

Zeitschrift:	Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society
Herausgeber:	Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band:	50 (1977)
Heft:	1-4
Artikel:	Über zwei Entomophthorosen von <i>Tipula paludosa</i> Meig.
Autor:	Keller, Siegfried
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-401857

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 27.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Über zwei Entomophthorosen von *Tipula paludosa* Meig.

SIEGFRIED KELLER

Eidgenössische Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau,
Postfach, CH-8046 Zürich-Reckenholz

*On two entomophthorosis of *Tipula paludosa* MEIG.* – The characteristics of two entomophthoraceous fungi from *T. paludosa* are described. The first species, common in the north-eastern part of Switzerland has multinuclear, oblong ellipsoid to ovoid, usually slightly asymmetric primary conidia with a medium length of 27.7-32.5 μ (extrem values 21.8-38.7 μ) and a medium diameter of 14.3-14.9 μ (extrem values 12.1-19.4 μ). They produce two variants of secondary conidia of the first type. The pyriform-ovoid variant has a medium length of 22.8-23.9 μ (extrem values 18.2-30.3 μ) and a medium diameter of 12.6-15.2 μ (extrem values 9.7-19.4 μ). The fusiform-subcylindrical variant has a medium length of 35.2-38.4 μ (extrem values 30.3-44.8 μ) and a medium diameter of 8.7-9.9 μ (extrem values 7.3-12.1 μ). The spherical, hyaline resting spores have a medium diameter of 33.6-38.7 μ (extrem values 24.2-54.5 μ). The species has no rhizoids. Its possible identity with *Entomophthora arrenoctona* GIARD is discussed.

The second species is known only from mixed infections with the previously mentioned species. Its systematic position is therefore unclear, but it is assumed that it belongs to the genus *Entomophthora*. It is characterised by uncommonly big conidia and resting spores. The spherical to slightly ovoid primary conidia have a medium length of 86.8-94.8 μ (extrem values 56.9-111.3 μ) and a medium diameter of 70.3-79.9 μ (extrem values 46.0-96.8 μ). Young resting spores were present in one insect. They are spherical and have a medium diameter of 58.4 μ (extrem values 48.4-70.2 μ). Both species have been isolated.

Larven und besonders die Imagines von Tipuliden scheinen bevorzugte Wirte für Pilze aus der Gattung *Entomophthora* zu sein. MÜLLER-KÖGLER (1957) führt in seiner kurzen Übersicht 10 Arten auf. Das Vorhandensein solcher Krankheiten in einheimischen Tipuliden-Populationen konnte deshalb erwartet werden. War es 1974 vorerst ein Zufallsfund, so wurden 1975 und 1976 in mehreren Regionen der Nordostschweiz teils zufällig, teils durch gezieltes Suchen zum Teil ansehnliche Mengen an toten Imagines der Grossen Wiesenschnake gefunden. Bei der Bearbeitung des Materials konnten zwei Entomophthorosen festgestellt werden, deren wichtigste Merkmale im Folgenden dargestellt sind.

MATERIAL UND METHODEN

Die luftgetrockneten, toten Insekten lagerten bis zu ihrer Aufarbeitung während einigen Tagen bis mehreren Wochen bei 1 °C. Zur Sporulierung gelangten die von Flügeln und Beinen befreiten Kadaver einzeln in kleine, mit etwas Wasser versehene Petrischalen. Darüber gelegte Objektträger, denen zur Vermeidung einer Quetschung der Konidien Tupfen aus Nagellack angebracht wurden, dienten zum Auffangen der abgeschleuderten Primärkonidien. Die Gewinnung von Sekundärkonidien erfolgte in feuchten Petrischalen in analoger Weise, wobei der Abstand zwischen den beiden Objektträgern etwa 1,5 bis 2 mm betrug. Die Kadaver blieben gewöhnlich etwa 8 bis 9 Stunden auf der Wasseroberfläche und gelangten bis zur Weiterverarbeitung in 70%igen Äthanol.

Die Isolierung der Pilze erfolgte auf ähnliche Weise. Auf sterile Objektträger abgeschleuderte Konidien wurden mit einem an der Impföse befestigten Stück Medium abgewischt und in Kulturröhrchen geimpft.

Alle für die morphologischen Untersuchungen verwendeten Konidien und Dauersporen waren in Lactophenolbaumwollblau eingeschlossen.

ERGEBNISSE

Krankheitsauftreten und Symptome

T. paludosa bevorzugt relativ feuchte Habitate. Die Imagines leben in den Monaten August und September. Entsprechend erfolgten die Funde. Der Hauptanteil stammte aus feuchten, teilweise vernässsten Wiesen sowie von schattigen Waldrändern. Nur vereinzelt fanden sich Kadaver an anderen Orten. Das Auftreten von toten Wiesenschnaken setzte in der zweiten Augusthälfte ein und erreichte in der ersten Septemberhälfte sein Maximum. In der zweiten Septemberhälfte konnten nur noch wenige Kadaver gefunden werden.

1975 wurden total 209 tote Wiesenschnaken gesammelt, davon waren 7 Thoraxfragmente. Unter den restlichen 202 Individuen befanden sich 185 Männchen (= 91,6%) und 17 Weibchen (= 8,4%). 1976 waren es 1 Thoraxfragment und 52 vollständige Kadaver, davon 48 Männchen (= 92,3%) und 4 Weibchen (= 7,7%). Das Geschlechtsverhältnis in der lebenden Population wurde nicht bestimmt, doch wiesen die beim Sammeln gemachten Beobachtungen ebenfalls auf einen deutlichen Männchenüberschuss hin.

Die Kadaver befanden sich vorwiegend an überstehenden Pflanzenteilen, besonders an Gräsern. Die Körperstellung entsprach weitgehend jener lebender Tiere. Auffallend waren einzig die eng die Unterlage umschlingenden Beine. Wurden die Kadaver in nicht allzu feuchtem Zustand angetroffen, wies äußerlich nichts auf die Anwesenheit eines Pilzes hin, namentlich fehlten Rhizoide (Abb. 1a).

Die Krankheitserreger

Aus der Aufarbeitung der 1975 gesammelten Kadaver resultierte eine einzige *Entomophthora*-Art, die auch im Material von 1976 dominierte und auf die hier zunächst eingegangen wird.

Nachdem die Kadaver etwa 3 bis 4 Stunden auf der Wasseroberfläche gelegen hatten, setzte das Abschleudern der Primärkonidien ein. Ihre Bildung erfolgte vorwiegend an den dünnhäutigen Stellen des Thorax (Intersegmentalmembranen, Pleuren, Flügel- und Beingelenke), etwas weniger zahlreich an den Intersegmentalmembranen und Pleuren der letzten Abdominalsegmente. An den vorderen und mittleren Abdominalsegmenten war sie spärlich oder fehlte ganz.

Die Primärkonidien sind meist asymmetrisch und von länglich ellipsoider bis leicht ovoide Form, gelegentlich etwas bauchig (Abb. 1b). Der Scheitel ist rund. An der Basis bildet eine nicht immer deutlich erkennbare, leichte Auswärtswölbung den Übergang zur leicht gerundeten, nur schwach ausgeprägten Papille. Die mittlere Länge beträgt 27,7–32,5 μ und der mittlere Durchmesser 14,5 μ . Detaillierte Größenangaben sind in Tab. 1 enthalten.

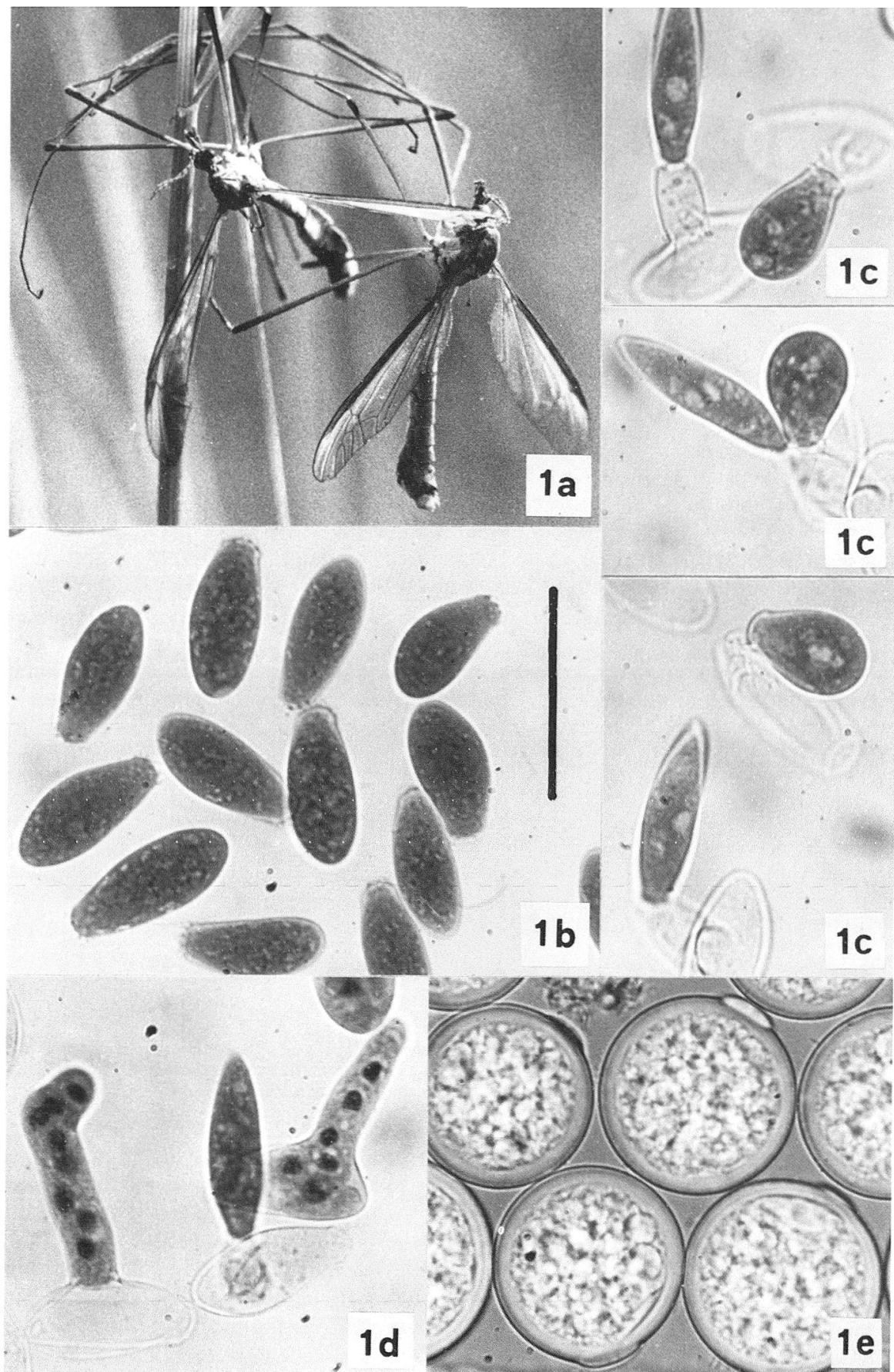


Abb. 1: *Entomophthora* sp. von *Tipula paludosa*. a: Infizierte, tote Insekten. b: Primärkonidien. c: Die beiden Varianten von Sekundärkonidien. d: Zwei auskeimende Primärkonidien mit sichtbaren Kernen. e: Dauersporen. (Länge des Strichs in Abb. 1b entspricht 40 μ . Gleicher Abbildungsmassstab der Abb. 1b-1e).

Ein wesentliches Merkmal dieser *Entomophthora*-Art ist das Vorhandensein von zwei Formen von Sekundärkonidien. Im Gegensatz zu den Arten aus der *E. sphaerosperma*- oder *E. fresenii*-Gruppe, die ebenfalls zwei Typen von Sekundärkonidien aufweisen, den Normal- oder Primärtyp und den Kapillar- oder Sekundärtyp, handelt es sich bei der vorliegenden Art um zwei Varianten des Normaltyps. Sie unterscheiden sich deutlich (Abb. 1c). Die eine ist von ovoider bis pyriformer Gestalt mit relativ breiter Basis und flacher, runder Papille. Sie gleicht den Primärkonidien, ist aber gedrungener. Die mittlere Länge (Tab. 1) beträgt 22,8-23,9 μ , der mittlere Durchmesser 12,6-15,2 μ und das Verhältnis Länge zu Durchmesser 1,6-1,8. Die andere Variante ist von subzylindrischer bis spindelförmiger Gestalt mit relativ schmaler Basis und vorgestreckter, runder Papille. Scheitel und Basis können nicht ohne weiteres unterschieden werden. Gewöhnlich ist der Scheitel etwas spitzer auslaufend und die Basis verjüngt sich leicht um die Ansatzstelle des Keimschlauches, die zudem oft durch einen schwach erkennbaren Wulst charakterisiert ist. Die mittlere Länge dieser Sekundärkonidienvariante beträgt 35,2-38,4 μ , der mittlere Durchmesser 8,7-9,9 μ und das Verhältnis Länge zu Durchmesser 3,7-4,4. Die Länge des Keimschlauches bei der rundlichen Variante beträgt rund 15 μ , bei der länglichen Variante dagegen rund 35 μ . Es scheinen immer beide Varianten von Sekundärkonidien gebildet zu werden. Dies gilt sowohl für Primärkonidien, die auf eine Wasseroberfläche abgeschleudert wurden, als auch bei solchen auf Objekträgern. Offenbar sind die Bedingungen, die zu dieser oder jener Form führen, sehr ähnlich. Die längliche Variante jedoch tritt häufiger auf.

Beim Auskeimen der Primärkonidien zu Hyphen wurden die Kerne im Baumwollblau-Präparat sichtbar. Ihre Anzahl lag zwischen 5 und 9, wobei 6- und 8kernige Keimschläuche vorherrschten (Abb. 1d).

Dauersporen (Abb. 1e) fanden sich vorwiegend in nicht konidienbildenden, in geringerem Umfang auch in konidienbildenden Kadavern, vorzugsweise in der Kopf-Thorax-Region. Sie sind glattwandig, kugelig und hyalin. Ihr mittlerer Durchmesser (Tab. 1) liegt zwischen 33,6 und 38,7 μ .

Die Art wächst sowohl auf gelierten und koagulierten Eidottermedien als auch auf Sabouraud-Agar. Das Wachstum ist in jedem Falle langsam. Eidottermedien verfärben sich dabei hell bis dunkel grau-braun. Die entstehenden Konidien sind länger und vor allem breiter als jene von Insekten (Tab. 1). Die Bildung von Dauersporen konnte nicht nachgewiesen werden.

Diese Art ist offenbar in der Nordostschweiz sehr verbreitet. Sie wurde bisher an folgenden Orten gefunden: Zürich-Reckenholz, Schleitheim, Hallau, Stammheim, Nussbaumen TG, Hüttwilen, Oberneunforn, Alterswilen.

Die zweite, von adulten *T. paludosa* stammende Pilzart ist in zweierlei Beziehung interessant. Erstens waren alle 6 Kadaver, in denen sie nachgewiesen werden konnte, mit der vorher beschriebenen Art infiziert, zweitens weisen Konidien und Dauersporen eine aussergewöhnliche Grösse auf. Äusserlich zeigten die von dieser Art mitinfizierten Insekten keine Besonderheiten. Die Konidienbildung setzte etwa 8 bis 14 Stunden nach dem Anfeuchten der Kadaver ein. Sie beschränkte sich auf die dünnhäutigen Stellen von Kopf und Thorax wie Antennenbasis, Intersegmentalmembranen, Pleuren und Gelenke der Thoraxextremitäten. Die langen, unverzweigten Konidienträger haben einen Durchmesser von rund 15 bis 20 μ (Abb. 2a). Die Primärkonidien sind kugelig bis leicht ovoid. Die gut ausgebildete, rund endende Papille ist deutlich abgesetzt (Abb. 2b). Die mittlere Länge beträgt 86,8-94,8 μ und der mittlere Durchmesser 70,3-79,9 μ .

Tab. 1: Größen (in μ) der Primärkonidien, Sekundärkonidien und Dauersporen von *Entomophthora* sp. basierend auf je 50 Messungen. In Klammern die Extremwerte. Wenn nicht anders vermerkt, handelt es sich um Pilzorgane aus Insekten.

	Nr	Länge (L)	Durchmesser (D)	L/D
Primärkonidien	1	30.1(23.0-36.3)	14.9(12.1-18.2)	2.0(1.5-2.5)
	2	27.7(21.8-38.7)	14.3(12.1-19.4)	1.9(1.7-2.2)
	3	30.9(24.2-37.5)	14.5(12.1-19.4)	2.1(1.7-2.4)
	4	32.5(24.2-37.5)	14.4(12.1-15.7)	2.2(1.5-2.6)
aus Kulturen	41a	33.7(30.3-38.7)	21.0(16.9-26.6)	1.6(1.4-2.1)
	41c	38.6(32.7-47.2)	21.7(18.2-27.8)	1.8(1.5-2.3)
Sekundärkonidien				
pyriforme	1	22.8(18.2-30.3)	13.0(10.9-16.9)	1.8(1.4-2.8)
	2	23.9(20.6-27.8)	15.2(12.1-19.4)	1.6(1.4-1.8)
	3	23.1(19.4-30.3)	12.6(9.7-16.9)	1.8(1.5-2.3)
fusiforme	1	38.4(30.3-44.8)	8.7(7.3- 9.7)	4.4(3.1-5.3)
	2	36.8(30.3-44.8)	9.9(8.5-12.1)	3.7(3.0-4.6)
	3	35.2(30.3-42.4)	8.7(7.3-10.9)	4.1(3.5-5.0)
Dauersporen				
	1		33.6(27.8-41.1)	
	2		38.7(29.0-44.8)	
	3		38.6(27.8-48.4)	
	4		37.6(31.5-46.0)	
	5		35.7(25.4-41.1)	
	6		37.7(24.2-54.5)	

(Tab. 2). Die Sekundärkonidien bilden sich meistens am Ende eines kurzen Keimschlauches (Abb. 2c). Sie sind von gleicher Gestalt wie die primären (Abb. 2d). Ihre mittlere Länge beträgt $76,2 \mu$, ihr mittlerer Durchmesser $65,7 \mu$. In einem der Kadaver waren kugelige, granulierte, gelb-orange Pilzorgane vorhanden, bei denen es sich um junge Azygosporen gehandelt haben dürfte (Abb. 2e und 2f). Ihr mittlerer Durchmesser betrug $58,4 \mu$. Die Art konnte leicht isoliert werden. Auf Eidottermedien wächst sie sehr rasch und bildet sowohl Konidien wie Dauersporen. Erstere entsprechen in Form und Größe den auf Insekten gebildeten, während die reifen Dauersporen aus Kulturen mit einem mittleren Durchmesser von $86,8 \mu$ wesentlich grösser sind (Abb. 2g, Tab. 2).

Fundorte: Nussbaumen TG: 1 Exemplar am Waldrand; Alterswilen: 5 Exemplare in einer Waldwiese.

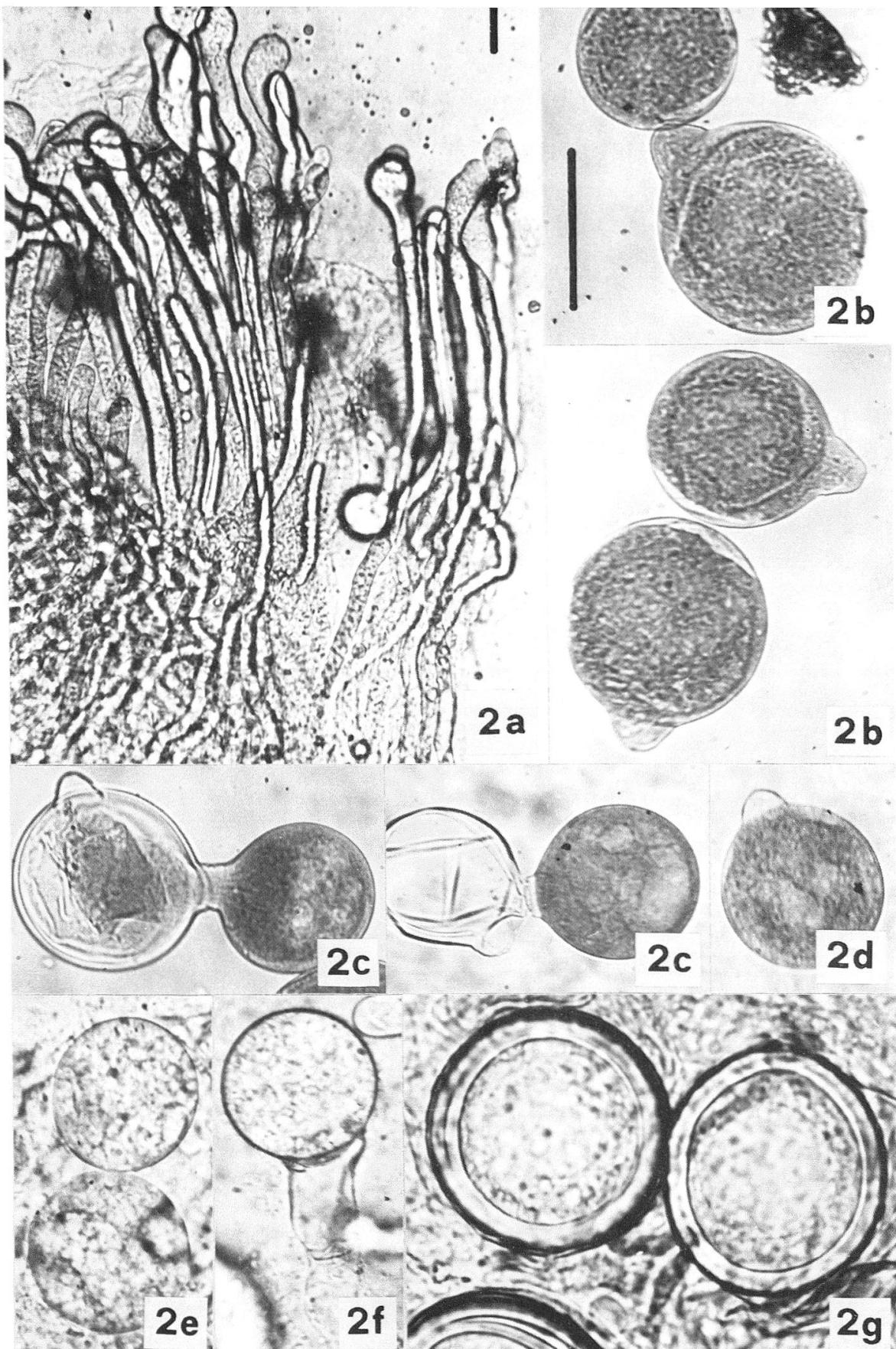


Abb. 2: Eine *Entomophthora*-ähnliche Pilzart von *Tipula paludosa*. a: Konidienträger. b: Primärkonidien. c: Bildung von Sekundärkonidien. d: Sekundärkonidium. e: Junge Dauersporen aus einem Insekt. f: In Bildung begriffene Dauerspore aus einem Insekt. g: Reife Dauersporen aus einer Eidotterkultur. (Länge des Strichs in Abb. 2a und 2b entsprechen 60 μ . Gleicher Abbildungsmassstab der Abb. 2b-2g).

Tab. 2: Größen (in μ) der Primärkonidien, Sekundärkonidien und Dauersporen einer auf *T. paludosa* gefundenen Entomophthoraceenart, basierend auf je 50 Messungen (Ausnahme: Sekundärkonidien $n = 25$). In Klammern die Extremwerte.

	Nr	Länge (L)	Durchmesser (D)	L/D
Primärkonidien	1	94.8(79.9-110.1)	79.9(62.9-93.2)	1.2(1.2-1.3)
	2	86.8(72.6-106.5)	70.8(56.9-87.1)	1.2(1.1-1.3)
	3	88.9(56.9-111.3)	73.1(46.0-96.8)	1.2(1.2-1.3)
	4	88.0(71.4-106.5)	70.3(58.1-87.1)	1.3(1.2-1.3)
aus Kulturen	36	86.3(67.8-102.6)	74.4(58.1-91.9)	1.2(1.1-1.3)
	40	100.8(81.8-110.1)	88.3(66.6-104.1)	1.1(1.1-1.2)
Sekundärkonidien	1	76.2(65.3-88.3)	65.7(56.9-76.2)	1.2(1.1-1.3)
Dauersporen	1		58.4(48.4-70.2)	
aus Kultur	36		86.8(68.9-102.8)	

DISKUSSION

Die erste der beiden hier aufgeführten Pilzarten gehört ohne Zweifel in die Gattung *Entomophthora*. Durch das Fehlen von Rhizoiden sowie durch Form und Größe der Primärkonidien ist die Art recht gut charakterisiert. Auffallendstes Merkmal jedoch sind die Sekundärkonidien. Im Gegensatz etwa zu den Arten der *E. sphaerosperma*-Gruppe, die einerseits Sekundärkonidien des Normal- oder Primärtyps bilden und andererseits solche des Kapillar- oder Sekundärtyps, handelt es sich bei der vorliegenden Art um zwei Varianten des Normaltyps. Sie unterscheiden sich hauptsächlich in ihrer Form sowie in der Länge des sie bildenden Keimschlauches. Der Durchmesser dieser Keimschläuche dagegen ist gleich. Da jedoch die subzylindrische, spindelförmige Variante am Ende eines mehr als doppelt so langen Keimschlauches entsteht wie die ovoide, sind gewisse Analogien zu den Sekundärkonidien des kapillaren Typs nicht von der Hand zu weisen.

Das Vorhandensein von zwei Varianten desselben Sekundärkonidientyps scheint bisher einzig von *E. variabilis* THAXTER (1888) bekannt zu sein, von der sich die hier diskutierte Art im übrigen aber deutlich unterscheidet. Bei ihrer systematischen Einteilung darf jedoch dieses Merkmal nicht überbewertet werden, da bisher den Sekundärkonidien nicht immer die nötige Beachtung geschenkt wurde. Ihre taxonomische Bedeutung ist erst in jüngster Zeit, wenigstens für die Differenzierung innerhalb der *E. sphaerosperma*-Gruppe, richtig erkannt worden (REMAUDIÈRE *et al.*, 1976).

Die Tatsache, dass dieser Pilz in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle auf männlichen Exemplaren von *T. paludosa* gefunden wurde, wirft die Frage nach einer allfälligen Identität mit *E. arrenoctona* GIARD (1888) auf. Er konnte diese Art ausschliesslich auf Männchen derselben *Tipula*-Art finden. Nach seiner Be-

schreibung stimmen die Symptome überein. *E. arrenoctona* bildet keine Rhizoide und die Konidien sind unregelmässig ovoid. Da weitere und vor allem präzisere Angaben fehlen, wäre die hier zur Diskussion stehende Art mit ihr in Übereinstimmung zu bringen. Dem steht auch die von GIARD (1888) erwähnte Geschlechtsspezifität nicht entgegen. Während er zwischen 100 und 200 Exemplare untersuchte, die offenbar aus zwei Funden stammten, basierte das vorliegende Untersuchungsmaterial auf 18 Funden von 8 verschiedenen Orten. Darunter befanden sich ebenfalls einige nur aus Männchen bestehende. Es ist demnach durchaus möglich, dass GIARD (*l. c.*) auf Populationen traf, in denen aus irgendwelchen Gründen nur kranke Männchen vorhanden waren. Aufgrund dieser Indizien ist eine Identität der vorliegenden Art mit *E. arrenoctona* nicht auszuschliessen. Umgekehrt aber genügen die Angaben von GIARD (*l. c.*) nicht zu ihrer sicheren Diagnose.

Im weiteren sei hier auf gewisse Ähnlichkeiten mit *E. caroliniana* THAXTER (1888) hingewiesen. Diese Art besitzt ebenfalls keine Rhizoide und die länglich ellipsoiden Primärkonidien sind durch die kaum vom Scheitel zu unterscheidende Basis gekennzeichnet. Dieser epapillate Konidientyp kommt nur selten vor, konnte jedoch vereinzelt auch im vorliegenden Untersuchungsmaterial nachgewiesen werden. THAXTER (1888) erwähnt jedoch nur eine Variante von Sekundärkonidien, so dass eine Identität aus diesem Grunde fraglich ist.

Die systematische Zuordnung der zweiten aufgeführten Pilzart wird durch den Umstand erschwert, dass sie bisher nur in Mischinfektionen mit der vorgängig erwähnten Art gefunden wurde. Es ist daher unbekannt, ob es sich um einen insektenpathogenen Organismus handelt, um einen Saprophyten oder allenfalls um einen Hyperparasiten. Morphologie und Biologie, soweit bekannt, lassen jedoch auf eine enge Beziehung zur Gattung *Entomophthora* schliessen. Die Art ist durch die aussergewöhnliche Grösse von Konidien und Dauersporen gut charakterisiert. Bezuglich Konidiengrösse steht ihr *E. papillata* am nächsten (vgl. THAXTER, *l. c.*; GUSTAFSSON, 1965). Der vorhandene Grössenunterschied wie auch die Form der Primärkonidien sprechen jedoch gegen eine Identität. Ob das Fehlen von Rhizoiden als weiteres Unterscheidungsmerkmal im vorliegenden Fall herangezogen werden darf, ist noch unklar. Es wäre zumindest denkbar, dass sie durch die besonderen Bedingungen, die eine Mischinfektion bietet, nicht zur Ausbildung gelangten. Zur endgültigen Klärung der systematischen Stellung werden deshalb weitere Beobachtungen und Untersuchungen nötig sein.

LITERATUR

- GIARD, A. 1888. *Fragments biologiques. XI. Sur quelques entomophthorées*. Bull. sci. France et Belg. 19 (Sér. 3, Vol. 1): 298-309.
- GUSTAFSSON, M. 1965. *On species of the genus Entomophthora Fres. in Sweden. I. Classification and distribution*. Lantbrukshögskolans Ann. 31: 103-212.
- MÜLLER-KÖGLER, E. 1957. *Über eine Mykose der Larven von Tipula paludosa Meig. durch Empusa sp. Z. Pfl-Krankh. Pfl-Schutz* 64: 529-534.
- REMAUDIÈRE, G., KELLER, S., PAPIEROK, B. & LATGÉ, J.-P. 1976. *Considérations systématiques et biologiques sur quelques espèces d'Entomophthora du groupe sphaerosperma pathogènes d'insectes (Phycomycètes: Entomophthoraceae)*. Entomophaga 21: 163-177.
- THAXTER, R. 1888. *The Entomophthorae of the United States*. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 4: 133-201.