développer aussi *Rhizophlyctis* dans *Dacrymyces* dans les mêmes conditions et ainsi, d'obtenir des réponses à quelques-unes de ces questions posées, de préciser les relations taxonomiques du parasite basées sur l'analyse de son ADN. C'est maintenant aux expérimentateurs d'entrer en lice.

Rhizophlyctis vit dans le gélin et le mucus des *Dacrymyces* déliquescents. Les zoospores peuvent se déplacer dans le mucus et l'espèce est ainsi répandue à l'intérieur des fructifications gélatineuses du *Dacrymyces*. Mais, comment donc *Rhizophlyctis* peut-il se déplacer d'une fructification à l'autre? Et comment sur un morceau de bois peuvent-ils infecter de plus en plus de *Dacrymyces*? Lorsque je fixais, avec une solution de formaldéhyde des fructifications de *Dacrymyces stillatus*, j'ai remarqué que, dans le liquide de fixation, flottaient de nombreuses minuscules gouttelettes blanchâtres. Sous le microscope, ces entrelacs d'arthroconidies du *Dacrymyces* révèlent des cellules intercalées de *Rhizophlyctis*. La couche externe de mucus contenant des conidies et des parasites semble donc facile à séparer, ce qui permet de penser que c'est ainsi que *Rhizophlyctis* se propage dans un ensemble de basidiomes du *Dacrymyces*, soit par la pluie (eau courante qui se répand sur d'autres fructifications grâce au plan incliné du substrat) soit par la projection de gouttes ou par les insectes. Une autre hypothèse pourrait suggérer que ces derniers seraient attirés par la couleur jaune orange des *Dacrymyces* ou par leur odeur: hypothèse que l'on pourrait vérifier par des observations sur le terrain.

Est-ce que les cellules résistantes épineuses (ou lisses), à paroi épaisse, ont une origine sexuelle éventuelle? Dogme (1974) et Karling (1969) ont trouvé dans d'autres espèces de *Rhizophlyctis* des fusions cellulaires, qu'ils considèrent comme une expression de la formation sexuelle des spores. Que ce fait soit aussi le cas chez les parasites de *Dacrymyces*, cela nous l'ignorons.

Bibliographie voir le texte en allemand

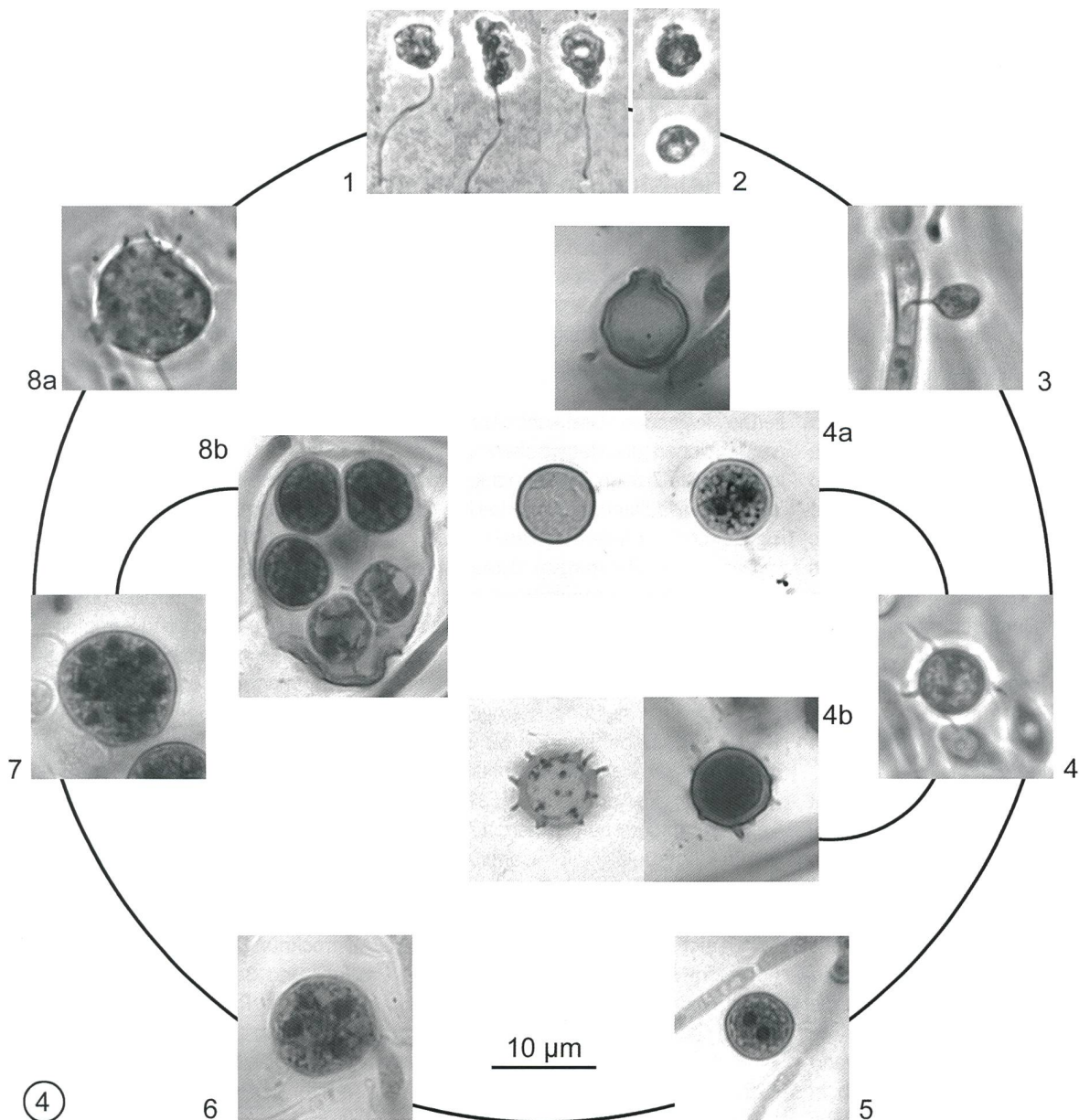


Abb. 4: Hypothetischer Entwicklungszyklus von *Rhizophlyctis* in *Dacrymyces*. Der Massstab gilt für alle Bilder. Fixiertes Material.

1: Drei nackte, amöboid bewegliche Zoosporen mit je einer Geissel am hinteren Ende.

2: Zwei nackte, amöboide Zoosporen nach dem Einschmelzen der Geissel.

3: Ein sehr junger Thallus mit dünner Zellwand und einer Rhizoide, die in eine Hyphe des Wirtspilzes eingedrungen ist.

4: Ein zweikerniger Thallus mit mehreren Rhizoiden.

4A: Das Auftreten einer glatten, leicht verdickten Wand führt zu einer kleinen, glatten Zyste, die sich weiter zu einem kleinen, dickwandigen Sporangium entwickeln kann.

4b: Zwei dickwandige, stachelige Zysten.

5, 6, 7: Zweikerniger, vierkerniger und vielkerniger Thallus. Wachstum und Kernteilungen ohne Zellwandbildung.

8a: Ein grosses Zoosporangium mit nackten Zoosporen im Innern. Oben ist eine Entleerungspapille gut sichtbar; unten erkennt man eine Rhizoide.

8b: Anstelle von Zoosporen können in grossen Thalli auch Zysten gebildet werden, deren weitere Entwicklung noch unbekannt ist.

III. 4: Hypothétique cycle de développement de *Rhizophlyctis* dans *Dacrymyces*. L'échelle de mesure est valable pour toutes les photos. Matériel fixé.

1: Trois zoospores amyboïdes, nues, mobiles avec chacune un flagelle sur la partie arrière.

2: Deux zoospores amyboïdes, nues, après la disparition du flagelle.

3: Un thalle très jeune avec une paroi mince et un rhizoïde qui pénètre une hyphe du champignon hôte.

4: Un thalle à deux noyaux avec plusieurs rhizoïdes.

4A: Représentation d'une paroi lisse, légèrement épaissie et d'un petit kyste lisse qui pourrait se développer plus tard en un petit sporangium à paroi épaissie.

4B: Deux kystes à parois épaissie et épineuse.

5, 6, 7: Thalle à deux noyaux, à quatre noyaux ou multiples noyaux. Croissance et divisions des noyaux sans formation de paroi cellulaire.

8a: Un grand zoosporangium avec zoospores nues à l'intérieur. Au-dessus, une papille d'éjection est nettement visible. Ci-dessous, l'on peut reconnaître un rhizoïde.

8b: Au lieu de zoospores, des kystes peuvent se former aussi dans des thalles de grande dimension, dont le développement nous est encore inconnu.