

## Morphologie und Biologie von *Pseudophacidium*- Arten (Ascomycetes).

Von Margarita C. Egger

Mit 17 Textabbildungen

(Aus dem Institut für spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen  
Hochschule in Zürich)

### A. Einleitung

Die Gattung *Pseudophacidium* Karst. umfasst einige wenige, zu den *Phacidiales* innerhalb der inoperculaten Discomyceten gehörende Pilze. Die Typus-Art *Pseudophacidium ledi* (Alb. et Schw. ex Fr.) Karst. kann je nach der Beschaffenheit der Gewebe ihrer Wirte sehr veränderliche Merkmale aufweisen. Diese Variabilität der Morphologie veranlasste v. Arx und Müller (1954), alle bis damals beschriebenen *Pseudophacidium*-Arten bei *P. ledi* unterzubringen. Als jedoch Müller (1963) zwei neue Arten beschrieb, die sich in verschiedenen Merkmalen von *P. ledi* unterscheiden, entstanden gewisse Zweifel an der Berechtigung dieser Vereinigung. Damit ergaben sich gleich zwei Probleme: 1. Unterscheiden sich die neuen Arten tatsächlich in jeder Hinsicht von den schon beschriebenen? — 2. Sind nicht vielleicht doch Unterschiede zwischen den einzelnen, gewöhnlich Ericaceen bewohnenden Formen von *Pseudophacidium ledi* festzustellen?

Mit Hilfe der Untersuchung ihrer Morphologie und der erwiesenermassen dazugehörenden Nebenfruchtformen sowie der Prüfung der physiologischen Eigenschaften sollen nun diese Fragen in der vorliegenden Arbeit mit dem uns zur Verfügung stehenden Material einer Abklärung entgegen gebracht werden. Ausserdem schien es notwendig, den Mechanismus der Konidienbildung zu klären, weil sich auch darüber die verschiedenen Autoren nicht einig waren.

Hier möchte ich noch Herrn Prof. Dr. H. Kern und allen Mitarbeitern des Institutes für spezielle Botanik der ETH in Zürich, insbesondere Herrn Dr. E. Müller, meinen aufrichtigen Dank aussprechen für die stets gewährte Unterstützung und die vielfältigen Anregungen während der Durchführung dieser Arbeit.

### B. Geschichtlicher Überblick

Die Gattung *Pseudophacidium* wurde von Karsten (1885) mit der Typusart *Pseudophacidium ledi* (Alb. et Schw. ex Fr.) Karst. auf Grund von Unterschieden gegenüber der Gattung *Phacidium* Fr. aufgestellt. Seither erfuhren die Gattung und ihre Arten mehrmalige Um-

benennungen und eine andere Bewertung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen. Die Typusart der Gattung wurde von Albertini und Schweinitz (1805) als *Xyloma ledi* beschrieben; Wirt war *Ledum palustre* L. Eine ausführliche Umschreibung der Art gab Schmidt (Kunze und Schmidt 1817) in seiner monographischen Bearbeitung der Gattung *Phacidium* Fries. Spätere Autoren nahmen eine Spezialisierung auf bestimmte Wirte an oder überschätzten die Unterschiede der äusseren Formen. So kamen z. B. Fries (1822), Fuckel (1875) und Saccardo (1889) dazu, die auf *Vaccinium uliginosum* L., oder Rehm (1882, 1896) die auf *Rhododendron ferrugineum* L. und *Betula alba* L. wachsenden Formen als eigene Arten unter den Namen *Hysterium degenerans*, *Dothiora vaccinii*, *Cenangium vaccinii*, *Propolis rhododendri* und *Pseudophacidium betulae* zu beschreiben. Karsten (1871) vereinigte die auf *Vaccinium uliginosum* L. und auf *Calluna vulgaris* L. gefundenen Arten und stellte sie zunächst zur Gattung *Phacidium*, später (1885) zu *Pseudophacidium*.

V. Höhnel (1917a) änderte willkürlich Karsten's (1885) Diagnose und stellte gleichzeitig die Gattungen *Myxophacidium* mit der Typusart *Myxophacidium degenerans* (Karst.) v. Höhn. und *Myxophacidiella* mit der Typusart *Myxophacidiella microsperma* (Fuck.) v. Höhn. [Nebenfrucht *Myxofusicocum melanotrichum* (Cast.) v. Höhn. = *Discella microsperma* B. et Br.] auf. Diese sollten sich nur durch die Ausbildung, resp. das Fehlen von Paraphysen unterscheiden. Unter anderen ordnete er noch die Arten *Myxophacidium rhododendri* (Rehm) v. Höhn., *Myxophacidiella callunae* (Karst.) v. Höhn. und *Myxophacidiella betulae* (Rehm) v. Höhn. (Nebenfrucht *Myxofusicocum betulae* Jaap) diesen Gattungen zu. Nach Untersuchung zweier verschiedener *Myxophacidium*-Arten, von denen eine Gattungstypus war, erklärte Petrak (1931) die Gattungen *Myxophacidium* und *Myxophacidiella* als identisch. Nannfeldt (1932) vereinigte nach eingehender Überprüfung der Arbeiten v. Höhnel's (1917a, 1917b) die Gattung *Pseudophacidium* mit *Hypoderma* D. C. Nach genauer Untersuchung von Rabenhorst's Herb. mycol. Nr. 520 (1857) (sub *Phacidium ledi* Schm. et Kze.) gab Terrier (1942) eine neue sich mit Karsten's Diagnose deckende Beschreibung. Er konnte damit *Pseudophacidium* eindeutig von *Hypoderma* trennen. V. Arx und Müller (1954) erkannten ebenfalls, dass v. Höhnel (1917a) einem Irrtum zum Opfer gefallen war und somit die Gattung *Pseudophacidium* im Sinne von Karsten (1885) erhalten bleiben muss. Dementsprechend vereinigten sie auch die von v. Höhnel (1917a) aufgestellten Gattungen *Myxophacidium* und *Myxophacidiella* mit *Pseudophacidium ledi* (Alb. et Schw.) Karst. und betrachteten diese als einzige gültige Art der Gattung. Gremmen (1958, 1960) registrierte auf *Picea excelsa* Link ein *Pseudophacidium* mit etwas grösseren Ascii, welches später von Müller (1963) als neue Art *Pseudophacidium piceae* erkannt wurde. Gleichzeitig stellte Müller

auch die auf *Larix decidua* Mill. wachsende Art *Pseudophacidium gaeumannii* auf, womit drei sichere *Pseudophacidium*-Arten anerkannt waren. Ausserdem sind noch einige andere Arten beschrieben, deren Artwert noch unsicher ist.

Obschon der Zusammenhang zwischen *Pseudophacidium*-Arten und bestimmten Nebenfruchtformen lange Zeit nicht durch Kulturversuche bewiesen war, betrachteten z. B. v. Höhnelt (1917a) und Petrak (1921a, 1921b, 1925, 1931) stets *Myxofusicoccum* als Konidienformen ihrer beschriebenen *Pseudophacidium*-, *Myxophacidium*- und *Myxophacidiella*-Arten. Die von Gremmen (1960), Müller (1963) und die in dieser Arbeit beschriebenen Kulturversuche bestätigten den Zusammenhang. Offen steht noch die Systematik dieser Konidienformen.

Die Gattung *Myxofusicoccum* geht auf Dieckmann (1912) zurück. Er stellte eine Anzahl Formen in die Gattung und bestimmte ausdrücklich *Myxofusicoccum salicis* als Typus [und nicht wie Clements und Shear (1931) angeben *M. obtusulum* (B. et Br.) Died.]. Petrak (1921a, 1921b) ging ausführlich auf die Gattung ein und gab ihr eine gute Beschreibung. Er machte auch auf die Problematik der zahlreichen beschriebenen Arten aufmerksam, die er zur Hauptsache nur als Substratformen auffasste. Wie schwierig der Überblick ohne beweisende Kulturversuche war, dokumentierte die Auffassung Nannfeldt's (1932), der den Zusammenhang zwischen *Pseudophacidium* und *Myxofusicoccum* immer bestritt.

Nun hat Müller (1963) in einem Falle auch eine *Ceuthospora* als Nebenfruchtform gefunden. Die Typusart dieser Gattung, *Ceuthospora phacidioides* Grev., ist Nebenfruchtform von *Phacidium multivalve* (D. C.) Schm. (Terrier 1942), woraus auch im Bereich der Konidienformen die nahe Verwandtschaft von *Pseudophacidium* mit *Phacidium* hervorgeht. *Ceuthospora* Fr. ist seit ihrer Beschreibung kaum ernsthaft diskutiert worden, doch sind im Laufe der Zeit viele gattungsfremde Formen dazugestellt worden (vgl. v. Höhnelt 1925).

### C. Die Gattung *Pseudophacidium*, ihre systematische Stellung, Abgrenzung und ihre Verwandten.

Die Gattung *Pseudophacidium* umfasst rindenbewohnende Pilze, die sich durch ihre mehr oder weniger früh aus dem Periderm hervorbrechenden, meist rundlichen Ascomata auszeichnen. Die anfänglich noch geschlossenen Fruchtkörper sind von den durchbrochenen Peridermlappen umgeben. *Pseudophacidium* lässt sich so leicht von der nahe verwandten Gattung *Phacidium* unterscheiden, bei deren Arten die ebenfalls dunkle, obere Stromaschicht stets mit dem deckenden Wirtsgewebe verwachsen bleibt. Das Hypostroma, dessen Basalschicht aus einem dunkelbraunen, gewöhnlich nur mit einzelnen Hyphen in das Holzgewebe eindringenden Plektenchym besteht, ist verschieden stark entwickelt,

bei stärkerer Entwicklung oft zerrissen, oft auch reduziert, wobei die Fruchtkörper ein krustenförmiges Aussehen haben. Das Hypostroma besteht im allgemeinen aus einem im Innern hellbraunen Prosenchym, welches aus faserigen oder prismatischen, mehr oder weniger senkrecht nebeneinander stehenden Zellen gebildet ist. Das unmittelbar unter dem Hypothecium liegende und von diesem oft kaum unterscheidbare Gewebe ist aus hyalinen bis subhyalinen, dickwandigen, gelatinösen, prismatischen oder polyedrischen Zellen aufgebaut. Der hervorbrechende, nicht am Substrat anhaftende Teil des Ascomas ist von der dunklen Aussenkruste berandet. Die über dem Hymenium liegende, in jungem Zustande mit diesem lose zusammenhängende, im Zentrum leicht verdickte Deckschicht besteht neben der erwähnten gegen aussen dunklen Kruste innen aus einem hellbraunem Gewebe, dessen Zellen mehr oder weniger palisadenartig nebeneinander angeordnet sind. Das flache Hymenium steht auf einem undeutlich zelligen Hypothecium und setzt sich aus den zahlreichen, parallel und oft verschieden hoch stehenden Asci und den einzeln, ziemlich kurzen, hyalinen, fädigen, meist verschleimenden Paraphysen zusammen. Die hyalinen Asci besitzen eine verhältnismässige dicke, zarte Wand und enthalten acht einzellige, ellipsoidische, gerade oder leicht gebogene hyaline Ascosporen.

Ähnlich wie v. Arx und Müller (1954) für *Pseudophacidium ledi* angegeben haben, sind auch die andern bekannten *Pseudophacidium*-Arten vor allem in der Morphologie des Stromas ziemlich veränderlich. Dies verkannte v. Höhnel (1917b); in seinem „System der *Phacidiales*“ mass er der Lage der Fruchtkörper im Wirtssubstrat ein viel zu grosses Gewicht bei, und wie in anderen Gruppen (v. Höhnel 1918) hat dieses von ihm vertretene Einteilungsprinzip leider später oft zu grosser taxonomischer Konfusion geführt.

Dass die systematischen Beziehungen innerhalb der Familie nie ganz klar waren, geht schon aus dem geschichtlichen Überblick hervor. V. Höhnel (1906, 1917a), Petrak (1922, 1931), Nannfeldt (1932) und Terrier (1942) haben verschiedentlich versucht, die systematische Stellung der Gattung *Pseudophacidium* (bzw. *Myzophacidium* und *Myzophacidiella*) zu klären. Gewöhnlich wurden sie als Übergangsform zwischen den bitunicaten *Dothiorales* und den echten *Discomyceten*, speziell den *Phacidiaceen*, betrachtet. Die Familie der *Phacidiaceae* wurde wegen der Ähnlichkeit im Bau des Hymeniums und der Nebenfruchtformen (!) mit gewissen *Dermateaceae* von Nannfeldt (1932) in die Reihe der *Helotiales* eingereiht. Dass sie aber auf Grund ihres im Stroma entstehenden Hymeniums nicht dazu gehören können, ist eindeutig (vgl. Lagerberg 1949, v. Arx und Müller 1954, Luttrell 1955). Darum muss auch die Reihe der *Phacidiales* aufrecht erhalten bleiben. Die von Korf (1962) begründete Familie der *Hemiphacidiaceae* hingegen, deren Arten im reifen Zustande äusserlich ebenfalls ähnlich aussehen wie phacidiale Pilze, gehören zu den *Helotiales*.

## 1. Allgemeines.

Wir haben schon wiederholt darauf hingewiesen, dass die einzelnen, im folgenden zu besprechenden *Pseudophaacidium*-Arten sich durch die extreme Variabilität in der Morphologie ihrer Hauptfruchtformen auszeichnen. Aus diesem Grunde sind sie nicht immer leicht zu unterscheiden, und zur Trennung der Arten müssen zusätzliche Wirte berücksichtigt werden:

- 1 Hypostroma meist stark ausgeprägt, oft als dicker Stielteil der Fruktifikationen ausgebildet; Koniferen besiedelnde Pilze 2
- 1\* Hypostroma relativ schwach ausgebildet oder scheinbar fehlend . . . . . 3
- 2 Fruktifikationen deutlich apothecienartig; Asci 80—130  $\mu$  lang, Ascosporen 9—14  $\times$  3—6  $\mu$  gross; auf *Picea excelsa* Link . . . . . *P. piceae*
- 2\* Fruktifikationen als sitzende Stromata ausgebildet; Asci 65—80  $\mu$  lang, Ascosporen 9—12  $\times$  3—4  $\mu$  gross; auf *Larix decidua* Mill. . . . . *P. gaeumannii*
- 3 Innere Zellen der Deckschicht als faserige Anhängsel in die Hymeniumhöhle hineinragend; Hypostroma häufig zer-rissen; Asci 65—110  $\mu$  lang, lang gestielt, Ascosporen 7—12  $\times$  3—4  $\mu$  gross; oft auf Ericaceen . . . . . *P. ledi*
- 3\* Innere Zellen der Deckschicht dicht gedrängt, kugelig oder birnenförmig; Asci 100—180  $\mu$  lang, Ascosporen 12—20  $\times$  6—9  $\mu$  gross, einreihig schräg im Ascus angeordnet . . . *P. necans*

2. ***Pseudophaacidium ledi*** (Alb. et Schw. ex Fr.) Karsten  
Karsten-Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 2 (6), 157 (1885)

## Synonyme:

- Xyloma ledi* Albertini et Schweinitz — Consp. fung. p. 60 (1805).  
*Phacidium ledi* (Alb. et Schw.) Kze. und Schm. — Mykol. Hefte 1, 31 (1817).  
*Phacidium ledi* (Alb. et Schw.) Fries — Syst. Mycol. 2, 574 (1822).  
*Hysterium degenerans* Fr. — Syst. Mycol. 2, 585 (1822).  
*Phacidium degenerans* (Fr.) Karst. — Mycol. Fenn. 1, 252 (1871).  
*Phacidium callunae* Karst. — Mycol. Fenn. 1, 253 (1871).  
*Dothiora vaccinii* Fuekel — Symb. Mycol. Nachtr. 3, 29 (1875).  
*Propolis rhododendri* Rehm — Hedwigia 21, 116 (1882).  
*Pseudophaacidium degenerans* Karst. — Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 2 (6), 157 (1885).  
*Pseudophaacidium callunae* Karst. — Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 2 (6), 157 (1885).  
*Cenangium vaccinii* (Fuck.) Sacc. — Syll. Fung. 8, 558 (1889).  
*Pseudophaacidium rhododendri* Rehm — Rabenh. Krypt.flora 1, Abt. 3, 95 (1896).

- Pseudophaacidium betulae* Rehm — Rabenh. Krypt.flora 1, Abt. 3 (1896).  
*Physalospora dissospora* Feltg. — Rec. Mém. Trav. Soc. Bot. Luxemb. 15, Nachtr. 2, 180 (1901).  
*Diplochora dissospora* (Feltg.) v. Höhn. — Sitz.ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 115, 1201 (1906).  
*Myxophaacidium degenerans* (Karst.) v. Höhn. — Sitz.ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 126, 301 (1917).  
*Myxophaacidium rhododendri* (Rehm) v. Höhn. — Sitz.ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 126, 301 (1917).  
*Myxophaacidium betulae* (Rehm) v. Höhn. — Sitz.ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 126, 301 (1917).

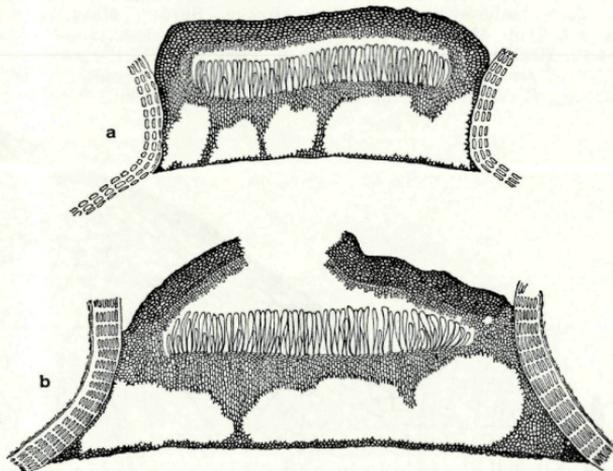


Abb. 1. Schnitte durch zwei Fruchtkörper von *Pseudophaacidium ledi*, gewachsen auf a) *Vaccinium Myrtillus* L. und b) *Rhododendron ferrugineum* L. Vergr. 100×.

- Myxophaacidium callunae* (Karst.) v. Höhn. — Sitz.ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 126, 301 (1917).  
*Myxophaacidium callunae* (Karst.) Petr. — Krypt. Forsch. Bayr. Bot. Ges. 2, 180 (1931).  
 Nebenfruchtform: *Myxofusicoccum* Died. — Ann. Mycol. 10, 68 (1912).  
 Beschrieben als: *Fusicoccum ericeti* Sacc. — Ann. Mycol. 12, 292 (1914). —  
*Myxofusicoccum ericeti* (Sacc.) Petr. — Hedwigia 62, 303 (1921).

Matrix: Trockene Zweige (ausnahmsweise Blätter) von *Ledum palustre* L., *Vaccinium Myrtillus* L., *Calluna vulgaris* L., *Rhododendron ferrugineum* L., *Rhododendron albiflorum* Hook., *Juniperus communis* L., *Betula alba* L.

Untersuchtes Material: Auf *Ledum palustre* L.: Deutschland: Driesen, April 1857, leg. L a s c h (sub *Phacidium ledi* Schm. et Kze., Rabenhorst Herb. myc. Nr. 520). — Lettland: Kr. Riga, Adazi, April 1942, leg. J.

Smarods (F. Petrak, Myc. gen. Nr. 1933). — Auf *Vaccinium uliginosum* L.: Schweiz: Kt. Graubünden, bei Chur, Fürstenalp, ca. 1900 m, 14. 6. 1905, leg. A. Volkart (sub *Pseudophaacidium degenerans* Karst.). — Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Jatzmäder, 30. 5. 1964, leg. E. Müller. — Kt. Graubünden, bei Splügen, Tambo Alp, 17. 7. 1965, leg. M. Egger (= ETH-Kultur M 7056). — Auf *Vaccinium Myrtilus* L.: Tschechoslowakei: Mähr.-Weisskirchen, Bartelsdorf, Juli 1923, leg. F. Petrak [sub *Myzophaacidium degenerans* (Karst.) Petr.]. — Schweiz: Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Stillberg, 27. 6. 1964, leg. E. Müller (= ETH-Kultur M 4768). — Kt. Wallis, bei Brig, Aletschwald, Moränenweg, 3. 8. 1964, leg. E. Müller. — Auf *Calluna vulgaris* L.: Deutschland: Sachsen, Königstein an der Elbe, März 1890, leg. W. Krieger (sub *Pseudophaacidium callunae* Karst.). Tschechoslowakei: Mähr.-Weisskirchen, Surčov, März 1914, leg. F. Petrak [sub *Myzophaacidium callunae* (Karst.) Petr.]. — Schweiz: Kt. Schwyz, Hochmoor bei Altmatt, 29. 9. 1966, leg. M. Egger. — Auf *Rhododendron ferrugineum* L.: Schweiz: Kt. Tessin, Tremola ob Airolo, Juli 1882, leg. G. Winter (sub *Propolis rhododendri* Rehm, Rabenh.-Rehm

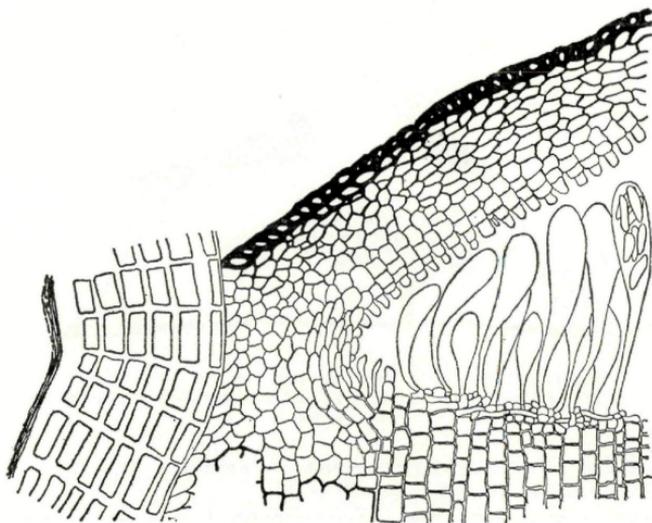


Abb. 2. Ausschnitt aus einem Fruchtkörper von *Pseudophaacidium ledi*, gewachsen auf *Rhododendron ferrugineum* L. Vergr. 500×.

Fungi Europ. Nr. 2736). — Kt. Graubünden, Puschlav, Sassalbo, 21. 7. 1945, leg. L. Ettlinger [sub *Myzophaacidium rhododendri* (Rehm) v. Höhn.]. — Kt. Graubünden, Münstertal, Plaun Radond, unterhalb Chavalatch, ca. 2200 m, 17. 7. 1963, leg. M. Egger (= ETH-Kultur M 7052). — Kt. Graubünden, Albula Pass, Weissenstein, 18. 7. 1963, leg. E. Müller (= ETH-Kultur M 7050). — Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Stillberg, 27. 5. 1964, leg. E. Müller (= ETH-Kultur M 4765). — Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Stillberg, 27. 5. 1964, leg. E. Müller (= ETH-Kultur M 4766).

— Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Stillberg, 30. 5. 1964, leg. E. Horak [= ETH-Kultur M 4769 und M 4770 (aus Konidien)]. — Kt. Graubünden, Arosa, Alpenblick, 9. 8. 1964, leg. E. Rahm. — Kt. Graubünden, Nationalpark, Sesvenna Tal, Alp Marangun, 26. 6. 1964, leg. M. Egger. — Kt. Graubünden, bei Splügen, Tambo Alp, 15. 7. 1965, leg. M. Egger. — Kt. Wallis, Gondo, Mte. Carnera 4. 7. 1946, leg. Ch. A. Terrier. — Kt. Wallis, bei Brig Aletschwald Moränenweg, 11. 6. 1963 leg. E. Müller (= ETH-Kultur M 7053,). — Kt. Wallis, Turmtal, gegen Augstbordpass, ca. 2300 m, 10. 8. 1966, leg. S. Naeef-Roth. — Frankreich:

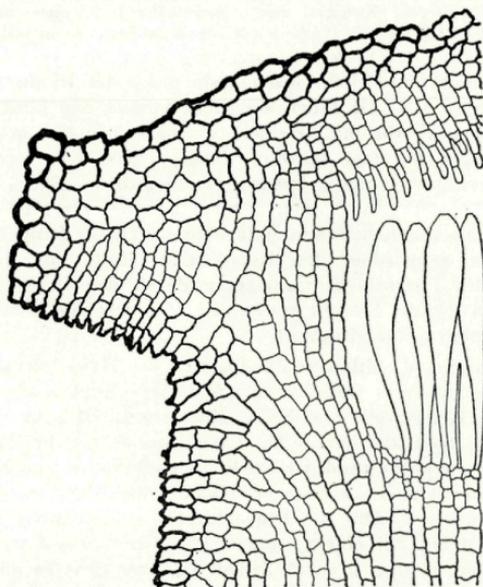


Abb. 3. Ausschnitt aus einem Ascoma (Deckschicht und Hymeniumrand) von *Pseudophacidium ledi*, gewachsen auf *Juniperus communis* L. Vergr. 500 $\times$ .

Alpes Maritimes, Tende, Mercantour, Val Fontanalba, am Lac Verde, 28. 6. 1961, leg. E. Müller. — Savoyen, Col des Montets, oberhalb Chamonix, 26. 6. 1966, leg. M. Egger. — Savoyen, Col du Petit Mt. Cenis, 29. 6. 1966, leg. E. Müller. — Italien: Bergamasker Alpen, Roncobello, am Lago Fregaborgia, 23. 6. 1964, leg. M. Egger. — Bergamasker Alpen, Roncobello, Bte. di Mezzeno, 25. 6. 1964, leg. M. Egger. — Bergamasker Alpen, Roncobello, Passo Mezzeno, 27. 6. 1964, leg. M. Egger. — Cogne, Alpe Ecloseur, 29. 6. 1965, leg. M. Egger. — Auf *Rhododendron albiflorum* Hook.: U.S.A.: Mt. Revelstoke, B. C., ca. 2100 m, 18. 7. 1963, leg. R. A. Shoemaker. — Auf *Juniperus communis* L.: Schweiz: Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Stillberg, Juni 1965, leg. G. Bazzigher (= ETH-Kultur M 7057). — Auf *Betula alba* L.: Deutschland, Sachsen, Königstein an der Elbe, April

1886, 1888, März 1890, leg. W. Krieger (sub *Pseudophacidium betulae* Rehm).

Nur Nebenfruchtform: auf Blättern von *Rhododendron ferrugineum* L.: Schweiz: Kt. Wallis, Chandolin, 12. 6. 1905, leg. H. C. Schellenberg (sub *Fusicoccum* sp.). — Italien: Parc Gran Paradiso, Valnontey, Pian di Resella, 3. 7. 1965, leg. M. Egger. — Auf Zweigen von *Vaccinium uliginosum* L.: Schweiz: Kt. Glarus, Braunwald, Kneugrat, 27. 7. 1964, leg. M. Egger. — Kt. Graubünden, Splügen, am Lei da Vons, 14. 7. 1964, leg. M. Egger. — Auf Zweigen von *Calluna vulgaris* L.: Tschechoslowakei: Mähr.-Weisskirchen, 1913, leg. F. Petrak [sub *Myzofusicoccum ericeti* (Sacc.) Petr.]. — Auf Zweigen von *Betula alba* L.: Polen: Stanislau in Galizien, Febr. 1916, leg. F. Petrak (sub *Myzofusicoccum betulae* Jaap).

Die Ascomata entwickeln sich einzeln unter der Rinde und reissen diese mehrlappig auf. Alt fallen sie leicht heraus und hinterlassen im Holz eine dunkle Vertiefung. Die noch geschlossenen Fruchtkörper sind dunkel-graubraun bis fast schwarz, flachgedrückt oder polsterförmig vorgewölbt, gewöhnlich unregelmässig rundlich, 500—1200  $\mu$  im Durchmesser und 250—300  $\mu$  hoch, oder seltener länglich, bis 1000  $\mu$  lang und 500  $\mu$  breit. Die länglichen Ascomata sind häufig in Längsrillen unter dem Periderm angeordnet. Bei vollständiger Reife und Feuchtigkeit öffnet sich die Deckschicht mehrlappig durch den Druck der reifen Asci, die in hellgrauer Schicht erscheinen. In trockenem Zustand ist das Hymenium gelbgrau (sandfarben).

Die unteren und seitlichen Randpartien des Hypostromas sind fest mit dem Substrat verwachsen, aber nur wenige Hyphen dringen etwas tiefer in das Holzgewebe ein. Seine Mächtigkeit ist sehr variabel, es kann bis 300  $\mu$  hoch oder gerade nur angedeutet sein. Sehr oft, vor allem bei den Ericaceen bewohnenden Formen, ist es zerrissen und die Struktur des Gewebes nicht mehr deutlich erkennbar; die Zellen um die Höhlungen sind deformiert (Abb. 1). Die untersten Zellschichten sind immer intakt und bestehen aus einem braunen Pseudoparenchym von dick- und dunkelwandigen, 5—8  $\mu$  grossen Zellen. Darüber geht es allmählich in ein helleres prosenchymatisches Gewebe über. Die unten und seitlich gegen die Aussenkruste dunkelwandigen, im Innern hellwandigen, mehr oder weniger prismatischen, 6—12  $\times$  6—8  $\mu$  grossen Zellen stehen in deutlich senkrechten Reihen nebeneinander.

Das Hypothecium besteht aus kurzen, senkrechten, prismatischen, undeutlich sichtbaren und schwer anfärbaren Zellen mit fast hyalinen, verhältnismässig dicken, gelatinösen Wänden. Im Schnitt gesehen, divergieren die von der dunkeln Aussenkruste berandeten Hyphen des Hypotheciums fächerförmig auseinander und gehen seitlich in die Deckschicht über. Diese ist 25—50  $\mu$  dick, gewöhnlich am Rande etwas dünner und im Zentrum leicht verdickt, mehr oder weniger flach, manchmal konvex, seitlich abgerundet oder springt auch dachartig vor (Abb. 3). Die äussersten sieben bis zehn Schichten bestehen aus dunkelwandigen 4—8  $\mu$  grossen, unregelmässig polyedrisch-prismatischen, manchmal gegen

aussen leicht flachgedrückten und dann radial ausgerichteten Zellen. Die darunter liegenden inhaltslosen, dunkel- und dünnwandigen Zellen sind polyedrisch und etwas flachgedrückt. Nach unten schliesst eine in jungem Zustande mit dem Hymenium zusammenhängende Schicht an. Diese besteht aus leicht färbbaren, plasmareichen, prismatischen,  $4,5-7,5 \mu$  grossen Zellen, die palisadenartig nebeneinander und senkrecht zur Fruchtschicht angeordnet sind. Die innersten Zellen, deren Wände leicht verschleimen, sind anhängselartig verlängert und ragen einzeln in die Hymeniumhöhle hinein.

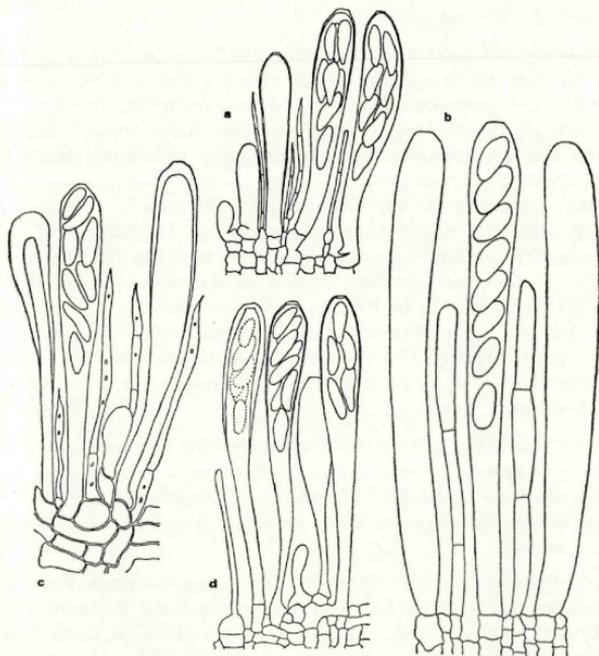


Abb. 4. Asci mit Ascosporen und Paraphysen von a) *Pseudophacidium gaeumannii*, b) *P. necans*, c) *P. pictae*, und d) *P. ledi*. Vergr.  $660\times$ .

Das Hymenium ist flach und bis  $130 \mu$  dick. Aus den undeutlich sichtbaren hyphigen Zellen des Hypotheciums entstehen die dicht gedrängten, geraden, am Rande leicht gebogenen Asci. Diese reifen gewöhnlich ziemlich unregelmässig und sind dementsprechend auch sehr unterschiedlich,  $65-110 \mu$  lang, bis  $40 \mu$  lang gestielt, keulenförmig, im oberen Teil  $8-12 \mu$ , im Stiel  $4-7 \mu$  breit, oben flach abgerundet. Sie

besitzen eine 0,6—0,8  $\mu$  dicke, hyaline, sehr zarte Wand. In Asci mit noch nicht vollentwickelten Sporen verjüngt sich das mit Baumwollblau leicht färbbare Plasma gegen die Spitze hin und endet häufig kragenförmig. Jodlösungen ergeben keinerlei Blaufärbung. Jeder Ascus enthält acht einzellige, hyaline, 7,5—12  $\times$  3—4  $\mu$  grosse Ascosporen, die ellipsoidisch, eiförmig, gerade oder leicht gekrümmt, fast nierenförmig und häufig an beiden Enden nicht gleich abgerundet sein können. Die sich selten entwickelnden Paraphysen verschleimen meist bei der Reifung der Asci; sie sind kürzer oder höchstens so lang wie diese, 30—65  $\times$  1—2  $\mu$  gross, unseptiert, an der Spitze abgerundet und entstehen an einer dicken, rundlichen Basalzelle.

Auf *Juniperus communis* L. wurde ein *Pseudophacidium* gefunden, welches im Bau der Ascomata einige kleinere Unterschiede gegenüber den andern, Ericaceen bewohnenden Formen aufweist. Die Fruchtkörper brechen im allgemeinen stärker aus der Rinde hervor, das Basalstroma ist weniger zerrissen und häufig lagern sich ihm seitlich kleine Konidienstromata an, die Deckschicht ist in der Mitte stärker verdickt und springt seitlich mehr vor (Abb. 3). Eine genaue Untersuchung des spärlichen Materials ergab jedoch eine gute Übereinstimmung in den wichtigsten Art-Merkmalen, mit typischen Formen von *Pseudophacidium ledi*, sodass kein Grund besteht, eine neue Art aufzustellen. Die Asci gleichen sich vollkommen in Form und Grösse, und vor allem waren in den aus Ascosporen hervorgegangenen Reinkulturen weder morphologische noch physiologische Unterschiede festzustellen. Die oben angegebenen Unterschiede sind somit vermutlich nur durch den Bau des Wirtsgewebes bedingt.

*Pseudophacidium ledi* besiedelt vorzugsweise Ericaceen, und in den Alpen tritt es besonders häufig auf *Rhododendron ferrugineum* L. auf. Im Gegensatz dazu findet man es kaum auf *Rhododendron hirsutum* L.; es ist nur ein einziger sicherer Fund bekannt (Rehm 1912). (Abbildungen 1, 2, 3 und 4).

Die den Ascomata sehr ähnlichen Nebenfruchtformen von *Pseudophacidium ledi* wachsen auf Ästchen oder seltener auf Blättern. Sie sind rundlich, 500—800  $\mu$  breit, auf den Blättern ziemlich flach und nur 100—250  $\mu$ , auf den Zweigen bis 500  $\mu$  hoch, dunkelgrau-braun bis fast schwarz, runzelig-körnig und reissen reif unregelmässig auf. In Reinkultur variieren sie stark in Form, Grösse und Farbe und entwickeln sich oberflächlich auf dem Substrat, seltener eingesenkt, einzeln oder zu wenigen zusammengewachsen. Sie sind dunkelgrau bis fast schwarz, kugelig, eiförmig, zylindrisch, birnenförmig, flaschenförmig, mehr oder weniger lang geschnäbelt, dann mit einer deutlichen Mündung versehen, aus der die Konidien in schleimigen, weisslichen bis gelblichen Tropfen oder Ranken austreten. Oft sind sie von einem lockeren Geflecht aus hell- bis dunkelgrauem Luftmycel umgeben. Das den ganzen Frucht-

körper umrandende, nur in Natur sklerotiale Peridium besteht aus unregelmässig grossen, rundlichen oder polyedrischen Zellen mit dicken, dunkelbraunen Wänden. Auf Holz wachsende Pyknidien können ein Basalstroma besitzen, welches aus einem dunkelbraunen, häufig Substratzellen einschliessenden Prosenchym gebildet ist. Das innere Stroma besteht in jungen Fruchtkörpern aus einem kompakten pseudoparenchymatischen Gewebe, welches aus hyalinen, 5—15  $\mu$  grossen Zellen mit bis 0,8  $\mu$  dicken, gelatinösen Wänden aufgebaut ist. Vollentwickelte, reife Pyknidien hingegen sind von unregelmässig grossen, untereinander verbundenen Hohlräumen durchzogen. Diese werden durch hyphige Stränge

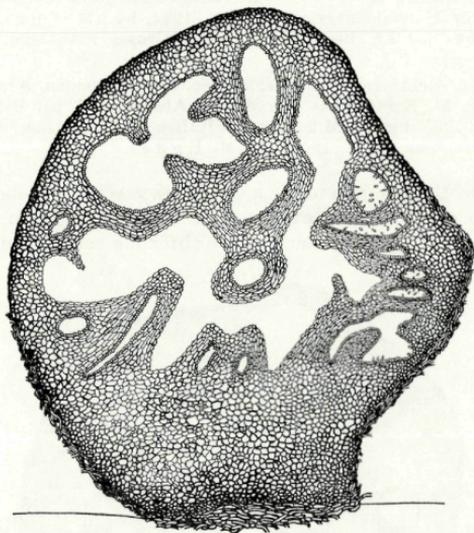


Abb. 5. Schnitt (senkrecht zum Substrat) durch ein Pyknidium aus Reinkultur von *Pseudophacidium ledi*. Vergr. 100 $\times$ .

getrennt, die aus mehr oder weniger prismatischen, ca. 5  $\times$  15  $\mu$  grossen, hyalinen Zellen bestehen. In Reinkultur verlaufen diese Stränge in allen Richtungen, in Natur sind sie meistens senkrecht zum Wirtssubstrat nur mit dem Basalstroma und mit dem deckenden Peridium verbunden. In den Höhlungen entstehen die sehr zahlreichen Konidien an kurzen Konidiophoren (Entwicklung s. S. 311). Die Konidien sind einzellig (sehr selten zweizellig), hyalin, ellipsoidisch bis zylindrisch, gerade, seltener einseitig gebogen, beidseitig meist gleich abgerundet, 4,5—10,5  $\times$  1,5—4,5  $\mu$  gross und mit granuliertem Plasma gefüllt (Abbildungen 5, 6 und 7).

### 3. *Pseudophacidium piceae* E. Müller

Phytopath. Zeitschr. 48, 212 (1963)

Nebenfruchtform: *Myxofusicocum* Died. — Ann. Mycol. 10, 68 (1912).

Matrix: Trockene Zweige von *Picea excelsa* Link.

Untersuchtes Material: Schweiz: Kt. Wallis, bei Brig, unterer Aletschwald, 11. 9. 1962, leg. E. Müller (Typus) (= ETH-Kultur M 4667). — Kt. Graubünden, Bergün, Val Tuors, 5. 7. 1957, leg. H. Butin (sub *Pseudophacidium ledi*). — Kt. Graubünden, Arosa, 2. 6. 1963, leg. E. Rahm (= ETH-Kultur M 7055). — Kt. Graubünden, Val Pisch, über Müstair, ca. 2000 m, 17. 7. 1963, leg. M. Egger (= ETH-Kultur M 7051). — Kt. Graubünden, bei Davos, Dischmatal, Stillberg, 27. 5. 1964, leg. E. Müller (= ETH-Kultur M 4767). — Kt. Graubünden, Nationalpark, Eingang des Val Mingér (Hirschlagerstelle), 22. 9. 1964, leg. M. Egger (= ETH-Kultur M 7054). — Kt. Bern, Grindelwald, Grosse Scheidegg, 30. 8. 1965, leg. M. Egger.

Nur Nebenfruchtform: Schweiz: Kt. St. Gallen, Amden, Alp Oberkäsern, 9. 6. 1964, leg. M. Egger. — Kt. Wallis, Aletschwald, bei Brig, alter Belalpweg, 13. 6. 1965, leg. E. Müller. — Italien: Bergamasker Alpen, Roncabello, Passo Mezzeno, 26. 6. 1964, leg. M. Egger.

Die Fruchtkörper entstehen meist massenweise, seltener vereinzelt auf zwei- bis dreijährigen Zweigen. Ihre Grösse und Form ist variabel, sie können rundlich, keulig oder auch kelchförmig sein. Die dunkelgrauen

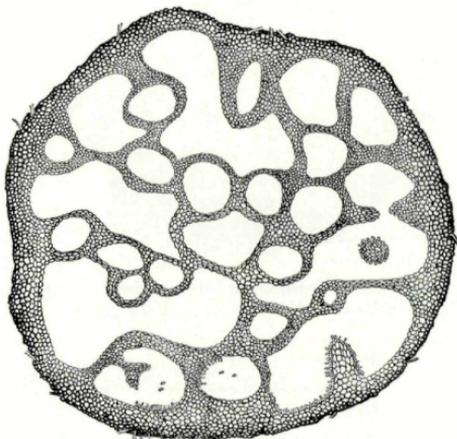


Abb. 6. Schnitt (parallel zum Substrat) durch ein Pyknidium aus Reinkultur von *Pseudophacidium ledi*. Vergr. 100 $\times$ .

bis fast schwarzen Ascomata brechen einzeln oder in Büscheln von drei bis sechs aus dem Periderm hervor. Sie sind 500—1500  $\mu$  hoch, im stielartigen Basalteil 200—500  $\mu$ , im Bereich des Hymeniums 500—1300  $\mu$

breit. In trockenem Zustand sind ihre oberen Ränder häufig nach innen gebogen und sie erscheinen länglich. Bei genügender Feuchtigkeit reisst die Deckschicht reifer Ascomata zwei- bis mehrlappig auf und legt die graubraune, von einer dünnen Schleimschicht bedeckte Fruchtschicht frei. Das Hypostroma ist manchmal stielartig verjüngt, manchmal kelchförmig verbreitert (vgl. Abb. 8 und Müller 1963, Abb. 3). Es dringt nur mit einzelnen Hyphen in das Holz ein und umschliesst oft Zellen des ursprünglichen Wirtsgewebes. Das Hypostroma besteht aus dunkeln,

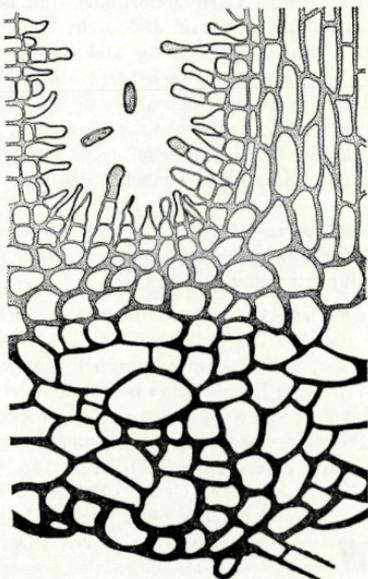


Abb. 7. Ausschnitt aus einem Pyknidium aus Reinkultur mit Peridium und Konidienhöhlung von *Pseudophacidium gaeumannii*. Vergr. 660 $\times$ .

dickwandigen Hyphen, die am Grunde ein kompaktes Prosenchym bilden. Darüber ordnen sich die Hyphen mit ihren  $12-20 \times 4-6 \mu$  grossen Zellen senkrecht und mehr oder weniger parallel und divergieren nur seitlich gegen den Stromarand. Im oberen Teil des Hypostromas geht das Gewebe wieder in ein Pseudoparenchym über; die Zellen werden bis  $20 \mu$  gross und haben sehr dicke, hyaline Wände mit Tüpfeln. Die dunkle,  $50-150 \mu$  dicke Aussenkruste ist aus dickwandigen, kleinen Zellen aufgebaut. Ohne Unterbruch setzt sie sich mit dem fast gleichen Gewebetypus in der Deckschicht fort. Diese ist am Rande etwas dünner, im Zentrum leicht verdickt und besteht aussen aus acht bis fünfzehn Lagen dunkelwandiger Zellen. Gegen die Hymeniumhöhle zu stellen sich die

Zellen in senkrechte Reihen, die innersten Zellen verschleimen, sind kaum noch erkennbar und erscheinen als bräunliche Masse. Das unter dem Hymenium liegende Hypothecium besteht aus wenigen Lagen undeutlicher, hyaliner, 1—5  $\mu$  grosser, kaum anfärbbarer Zellen. In einigen Schnitten konnten leicht färbbare, senkrecht zu den Asci verlaufende Hyphen beobachtet werden. Über dieser undeutlichen Schicht stehen die Asci dicht gedrängt nebeneinander. Sie sind ziemlich gerade, keulig, unregelmässig hoch, 80—130  $\mu$  lang, meistens lang gestielt, im oberen, keuligen Teil 9—16  $\mu$  breit, flach abgerundet und besitzen eine kaum sichtbare Apikalplatte, die sich mit Jod nicht blau färbt. Die Ascuswand ist hell, zart und verhältnismässig dick, besonders in den jungen Stadien, in denen die Ascosporen noch nicht entwickelt sind; sie lässt sich im Gegensatz zum plasmareichen Inneren weder mit Baumwollblau noch mit Kongorot anfärben. Jeder Ascus enthält acht einzellige, hyaline, ellipsoidische, gerade oder leicht gebogene, an einem Ende etwas verjüngte, 9—14  $\times$  3—6  $\mu$  grosse Ascosporen. Zwischen den Asci stehen vereinzelt, hyaline, unseptierte, am Ende spitz auslaufende, 40—60  $\times$  1—2,5  $\mu$  grosse Paraphysen, die sich aus einer 5—15  $\times$  2  $\mu$  grossen Basalzelle entwickeln. In reifen Fruchtkörpern verschleimen sie und lassen sich deshalb selten beobachten (Abbildungen 4 und 8).

Die Nebenfruchtformen von *Pseudophacidium piceae* sind den Ascomata sehr ähnlich und brechen reif ebenfalls aus dem Periderm hervor. Sie sind etwas flacher, polsterförmig, rundlich, dunkelgrau bis schwarz und können ein zerrissenes Basalstroma besitzen, welches am Grunde aus einem prosenchymatischen Gewebe mit 4,5—6,0  $\mu$  dicken, braunwandigen Hyphen besteht. Darüber stehen die Zellen mehr oder weniger parallel nebeneinander; sie sind grösser, bis 7,5  $\mu$  breit, ihre Wände hyalin und ca. 0,8  $\mu$  dick. In diesem hyphigen Gewebe entstehen die Konidienloculi, z. T. untereinander verbunden, aber ohne vorgebildete Mündungen. Die massenweise gebildeten Konidien werden durch Risse im Peridermium entleert. Dieses ist sklerotial, aus dunkelbraunen, unregelmässig polyedrischen, 4,5—7,5  $\mu$  grossen Zellen gebaut, die gegen innen hyalin werden. Die in Reinkultur sich gewöhnlich oberflächlich entwickelnden Pyknidien sind in Form und Grösse sehr verschieden. Im allgemeinen sind sie etwas grösser als diejenigen von *Pseudophacidium ledi*, eher zylindrisch, manchmal auch kelchförmig. Häufig sind sie an Stelle eines sklerotialen Peridiums nur von einem braunen Hyphengeflecht umgeben. Das innere Gewebe von jungen Pyknidien kann pseudoparenchymatisch oder plektenchymatisch sein, ist aber immer hyalin bis subhyalin. Reife Pyknidien können einen einzigen Hohlraum oder mehrere untereinander verbundene Loculi besitzen. Im Inneren dieser Höhlungen entstehen an in ihrer Form sehr variablen Konidienträgern die zahlreichen Konidien. Diese sind hyalin, einzellig, ellipsoidisch, spindelförmig, meist einseitig abgerundet, 4,5—12,0  $\times$  1,5—7,5  $\mu$  gross und oft mit einer deutlich sichtbaren Ansatzstelle versehen (Abb. 14).

#### 4. *Pseudophacidium gaeumannii* E. Müller

Phytopath. Zeitschr. 48, 209 (1963)

Nebenfruchtform: *Ceuthospora* Fries — Syst. Orb. Vegetab. 1, Pl. homonemae, 119 (1825).

Matrix: Zweige von *Larix decidua* Mill.

Untersuchtes Material: Schweiz: Kt. Wallis, bei Brig, Aletschwald, Moränenweg, 8. 9. 1962, leg. E. Müller (Typus) (= ETH-Kultur M 4668). — Kt. Wallis, Grächen, Waldweg gegen Hannigalp, 3. 6. 1963. leg. M. Egger.

Die einzeln aus der Rinde hervorbrechenden, meist dunkelgrauen, seltener graubraunen, bis fast glänzend schwarzen Ascomata sind rund-

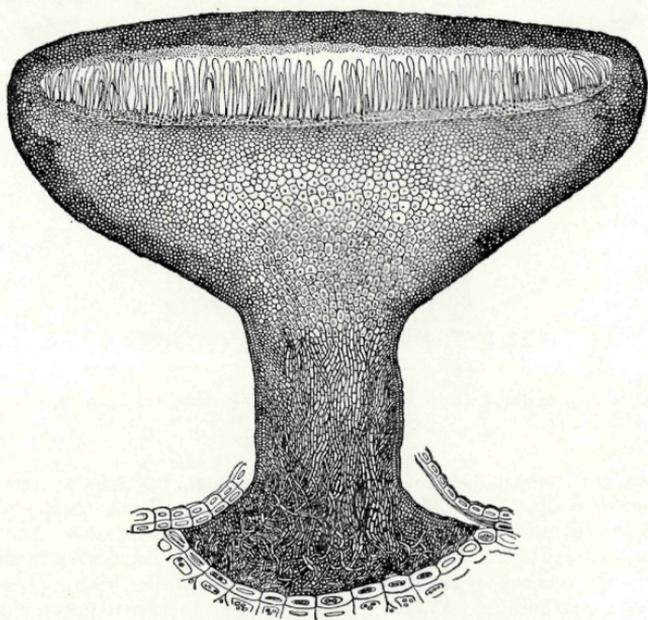


Abb. 8. Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Pseudophacidium piceae*.  
Vergr. 100 $\times$ .

lich, manchmal oben etwas länglich und verjüngen sich leicht gegen das Hypostroma. Ihre Grösse schwankt zwischen 500 und 1000  $\mu$  in der Breite und 600 bis 800  $\mu$  in der Höhe. Das in Form und Grösse sehr

unregelmässige Hypostroma entwickelt sich meist nur in der Rinde und dringt selten in die verholzten Gewebe ein. Der Basalteil ist pseudoparenchymatisch aus 5—10  $\mu$  grossen Zellen aufgebaut. Manchmal treten, ähnlich wie bei *Pseudophaacidium ledi*, Höhlungen im zerrissenen Stromagewebe auf. Das Pseudoparenchym setzt sich seitlich in der den ganzen Fruchtkörper umfassenden Aussenkruste fort und besteht aus kleinen, unregelmässig rundlich-polyedrischen, dick- und dunkelwandigen, 3—5  $\mu$  grossen Zellen, die gegen aussen leicht abbröckeln. Innen ist das Stroma prosenchymatisch und aus parallel aneinander gelagerten, senkrecht zur Wirtsoberfläche verlaufenden, prismatischen, 8—20  $\times$  3—5  $\mu$  grossen

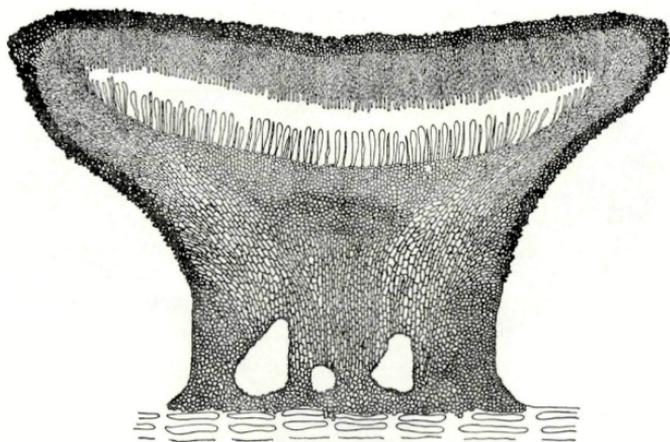


Abb. 9. Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Pseudophaacidium gaumannii*. Vergr. 100 $\times$ .

Zellen mit dünnen, hellbraunen Wänden gebildet. Im Schnitt gesehen, divergieren die allmählich kleinzelliger werdenden Hyphen im oberen Hypostroma seitlich gegen den Hymeniumrand. Das hyaline Hypothecium schliesst im Innern an die obere Stromapartie an, die aus undeutlich rundlichen oder prismatischen, 3—6  $\mu$  grossen Zellen besteht. Die am Rande etwas dünnere, 80—100  $\mu$  dicke Deckschicht besitzt gegen aussen die schon erwähnten leicht abbröckelnden, kleinen Zellen, die ihr ein körniges Aussehen geben. Die darunterliegenden Zellen sind heller und länglich, 5—10  $\times$  2—6  $\mu$  gross und palisadenartig in senkrechte Reihen geordnet. Die innersten Zellen, deren hyaline bis hellbraune Wände leicht verschleimen, ragen als fädige Fortsätze in die Hymeniumhöhle hinein. Die Asci stehen dicht parallel und fast gerade nebeneinander, sind hyalin, keulenförmig, oben flach abgerundet, 65—80  $\mu$  lang, im

untern stielartigen Teil 4—5  $\mu$ , im oberen die acht Ascosporen enthaltenden Teil 7—9  $\mu$  breit. Die Ascusmembran ist hyalin, zart, 0,5—1,0  $\mu$  dick, und die schlecht sichtbare Apikalplatte färbt sich mit Jod nicht blau. Die Ascosporen sind länglich, ellipsoidisch, ein- oder beidendig verjüngt, mehr oder weniger abgerundet, fast gerade, einzellig, hyalin, 9—12  $\times$  3—4  $\mu$  gross. In jungen Fruchtkörpern stehen zwischen den Ascii die später verschleimenden, 35—50  $\times$  1  $\mu$  grossen, zwei- bis dreizelligen Paraphysen, die aus einer prismatischen, 2—3  $\times$  1—2  $\mu$  grossen Basalzelle entstehen (Abbildungen 4 und 9).

Die Nebenfruchtformen von *Pseudophacidium gaeumannii* sehen äusserlich den geschlossenen Ascomata sehr ähnlich. Die Lärchenzweige sind stellenweise sehr dicht von einzeln aus der Rinde hervorbrechenden Pyknidien bedeckt. Diese sind rundlich, flach, 600—1200  $\mu$  im Durchmesser und 400—800  $\mu$  hoch, dunkelgrau bis fast schwarz, und ihre Oberfläche ist runzelig, körnig oder kohlig. In Reinkultur sind sie etwas kleiner, bis höchstens 1000  $\mu$  im Durchmesser und häufig von grünlich-grauem Luftmycel umgeben. Im Schnitt (senkrecht zum Substrat) gesehen besitzen sie ein ziemlich mächtiges Hypostroma, ähnlich demjenigen der Ascomata, welches sich unter dem Peridium entwickelt und aus einem Prosenchym aus braunen, dickwandigen Zellen besteht. Die Pyknidien sind im oberen, breiten, hervorbrechenden Teil ringsum von einer sklerotialen Aussenkruste umgeben, die aus zwei pseudoparenchymatischen Schichten besteht; die innere ist hyalin, und die äussere ist aus dunklen, dickwandigen, 2—5  $\mu$  grossen Zellen gebildet. In Reinkultur kann das Basalstroma fehlen und das Peridium ist gewöhnlich weniger sklerotisiert. Unter der Deckschicht liegen dicht nebeneinander und meistens in einer einzigen Ebene die Konidienloculi, alle vollständig voneinander getrennt. Im Längsschnitt (senkrecht zum Substrat) erscheinen sie elliptisch, im Querschnitt mehr oder weniger rundlich. Jeder Hohlraum besitzt eine 10—30  $\mu$  breite Mündung, die zunächst mit hyalin- und zartwandigen Zellen gefüllt ist. Diese werden später aufgelöst und es entsteht ein Mündungskanal, durch den die Konidien entleert werden. In Reinkultur fehlen die Mündungen häufig und die Konidien quellen dann massenweise in Form von grünlich-gelben Tropfen nach dem Reissen der oberen Deckschichten heraus. Das Gewebe um die Mündungen herum ist meist bis tiefer in das Stroma dunkel. Die „Trennwände“ zwischen den Loculi bestehen aus hyalinen, gelatinösen, mehr oder weniger parallel angeordneten, 1  $\mu$  dicken, locker anastomosierten Hyphen. Aus diesen Hyphenbündeln trennen sich netzartig gegen die Hohlraummitte gerichtete, 1—1,5  $\mu$  dicke Hyphen, die endständig an zylindrischen Konidiophoren je eine oder Ketten von zwei bis drei Konidien tragen. Die Konidien sind einzellig, hyalin, zylindrisch, 7,5—10,5  $\times$  1,5—3,0  $\mu$  gross, ganz gerade, beidendig gleich abgerundet, haben verhältnismässig dicke Wände und sind mit granuliertem Plasma gefüllt (Abbildungen 10 und 11).

### 5. *Pseudophacidium necans* Rehm

Rabenhorst's Krypt. flora 1, Abt. 3, 1213 (1896)

Matrix: Trockene Zweige von *Corylus Avellana* L., *Viburnum Lantana* L.

Untersuchtes Material: Auf *Viburnum Lantana* L.: Schweiz: Kt. Zürich, Kothighenhölzli bei Albisrieden, 10. 12. 1893, leg. F. v. Tavel (Typus) (sub *Pseudophacidium propolideum* Rehm). — Auf *Corylus Avellana* L.: Schweiz: Kt. Zürich, Kothighenhölzli bei Albisrieden, 10. 12. 1893, leg. F. v. Tavel (sub *Pseudophacidium propolideum* Rehm).

Die Fruchtkörper entwickeln sich einzeln im Periderm und reissen erst spät die äusseren Rindenschichten mehrlappig auf. Die noch geschlossenen Ascomata sind dunkelbraun, rundlich, halbkugelig, 800—2000  $\mu$  im Durchmesser und bis 400  $\mu$  hoch. Das Hypostroma ist tief im

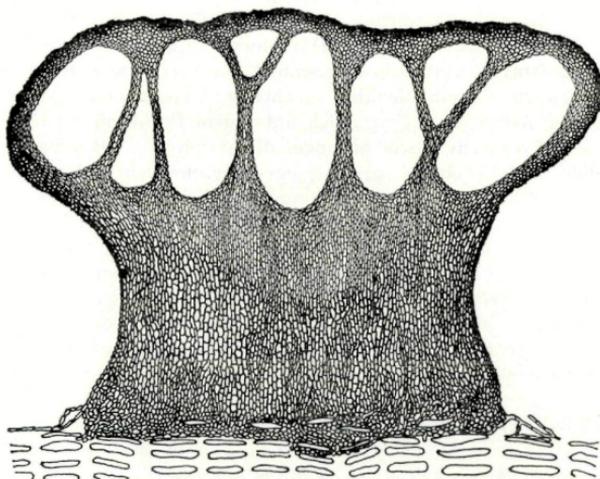


Abb. 10. Schnitt durch ein Pyknidium von *Pseudophacidium gaeumannii*, gewachsen auf *Larix decidua* Mill. Vergr. 100 $\times$ .

Substrat eingesenkt und bildet im Basalteil ein die Wirtszellen durchwucherndes, ziemlich kompaktes, leicht vorgewölbtes Plektenchym aus dunkel- und dickwandigen, braunen Zellen. Die darüber liegende, bis 30  $\mu$  hohe, prosenchymatische Schicht besteht aus hyalinen, prismatischen, senkrecht stehenden, 4—8  $\times$  2—5  $\mu$  grossen Zellen und geht in das undeutlich sichtbare Hypothecium über. Der hervorbrechende Teil des Ascomas ist von der Deckschicht berandet, die bei Reife unregelmässig reisst und die gelbliche Fruchtschicht freilegt. Die Deckschicht besteht aus drei verschiedenen Gewebetypen. Aussen sind die Zellen dunkelbraun,

unregelmässig polyedrisch, 5—12  $\mu$  gross und bröckeln leicht ab. Die mittlere Schicht ist aus vier bis acht Lagen flacher, prismatischer, 6—10  $\times$  3—5  $\mu$  grosser Zellen zusammengesetzt. An diese schliesst die letzte, hyaline Schicht an, die aus zwei oder drei Reihen gestreckter, senkrechter Zellen besteht. Die innersten sind immer auffallend verdickt, rundlich und ragen dicht gedrängt, ohne miteinander verwachsen zu sein, in die Hymeniumhöhle hinein. Die zahlreichen, am Rande leicht gebogenen, keulig-zylindrischen, oben flach abgerundeten, 100—180  $\mu$  langen, im oberen Teil 12—15  $\mu$  breiten Asci stehen parallel nebeneinander. Das Hymenium ist daneben von den nicht häufigen, zwei- bis dreizelligen, zylindrischen, bis 100  $\mu$  langen Paraphysen durchsetzt. Die acht Ascosporen sind einzellig, hyalin, ellipsoidisch, eiförmig oder zylindrisch,

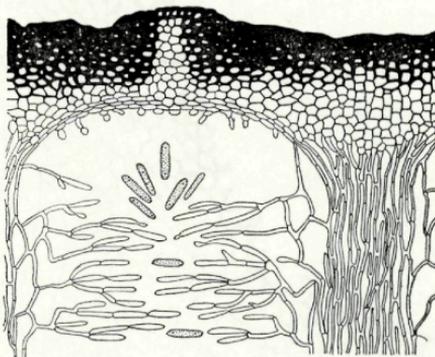


Abb. 11. Ausschnitt aus einem Pyknidium mit Peridium, Mündungsporus und Konidienhöhle von *Pseudophacidium gaeumannii*. Vergr. 660 $\times$ .

beidseitig stumpf abgerundet, gerade, seltener leicht gebogen, einreihig schräg im Ascus angeordnet und 12—20  $\times$  6—9  $\mu$  gross (Abbildungen 4 und 12).

## D. Experimenteller Teil

### 1. Allgemeines und Methodik

Nachdem wir die Morphologie der untersuchten Pilze an Herbarproben festgestellt hatten, nahmen wir alle weiteren Versuche über Ernährungansprüche sowie über die Fruchtkörperbildung an Reinkulturen vor, die wir aus lebendem Material gewannen. Für die meisten Versuche verwendeten wir feste Nährsubstrate, ausser in den Fällen, in denen das Wachstum der zu prüfenden Kulturstämme gewichtsmässig erfasst werden sollte und die ein flüssiges Nährmedium erforderlich machten. Neben den üblichen Laboratoriums-Nährböden wie Malzextrakt-Agar

(mit und ohne Zusatz von Hefeextrakt), Salep-Agar, Soyabohnenmehl-Agar und Pepton-Agar, wurden auch sterilisierter Reis oder Weizen, Zweige von Bäumen oder Sträuchern in Reis oder Nährlösung, Rohwatte, Brot, Milch-Agar, ferner Weizenstroh in Nährlösung oder Malz-Agar, angefeuchtete Holzwolle sowie Gemüse-Agar angewendet. Da die aufgeführten natürlichen Nährsubstrate mit Ausnahme von Rohwatte und Holzwolle allen Kulturstämmen wohl gutes Wachstum und gute Pyknidien-Ausbildung aber keine Hauptfruchtform-Entwicklung erlaubten, wird nachträglich nicht mehr auf sie eingegangen. Für die Ernährungs-

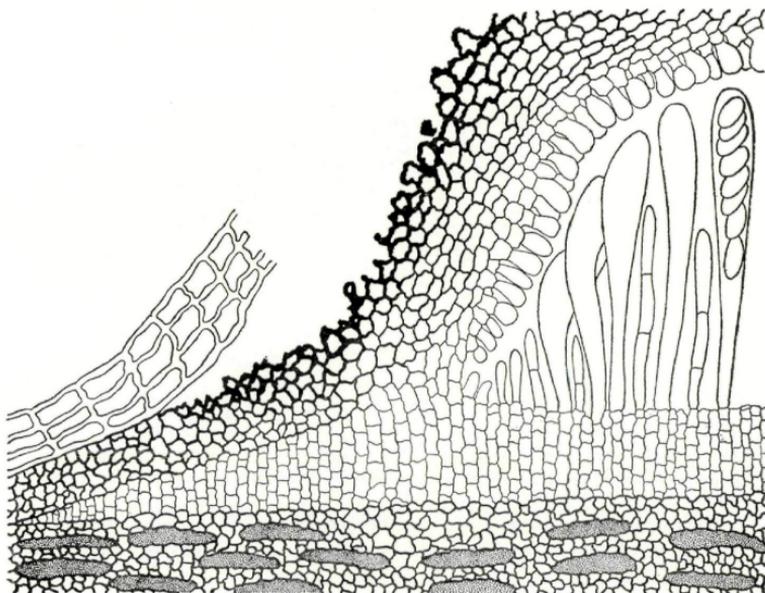


Abb. 12. Ausschnitt aus einem Ascoma von *Pseudophacidium necans*.  
Vergr. 500 $\times$ .

versuche hingegen verwendeten wir ein definiertes, synthetisches Nährmedium nach Lilly und Barnett (1951, S. 427), das je nach Bedarf anders zusammengesetzt werden kann:

Glucose	20	g/l
Asparagin	2	g/l
$\text{KH}_2\text{PO}_4$	1	g/l
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,5	g/l
$\text{Fe}^{+++}$	0,2 mg/l (= 1	mg $\text{Fe}^{II}\text{SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ )

Zn <sup>++</sup>	0,2 mg/l (= 1 mg ZnSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O)
Mn <sup>++</sup>	0,1 mg/l (= 0,5 mg MnSO <sub>4</sub> ·4H <sub>2</sub> O)
Vitamin B <sub>1</sub>	100 $\gamma$
Biotin	5 $\gamma$
Total entsalztes Wasser	1 Liter
Difco-Agar	15 g/l

Die mit Konidien suspensionen (flüssige Nährmedien) oder mit bewachsenen Agarstückchen (feste Substrate) beimpften Kulturen kamen nach 24 Stunden bei Zimmertemperatur in die betreffenden Inkubationsräume. Nach Ablauf der Inkubationszeit erfolgte die Auswertung entweder durch Beurteilung des geschätzten Mycelwachstums oder durch Wägung des Mycels.

## 2. Beschreibung der Kulturen

Alle isolierten Kulturstämmen von *Pseudophacidium*-Arten wachsen unter den üblichen Laboratoriumsbedingungen in Reinkultur gut und zeigen dabei gewisse nicht immer fassbare Unterschiede. Sie verhalten sich bei vollständiger Dunkelheit gleich wie unter Einwirkung von Licht.

Die verschiedenen Kulturstämmen von *Pseudophacidium ledi* stimmen in ihren morphologischen und physiologischen Eigenschaften überein, ungeachtet ihrer Herkunft und ihrer ursprünglichen Wirtspflanzen. Die Kulturen von *Pseudophacidium piceae* hingegen sind äusserlich und morphologisch oft sehr variabel, zeichnen sich aber alle durch dieselben physiologischen Eigenschaften aus. Verglichen mit den andern Arten ist *Pseudophacidium gaeumannii* anspruchsloser; die Kulturen entwickeln sich oft auch noch unter ungünstigen Bedingungen.

Auf Malz-Agar und andern festen Nährböden breiten sich die Kulturen von *Pseudophacidium ledi* und *P. gaeumannii* regelmässig mit einem zuerst hyalinen, später dunkeln Mycel aus. In vier bis sieben Tagen sind die Kulturen von einem hell- bis dunkelgrauen Luftmycel-Rasen bedeckt; dann können auch die ersten Pyknidien erscheinen, meistens dauert es jedoch länger bis zur Fruktifikation. Anders verhalten sich die Kulturen von *Pseudophacidium piceae*, die selten ein gutes lineares Wachstum aufweisen. Gewöhnlich entwickelt sich eine Kolonie oberflächlich oder im Agar eingesenkt als hellgrauer Knollen um das Impfstück herum. Die ersten Pyknidien treten nach spätestens sieben Tagen auf.

In Nährlösung ist das Wachstum aller *Pseudophacidium*-Stämme viel weniger regelmässig und wird stark von der Wasserstoffionenkonzentration beeinflusst. Sie entwickeln sich vorwiegend submers, entweder in Form von hellbraunen oder -grauen, schleimigen, lose zusammenhängenden Flocken oder als kompakte, graubraune, gelatinöse Schicht. Die Pyknidien entstehen am Luftmycel oder am submersen Mycel, sofern dieses dicht unter der Oberfläche liegt oder die Wand des Kulturgefässes berührt.

Auf gewissen festen Nährböden konnten bei allen Kulturen an den Thalli ein- oder mehrzellige, interkalare oder apikale Chlamydo-sporen beobachtet werden, aus denen wieder Hyphen auskeimen konnten. Manchmal wurden auch Mycelanhäufungen und stromatische Gebilde, wahrscheinlich Pyknidien-Primordien, beobachtet, die sich aber oft nicht mehr weiter entwickelten.

Diese vermutlich durch die Ernährung verursachte unregelmässige Ausbildung der Konidien hinderte uns dann leider, für die Bestimmung ihrer Grössen Kulturen aus genau definierten Nährmedien zu verwenden. Die stets aus gleichaltrigen Kulturen stammenden Konidien wurden je einem einzigen Pyknidium mit einer Nadel entnommen, in Milchsäure auf Objektträger gebracht und leicht mit Baumwollblau gefärbt. Nach 24 Stunden erfolgten die Messungen unter Ölimmersion an je 200 Konidien. Die einzelnen Messwerte wurden dann für jeden Kulturstamm gemittelt und die mittlere quadratische Abweichung berechnet (L i n d e r 1951).

T a b e l l e 1

Konidienmasse der Kulturstämme von 3 *Pseudophacidium*-Arten. Gemessen wurden je 200 Konidien aus dem gleichen Pyknidium. Masse in  $\mu$  angegeben. Inkubation: 2 Wochen bei Zimmertemperatur und 6 Wochen bei 15° C, auf Malz-Agar.

<i>Pseudo-phacidium</i>	Mittelwerte und Streuung Länge $\times$ Breite	Extremwerte Länge $\times$ Breite
<i>gaeumannii</i>		
M 4668	9,3 $\pm$ 0,8 $\times$ 1,6 $\pm$ 0,3	7,5—10,5 $\times$ 1,5—3,0
<i>ledi</i>		
M 7057 (J)	6,9 $\pm$ 0,8 $\times$ 2,5 $\pm$ 0,7	4,5—9,0 $\times$ 1,5—3,0
M 7053 (R)	7,3 $\pm$ 0,7 $\times$ 2,6 $\pm$ 0,7	6,0—9,0 $\times$ 1,5—3,0
M 7052 (R)	7,3 $\pm$ 0,7 $\times$ 3,3 $\pm$ 0,6	6,0—9,0 $\times$ 1,5—4,5
M 7050 (R)	7,6 $\pm$ 0,8 $\times$ 2,8 $\pm$ 0,4	4,5—9,0 $\times$ 1,5—3,0
M 7056 (V)	7,7 $\pm$ 0,7 $\times$ 3,0	6,0—9,0 $\times$ 3,0
M 4765 (R)	7,8 $\pm$ 0,7 $\times$ 2,8 $\pm$ 0,5	6,0—10,5 $\times$ 1,5—3,0
M 4770 (R) (a)	7,9 $\pm$ 0,8 $\times$ 3,0 $\pm$ 0,5	6,0—10,5 $\times$ 1,5—4,5
M 4766 (R)	8,0 $\pm$ 0,8 $\times$ 3,2 $\pm$ 0,5	7,5—10,5 $\times$ 3,0—4,5
M 4769 (R) (a)	8,1 $\pm$ 0,8 $\times$ 3,1 $\pm$ 0,4	6,0—10,5 $\times$ 1,5—4,5
M 4768 (V)	8,2 $\pm$ 0,8 $\times$ 3,0	6,0—9,0 $\times$ 3,0
<i>piceae</i>		
M 7055	5,7 $\pm$ 1,3 $\times$ 3,1 $\pm$ 0,6	4,5—10,5 $\times$ 1,5—4,5
M 7054	7,5 $\pm$ 1,9 $\times$ 3,3 $\pm$ 1,1	6,0—12,0 $\times$ 1,5—6,0
M 7051	7,7 $\pm$ 2,6 $\times$ 3,9 $\pm$ 0,8	3,0—13,5 $\times$ 4,5—6,0
M 4667	9,7 $\pm$ 2,6 $\times$ 4,9 $\pm$ 1,2	4,5—13,5 $\times$ 3,0—7,5
M 4767	10,2 $\pm$ 1,1 $\times$ 5,0 $\pm$ 0,8	7,5—12,0 $\times$ 1,5—7,5

(R) isoliert ab *Rhododendron ferrugineum* L.

(V) isoliert ab *Vaccinium* L.

(J) isoliert ab *Juniperus communis* L.

(a) M 4770 aus Ascosporen und M 4769 aus Konidien der gleichen Kollektion isoliert.

Die Ergebnisse sind für jede Art getrennt und nach den Mittelwerten der Konidienlängen geordnet in Tab. 1 aufgeführt. Vergleichen wir nun die Durchschnittsmasse der Konidien aller Kulturstämme von

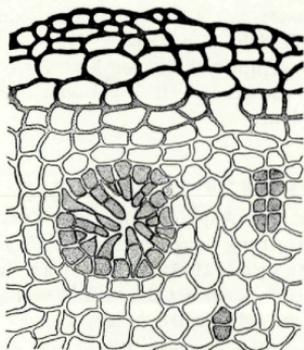


Abb. 13. Bildung der Konidienloculi und der Konidien bei *Myxofusicoccum*. Vergr. 660 $\times$ .

*Pseudophacidium ledi* untereinander, so können wir keine bedeutenden Grössenunterschiede zwischen ihnen feststellen. Sie können anhand ihrer Konidienlängen nicht nach ihren ursprünglichen Wirten getrennt werden und müssten darum auch nach diesen Merkmalen als zur gleichen Art gehörend erklärt werden. Anders verhält es sich jedoch mit den einzelnen Kulturstämmen von *P. piceae*, die nicht nur unter sich, sondern auch

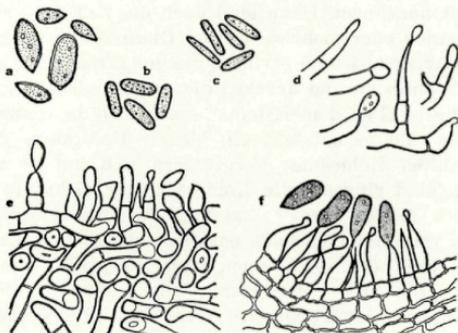


Abb. 14: Konidien von a) *Pseudophacidium piceae*, b) *P. ledi*, und c) *P. gaemannii*. Konidienbildung bei *P. piceae*: d) beobachtet in einem Quetschpräparat aus Reinkultur, e) Schnitt durch ein Pyknidium aus Reinkultur, f) Ausschnitt aus einem Pyknidium, gewachsen auf *Picea excelsa* Link. Vergr. 660 $\times$ .

innerhalb des gleichen Stammes grosse Streuungen in den Konidien-grössen aufweisen. Da sie auch in ihren morphologischen Merkmalen sehr verschieden sind (vgl. Abb. 14), könnten sie gut als zu verschiedenen Arten gehörend aufgefasst werden. In jedem Pyknidium finden wir etwa ein Drittel grosser, meist zylindrischer Konidien, die restlichen sind klein und gewöhnlich ellipsoidisch. Diese Variabilität, die auch wiederholt an Konidien, die sich in der Natur entwickelt hatten, beobachtet wurde, muss als besondere Eigenschaft von *Pseudophacidium piceae* betrachtet werden.

### 3. Entwicklung der Nebenfruchtform

Die widersprechenden Angaben über die Entstehung der Konidien bei der Imperfekten-Gattung *Myxofusicocum* (Die dicke 1912, 1915, v. Hö hnel 1918, Petrak 1921a, 1921b, v a n Luyk 1923) verlangen eine eingehende Untersuchung der damit verknüpften Vorgänge bei den zu *Pseudophacidium* gehörenden Arten.

Da sich in Reinkulturen leicht Pyknidien in allen Entwicklungsstadien finden, brachten wir Schnitte (Hand- oder Gefriermikrotomschnitte) dieser Pyknidien auf Objektträger und färbten sie mit Baumwollblau nach Am m a n n (Anilinblau in Lacto-Phenol), Phenol-Fuchsin nach Z i e h l - N e e l s e n (Ciba, Färbvorschriften), Eisen-Hämatoxylin (R o m e i s 1948, Hess und M ü l l e r 1951) oder nach Boroviczeny (R e i s s 1965).

Die in Reinkultur oft erst spät fruktifizierenden Stromata lassen sich mit den meisten Farbstoffen nur schwer und dann nur kaum anfärben. Bevor jedoch die Konidienbildung einsetzt, treten im pseudo-parenchymatischen Gewebe, wahllos verteilt, einzelne Zellen auf, die die Farbstoffe gut annehmen. Dann sind auch die Zellkerne sichtbar; jede Zelle enthält einen oder mehrere Kerne. Diese Zellen teilen sich einige Male meristemartig anti- und periklin, die gut färbbaren Partien nehmen dadurch an Volumen zu und drücken die umgebenden Zellen zusammen. Im Zentrum dieses „Pseudomeristems“ erscheinen die ersten (zweikernigen) Konidien, und es entsteht ein kleiner Hohlraum. Die ganz mit Konidien gefüllten Hohlräume vergrössern sich immer mehr und an ihren Wänden sind ringsum die Konidienträger sichtbar. Die „Trennwände“ werden immer dünner und verschwinden teilweise ganz; die Konidienloculi vereinigen sich und entleeren zuletzt ihre Konidien durch Risse im Peridium oder durch einen Mündungsporus. Das zarte, kleinzellige, undeutliche „Pseudomeristem“ erlaubte leider nicht, den Ursprung der ersten Konidien eindeutig festzustellen. Die jungen, noch nicht vollentwickelten, den Konidienträgern noch anhängenden Konidien sind viel kleiner als die voll ausgereiften und auch viel kleiner als die Zellen des umgebenden Stromagewebes. Darum können sie auch nicht durch Auflösung der Zellwände aus dem Inhalt der Stromazellen entstanden sein,

wie v. Höhnel (1918) und Petrak (1921a) behaupten. Es handelt sich offensichtlich um eine Neubildung. Ihre endogene Bildung (im Innern der Stromazellen) scheint ebenfalls unglaublich (Klebahn 1933, Boerema 1964), obwohl die lichtbrechende Schleimschicht um die losen Konidien in zu dicken Schnitten diesen Eindruck erwecken könnte.

Am einleuchtendsten ist die Theorie von Brewer und Boerema (1965), die nach elektronenoptischen Untersuchungen an zwei *Phoma*

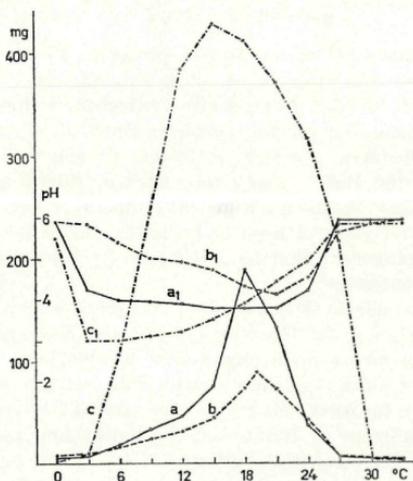


Abb. 15. Wachstum von 3 *Pseudophacidium*-Arten in Nährlösung bei verschiedenen Temperaturen. Inkubationszeit: 21 Tage. a) und a<sub>1</sub>) Mycelgewicht von *P. ledi* (Stamm M 7053) und pH, b) und b<sub>1</sub>) Mycelgewicht von *P. piceae* (Stamm M 4667) und pH, c) und c<sub>1</sub>) Mycelgewicht von *P. gaeumannii* (Stamm M 4668) und pH.

Arten den konidienbildenden Prozess als eine wiederholte monopolare „Sprossung“ der Zellen (Mutterzellen) an der Innenwand der Loculi definierten. Der Begriff „Sprossung“ wird dabei von den Autoren nicht im Sinne der klassischen Vorstellung von der Vermehrung von Hefezellen verwendet; er trägt aber gerade den neueren Erkenntnissen der Vorgänge bei den Hefen Rechnung. Ihre „Protuberanzen“ dürften eventuell den kurzen und verschieden geformten (ein- oder selten zweikernigen) Konidienträgern oder Trägerzellen entsprechen (Abbildungen 13 und 14). Wie viele Konidien eine Mutterzelle bilden kann, ist nicht ganz klar; oft sind zwei oder drei aneinander hängende zu finden. Fraglich ist auch, ob diese Mutterzellen nicht mit der Zeit verschleimen und die dahinterliegenden Zellen ihre Funktionen übernehmen; dies würde die

ständige Vergrößerung der Loculi und die immer schmäler werdenden „Trennwände“ teilweise erklären.

Was nun die *Ceuthospora*-Nebenfruchtform von *Pseudophacidium gaeumannii* betrifft, mussten die Untersuchungen der Konidienentwicklung vorzeitig abgebrochen werden, nachdem in den Reinkulturen die Fähigkeit zur Pyknidienbildung verloren gegangen war. Möglicherweise dürfte die Entwicklung ähnlich erfolgen wie bei *Myxofusicoccum*.

#### 4. Temperaturabhängigkeit

Die Temperatur greift tief in den pilzlichen Stoffwechsel ein und beeinflusst ausser Wachstum z. B. auch Fruchtkörper- und Sporenbildung und Sporenkeimung. Mit unsern Versuchen wollten wir die Einwirkung der Temperatur auf die vegetative Entwicklung und die Fruchtkörperbildung abklären, um das Optimum für alle weiteren Versuche unter kontrollierten Bedingungen festzustellen. Allerdings bereitet allgemein die Festlegung einer optimalen Temperatur für das Wachstum erhebliche Schwierigkeit. Fawcett (1921) stellte bei verschiedenen Parasiten nach längerer Inkubationszeit eine Verlagerung der Temperaturoptima nach unten fest.

Die gebräuchlichste Methode zur Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit, nämlich die Messung des linearen Wachstums, konnte bei *Pseudophacidium piceae* nicht angewendet werden, weil sich die Thalli auf Agar-Medien nicht regelmässig ausbreiten, sondern sich in unregelmässigen Knollen im Agar entwickeln. Aus diesem Grunde werden die zu prüfenden Pilzstämmen in Nährlösung kultiviert und nach Ablauf der Versuchszeit die Mycelgewichte bestimmt.

In Tabelle 2 und Abb. 15 sind die unter den gegebenen Bedingungen erreichten Gewichte je eines Stammes von *Pseudophacidium gaeumannii*, *P. ledi* und *P. piceae* im Temperaturbereich von 0° C bis 33° C mit Intervallen von 3° C zusammengestellt. Alle drei geprüften Arten zeigen während einer Versuchszeit von drei Wochen zwischen 4° C und 24° C (*P. gaeumannii* auch noch bei 27° C) messbares Wachstum, wobei nach dieser Inkubationszeit das Optimum für *P. piceae* bei 19° C, für *P. ledi* bei 18° C und für *P. gaeumannii* bei 15° C liegt.

Vergleichen wir aber die Mycelgewichte von *P. gaeumannii* nach einer Inkubationszeit von 14 Tagen und 21 Tagen, so lässt sich eine Verschiebung des Optimums um 6° C feststellen. Diese sich mit Pehrsön's (1948) Untersuchungen an der mit *Pseudophacidium* nahe verwandten Art *Phacidium infestans* Karst. deckende Beobachtung führte zu den in Tab. 3 und Abb. 16 zusammengestellten Versuchen. Die Wachstumsgeschwindigkeit nimmt bei den höheren Temperaturen rasch ab. Bei genügend Nährstoffen und Feuchtigkeit ist das Endgewicht der Thalli in niederen Temperaturen und bei längerer Inkubationszeit hingegen trotz langsamerer Entwicklung höher.

Tabelle 2

Einfluss der Temperatur auf das Wachstum von 3 *Pseudophacidium*-Arten in Nährlösung mit 20 g/l Glucose, 2 g/l Asparagin und den unentbehrlichen Mineralsalzen.

Inkubationszeit: 18 und 21 Tage.

pH nach Autoklavierung der Nährlösung: 6,5.

Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

Inkubations- temperatur	<i>Pseudophacidium gaeumannii</i>				<i>Pseudophacidium ledi</i>				<i>Pseudophacidium piceae</i>			
	Stamm M 4668		Stamm M 4668		Stamm M 7053		Stamm M 7053		Stamm M 4667		Stamm M 4667	
	nach 18 Tagen	nach 21 Tagen	nach 18 Tagen	nach 21 Tagen	nach 18 Tagen	nach 21 Tagen	nach 18 Tagen	nach 21 Tagen	nach 18 Tagen	nach 21 Tagen	nach 18 Tagen	nach 21 Tagen
	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH
0° C	2	6,0	2	5,5	1	6,0	6	5,9	1	6,0	8	5,9
3° C	2	4,4	10	3,0	1	5,9	7	4,5	1	5,9	10	5,8
6° C	39	3,9	106	3,0	8	5,6	19	4,0	4	5,7	17	5,4
9° C	83	3,6	244	3,1	17	5,3	34	4,0	6	5,5	24	5,3
12° C	138	3,4	384	3,2	25	5,0	46	3,9	9	5,2	31	5,0
15° C	199	3,3	428	3,5	31	4,5	75	3,8	17	5,1	44	4,7
18° C	290	3,2	411	3,9	39	4,0	190	3,8	38	5,2	73*	4,3
21° C	305	3,3	375	4,4	80	4,0	134	3,8	34	5,4	72	4,1
24° C	242	3,4	315	4,9	7	4,9	36	4,2	16	5,7	41	4,5
27° C	138	3,5	215	5,9	1	6,0	5	5,9	1	5,8	5	5,6
30° C	2	5,8	3	5,8	1	6,0	2	5,9	1	5,8	2	5,8
33° C	2	5,9	2	5,8	1	6,0	2	5,9	1	5,9	2	5,9

\* Maximum bei 19° C: 88 mg Mycel, pH = 4,2.

Tabelle 3

Einfluss von Temperatur und Inkubationszeit auf das Wachstum von *Pseudophacidium gaeumannii* (Stamm M 4668) in Nährlösung mit 20 g/l Glucose, 2 g/l Asparagin und den unentbehrlichen Mineralsalzen.

pH nach Autoklavierung der Nährlösung: 6,3.

Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

Inkubations- zeit	Temperatur					
	0° C		6° C		15° C	
	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH
1 Woche	2	4,1	2	3,9	59	3,4
2 Wochen	6	3,7	28	3,5	102	3,3
3 Wochen	16	3,6	—	3,4	191	3,2
4 Wochen	28	3,5	200	3,4	194	3,5
6 Wochen	102	3,3	216	3,8	196	3,7
8 Wochen	232	3,3	214	4,5	194	5,1
11 Wochen	289	3,7	209	4,9	183	5,2
15 Wochen	324	4,1	200	5,0	175	5,3
20 Wochen	294	4,9	191	5,1	160	5,4
26 Wochen	257	5,0	186	5,2	154	5,5

Alle geprüften Arten der Gattung *Pseudophacidium* können sich bei einer Temperatur von 0° C entwickeln, wenn auch die Wachstumsgeschwindigkeit gering ist. Die Entwicklung dieser Pilze unter einer dicken, kompakten Schneedecke, wo die Temperatur von ca. 0° C über lange Zeiträume hinweg erhalten bleibt, ist demnach durchaus möglich. Aus diesen Ergebnissen erklärt sich denn auch die Besiedlung der Wirtspflanzen, die vorzugsweise in gemäßigten bis subalpinen, resp. subarktischen Klimaten wachsen. Verschiedene Stämme der gleichen Art mit unterschiedlichem Herkunftsort verhalten sich in Reinkultur weitgehend gleich (Tab. 4).

Tabelle 4

Vergleich der Temperaturabhängigkeit von 2 Stämmen von *Pseudophacidium ledi* verschiedener Herkunft (Stamm M 4769 aus dem Dischmatal, Kt. Graubünden, und M 7053 aus dem Aletschwald, Kt. Wallis) in Nährlösung mit 20 g/l Glucose, 2 g/l Asparagin und den unentbehrlichen Mineralsalzen. pH nach Autoklavierung der Nährlösung: 6,3. Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

Inkubations-Temperatur	Kultur-stamm	nach 14 Tagen		nach 21 Tagen	
		mg Mycel	pH	mg Mycel	pH
0° C	M 4769	2	4,3	6	4,3
	M 7053	1	6,0	6	5,5
6° C	M 4769	9	4,2	23	4,2
	M 7053	8	4,2	22	
15° C	M 4769	39	4,2	55	4,1
	M 7053	32	4,1	65	3,9

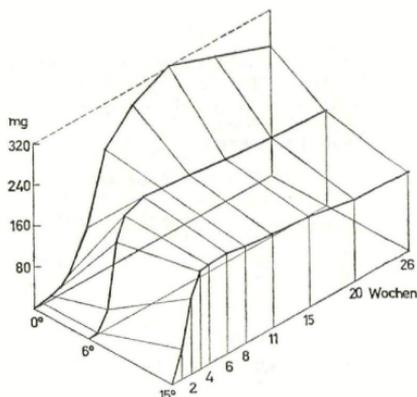


Abb. 16. Einfluss von Temperatur und Inkubationszeit auf das Wachstum von *Pseudophacidium gaeumannii* (Stamm M 4668).

### 5. Wasserstoffionenkonzentration

In letzter Zeit ist die Abhängigkeit von pH und pilzlicher Enzymaktivität recht eingehend untersucht worden, hingegen wurde dem Einfluss der Wasserstoffionenkonzentration auf das Wachstum und die Sporulierung der Pilze recht wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

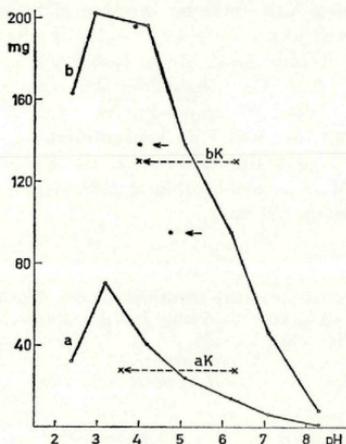


Abb. 17. Wachstum von *Pseudophacidium gaeumannii* (Stamm M 4668) in Malzextrakt-Lösungen mit verschiedener Wasserstoffionenkonzentration und Verschiebung dieser nach längerer Inkubationszeit. a) Mycelgewichte nach 10 Tagen (aK = ungepufferte Kontrolle), b) Mycelgewichte nach 40 Tagen (bK = ungepufferte Kontrolle).

Tabelle 5

Zusammensetzung des abgewandelten McIlvaine-Puffers  
(vgl. Lockwood 1937).

gewünschtes pH	Zitronensäure 0,1 M 19,212 g/l	$K_2HPO_4$ 0,2 M 31,64 g/l	pH nach Autokla- vierung
2,0	300 ml	0 ml	2,2—2,3
3,0	225 ml	75 ml	3,2—3,3
4,0	175 ml	125 ml	4,2
5,0	140 ml	160 ml	5,1—5,2
6,0	100 ml	200 ml	6,1—6,2
7,0	40 ml	260 ml	7,1—7,2
8,5	0 ml	300 ml	8,3—8,4

In unseren ersten Versuchen zur Abklärung der Nährstoffbedürfnisse war es auffallend, dass bei allen Kulturstämmen der einzelnen

*Pseudophacidium*-Arten erst nach genügender Ansäuerung der Nährlösung ein starkes Wachstum einsetzte. Die Zunahme der Wasserstoffionenkonzentration im Nährmedium durch Aufnahme von Kationen oder Ausscheidung von sauren Stoffwechselprodukten ist bei Pilzen oft beobachtet worden (vgl. Cochran 1958), wird jedoch meist von Auto-lyseerscheinungen begleitet (Gladtke und Bruckner 1958).

Die zu prüfenden Kulturstämme wurden nicht wie gewöhnlich auf die synthetische Nährlösung (Lilly und Barnett 1951, S. 427) geimpft, sondern auf eine Malzextrakt-Lösung, die alle erforderlichen Nährstoffe enthält. Für die Einstellung der verschiedenen pH-Werte wurde ein abgewandelter McIlvaine-Puffer (vgl. Tab. 5 und Lockwood 1937) gewählt, der weder zu konzentriert ist, noch für die Pilze toxische Substanzen enthält. Die einzelnen Pufferlösungen wurden getrennt von der Malzextrakt-Lösung autoklaviert und vor ihrem Erkalten steril zusammengegeben.

Tabelle 6

Einfluss der Wasserstoffionenkonzentration auf das Wachstum von 3 *Pseudophacidium*-Arten in Malzextrakt-Lösung (10 g/l Malzextrakt) mit abgewandeltem McIlvaine-Puffer (vgl. Tab. 5).

Inkubationszeit: 30 Tage. Temperatur: 18° C.

Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

Anfangs- pH	<i>Pseudo- phacidium gaemannii</i>		<i>Pseudo- phacidium ledi</i>		<i>Pseudo- phacidium piceae</i>	
	Stamm M 4668 mg Mycel	pH	Stamm M 4769 mg Mycel	pH	Stamm M 7054 mg Mycel	pH
2,3	72	2,3	6	2,5	1	2,4
3,3	199	3,3	111	3,3	125	3,3
4,2	180	3,9	110	4,2	166	4,2
5,2	126	4,1	44	5,1	47	5,2
6,1	54	4,7	25	6,1	16	6,1
7,2	28	7,2	2	7,1	1	7,2
8,3	8?	8,2	1	8,0	1	8,0
6,9*	96	3,4	81	4,2	88	4,6

\* = ungepufferte Kontrolle, nur mit Malzwasser.

Obwohl die einzelnen Punkte einer pH-Kurve keine einheitlichen Werte darstellen — es kann der Einfluss der Wasserstoffionenkonzentration auf das Enzymsystem oder auf die Löslichkeit gewisser Elemente ausgedrückt werden — können die in Tab. 6 zusammengestellten Mycelgewichte einige Aufschlüsse geben. Alle drei geprüften *Pseudophacidium*-Arten erreichen das höchste Mycelgewicht zwischen den pH-Werten von 3,3 und 4,2. Eine Verschiebung um eine pH-Einheit nach unten verursacht einen bei *P. ledi* und *P. piceae* besonders ausgeprägten plötzlichen Wachstums-Stillstand. Hingegen ist eine progressive Abnahme der Was-

serstoffionenkonzentration mit einer langsamen Gewichtsabnahme korreliert. Bei einem pH-Wert von 7,2 (bzw. 8,2 für *P. gaemannii*) ist kein Wachstum mehr möglich. Die in Tab. 7 und Abb. 17 aufgeführten Ergebnisse sind für *Pseudophacidium gaemannii* im Prinzip eine Wiederholung der vorhergehenden, zeigen aber die Fähigkeit dieses Kulturstammes, nach längerer Inkubationszeit die Wasserstoffionenkonzentration auch des gepufferten Mediums auf ein für das Wachstum günstigeres pH zu verschieben. In der ungepufferten Malzextrakt-Lösung ist die durch die Kultur verursachte Änderung der Wasserstoffionenkonzentration viel ausgesprochener, es werden aber weniger hohe Mycelgewichte erreicht.

Tabelle 7

Einfluss der Wasserstoffionenkonzentration auf das Wachstum von *Pseudophacidium gaemannii* in Malzextrakt-Lösung (10 g/l Malzextrakt) mit abgewandeltem McIlvaine-Puffer (vgl. Tab. 5).

Inkubationstemperatur: 16° C.

Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

Anfangs-pH	nach 10 Tagen		nach 20 Tagen		nach 30 Tagen		nach 40 Tagen	
	mg Mycel	pH						
2,3	32	2,4	65	2,4	128	2,4	163	2,5
3,2	70	3,2	168	3,2	180	3,3	202	3,3
4,2	40	4,0	128	3,8	156	3,9	196	3,9
5,1	24	4,7	87	4,0	123	4,0	133	4,0
6,2	14	6,1	36	5,4	54	4,6	95	4,1
7,1	6	7,1	8	7,1	26	7,1	46	7,1
8,3	1	8,2	5	8,2	5	8,2	5	8,2
6,3*	31	3,6	76	3,6	116	3,7	130	4,2

\* = ungepufferte Kontrolle, nur Malzextrakt-Lösung.

## 6. Stickstoffernährung

In den Kulturversuchen mit verschiedenen Stickstoff-Verbindungen sollte in erster Linie die bestgeeignete Stickstoffquelle für die spätere Prüfung der Kohlenstoff-Verwertung festgestellt werden. Geprüft wurden der Einfluss von Stickstoff auf die Pyknidienbildung, das relative Wachstum (Mycelgewicht) und die pH-Werte. Wie Tab. 8 zeigt, sind alle geprüften *Pseudophacidium*-Arten im Stande, anorganischen Stickstoff zu assimilieren, wobei aber deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Bindungsformen auftreten. Wie bei vielen andern Pilzen (Cochrane 1958) scheinen *Pseudophacidium*-Arten Nitrite überhaupt nicht zu verwerten. Möglicherweise wirken sie auf die untersuchten Pilze sogar toxisch. In den Nitrat-Medien zeigen alle drei geprüften Kultur-

stämme ein mittelmässiges bis gutes Wachstum, wobei gleichzeitig eine auffallend gute Pyknidienentwicklung zu verzeichnen ist.

Tabelle 8

Wachstum von 3 *Pseudophacidium*-Arten auf verschiedenen Stickstoffquellen in Nährlösung mit 20 g/l Glucose, den unentbehrlichen Mineralsalzen und Stickstoff in äquivalenten Mengen entsprechend 424 mg/l (= 2 g/l Asparagin).

Inkubationszeit: 25 Tage. Temperatur: 18° C.

pH nach Autoklavierung der Nährlösung: 6,0.

Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

N — Quelle	<i>Pseudophacidium gaeumannii</i>		<i>Pseudophacidium ledi</i>		<i>Pseudophacidium piceae</i>	
	Stamm M 4668		Stamm M 4770		Stamm M 4767	
	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH	mg Mycel	pH
kein N	4	3,6	2	4,5	2	
NaNO <sub>2</sub>	4	5,9	2	6,5	2	6,5
KNO <sub>2</sub>	4	5,5	2	5,9	2	6,5
NaNO <sub>3</sub>	56	3,8	34	5,4	102	4,9
KNO <sub>3</sub>	78	3,6	37	4,8	108	4,8
CaNO <sub>3</sub>	77	3,3	33	4,5	67	5,5
NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	215	2,8	74	2,9	153	3,0
(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	188	2,5	86	2,7	132	2,7
Asparagin	257	5,4	179	4,1	235	6,2

Die höchsten Mycelgewichte werden bei Ernährung mit Ammon-Stickstoff erreicht. Ähnliche Beobachtungen machten Müller (1966) an *Leptosphaerulina australis* McAlpine und Morton und MacMillan (1954) an *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bainier. Diese (Morton und MacMillan 1954) stellten jedoch nach einer gewissen Inkubationszeit eine durch die starke Ansäuerung des Nährmediums verursachte Wachstumshemmung fest. Bei *Pseudophacidium* hingegen wirkt die ebenfalls auftretende Ansäuerung der Nährlösung ausgesprochen günstig. Organische Stickstoffquellen, wie Asparagin, Glykokoll, Pepton, Casein oder eine Mischung von Aminosäuren ergeben aber immer ein besseres Mycelwachstum verbunden mit guter Pyknidienbildung.

## 7. Kohlenstoff-Ernährung

Die Kohlenstoff-Verwertung wurde nur soweit untersucht, als es für die Beurteilung des Wachstums und der Fruktifizierung aller in Kultur gehaltener *Pseudophacidium*-Arten erforderlich war.

Nach Cochran (1958) bleiben bestimmte methodische Fehler bei der Untersuchung der Kohlenstoff-Assimilation der Pilze immer wieder unberücksichtigt. So kann die Zugabe grösserer Mengen von organischen Stickstoff-Verbindungen oder Vitaminen zum Nährsubstrat, wel-

ches eine nicht assimilierbare C-Verbindung enthält, ein gutes Wachstum vortäuschen. Deshalb verabreichten wir in unsern Versuchen Ammon-Nitrat anstelle des häufig als N-Quelle verwendeten Asparagins. Die Vitamine B<sub>1</sub> und Biotin gaben wir in nur unbedeutenden Mengen zu. So hatten wir, ausser den zu prüfenden, praktisch keine weiteren aufnehmbaren C-Verbindungen in unsern Nährmedien. In einem vollständigen Nährmedium können während dem Sterilisieren gewisse Kohlenstoff-Verbindungen karamelisieren oder hydrolysieren, und die Wasserstoffionenkonzentration kann verändert werden. Dies liess sich weitgehend durch getrenntes Autoklavieren der Lösungen mit den Nährsalzen und mit den C-Verbindungen vermeiden.

Tabelle 9

Einfluss der Inkubationszeit auf die Kohlehydrat-Verwertung von *Pseudophacidium ledi* (Stamm M 7053) in Nährlösung mit 1,2 g/l NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>, den unentbehrlichen Mineralsalzen und äquivalenten Mengen Kohlenstoff entsprechend 8 g/l (= 20 g/l Glucose).

Inkubationstemperatur: 18° C.

pH nach Autoklavierung der Nährlösung: 6,5.

Die Mycelgewichte beziehen sich auf 30 ml Nährlösung.

Kohlehydrat	mg Mycel nach 21 Tagen	pH	mg Mycel nach 35 Tagen	pH
Kein C	2	6,4	2	6,1
D-Glucose	151	2,2	156	2,0
D-Fructose	154	2,3	147	2,0
D-Galactose	26	3,6	135	2,1
D-Mannit	28	3,3	159	1,9
D-Maltose	141	2,2	146	2,0
D-Cellobiose	142	2,2	155	1,9

Nachdem sich in Vorversuchen herausgestellt hatte, dass das Wachstum auf gewissen Kohlehydraten erst viel später als auf der stets als Bezugssubstanz dienenden Glucose einsetzte (vgl. Tab. 9), legte ich eine Inkubationszeit von vier Wochen fest; während dieser Zeit konnte sich auch die Nebenfruchtform entwickeln, sofern unter den gegebenen Bedingungen die Pyknidienbildung überhaupt möglich war. Beim Impfen achtete ich darauf, keine zu grossen Impfstücke zu übertragen, um nicht mit diesen zusätzlich verwertbaren Kohlenstoff in die Kulturröhrchen zu bringen.

Tabelle 10

Wachstum und Pyknidienbildung von 3 *Pseudophacidium*-Arten auf verschiedenen Kohlenstoffquellen entsprechend 5 g/l Glucose, in Reagenzröhrchen auf Difco-Agar mit den erforderlichen Mineralsalzen und Vitaminen.

Inkubationszeit: 40 Tage.	Temperatur: 18° C.
Bewertung: —	kein Wachstum
±	nur vereinzelte Hyphen im oder auf dem Agar, wie bei den Kontrollen ohne Kohlenstoff
+	Wachstum nur um Impfstück, oberflächliche oder im Agar
++	ein Drittel bis zur Hälfte der Agar-Oberfläche bewachsen
+++	ganzes Röhrchen bewachsen
P	Pyknidienbildung
K	Konidienbildung
i	Wachstum oder Pyknidienbildung nur im Agar

*Pseudophacidium gaemannii* bildet nur unregelmässig Pyknidien.

C — Quelle	<i>Pseudophacidium</i>		
	<i>gaemannii</i>	<i>ledi</i>	<i>piccae</i>
kein C	±	±	±
<b>Monosaccharide</b>			
D-Glucose (Fluka)	+++ P K	+++ P	++ P K
D-Fructose (Roche)	+++	+++ P	++ P K
D-Galactose (Roche)	+++	+++ P	++ P K
L-Arabinose (Kerfoot)	+++	+++ P	++ P K
D-Xylose (Fluka)	+++ P K	+++ P	++ P K
D-Mannose (Fluka)	++	+++ P	++ P K
D-Ribose (Roche)	+	+	++ P
L-Sorbose (Fluka)	+++	—	—
<b>Disaccharide</b>			
D-Maltose (Fluka)	+++ P K	+++ P	++ P K
Saccharose	+++ P K	+++ P	++ P K
Lactose	+++ P K	+++ P	++ P K
D-Cellobiose (Fluka)	+++	+++ P	++ P K
D-Trehalose-Dihydrat (Fluka)	+++	+++ P	++ P ±
<b>Polysaccharide</b>			
Stärke, löslich (Difco)	+++	+++ P	++ P K
D-Glycogen (Fluka)	+++	+++ P	++ P ±
Pectin	+++i	+++ P	++ P K
Lignin	+++i	+++	++ P K
Inulin	+++	++	±
Na-carboxy-methyl-cellulose	±	Pi	±
Cellulose, Pulver (Whatman)	±	±	±
<b>Andere Kohlenstoff-Verbindungen</b>			
D-Galacturonsäure (Fluka)	+++ P K	++	++ P K
Milchsäure (Fluka)	++ P K	++ P	++ P K
Glycerin	++ P K	++	+
Glucuronsäure (Roche)	++	++	± P ±
Zitronensäure (Analar)	++ P K	±	+
Schleimsäure	++ P K	±	± P ±
D-Gluconsäure (Fluka)	++ P K	±	+
Ca-Gluconat (Fluka)	++ P	+	±
Gerbsäure	+++ P K	+	—
Fumarsäure	±	±	±
Weinsäure	±	±	±
Oxalsäure	±	±	—
Essigsäure	—	—	—

Da sich zwischen den einzelnen, zur gleichen *Pseudophacidium*-Art gehörenden Kulturstämmen keine nennenswerte Unterschiede im Wachstum feststellen liessen, sind bei den in Tab. 10 zusammengestellten Ergebnissen nur die gemittelten Werte für jede Art eingetragen. Alle Stämme der drei geprüften *Pseudophacidium*-Arten können sich auf den Monosacchariden Glucose, Fructose, Galactose, Arabinose, Xylose, Mannose und Ribose sehr gut entwickeln, während Sorbose (ausser für *P. gaemannii*) toxisch zu sein scheint. Die Disaccheride Maltose, Saccharose, Lactose und Cellobiose erlauben im allgemeinen ebenfalls ein sehr gutes Wachstum; nur Trehalose unterdrückt teilweise die Pyknidienbildung. Auch die Polysaccharide Stärke, Glycogen, Pectin, Lignin und Inulin sind gute C-Quellen; Cellulose wird nicht verwertet. Auf den übrigen geprüften C-Verbindungen ist das Verhalten der Pilzstämmen recht unterschiedlich. Ein mittleres bis gutes Wachstum ist noch möglich mit Galacturonsäure, Milchsäure, Glycerin, Glucuronsäure (ausser für *P. piceae*) und Zitronensäure (ausser für *P. ledi*). Keine Entwicklung ist mehr möglich auf Fumarsäure, Weinsäure, Oxalsäure und Essigsäure. Auch in diesen Versuchen fällt gleichzeitig die Anspruchslosigkeit und die Unregelmässigkeit in der Pyknidien-Ausbildung von *P. gaemannii* auf; verglichen mit den andern isolierten Kulturstämmen weist Stamm M 4668 auf den geprüften Kohlenstoff-Verbindungen meistens das bessere Wachstum auf.

## 8. Infektionsversuche

Nach Klebahn (1924) ist der Infektionsversuch eines der wichtigsten Hilfsmittel zur Erforschung der Biologie der Pilze. Und nur mit Infektionsversuchen lassen sich das Wirt—Parasit-Verhältnis, die Wirtsspezifität und die Pathogenität (d. h., ob es sich um einen echten Parasiten, einen Schwäche- oder Wundparasiten handelt) feststellen. Im Idealfall kann nach zustandegekommener Infektion auch die Entwicklung der Hauptfruchtform beobachtet werden.

Mich interessierte besonders, mit Hilfe der Infektionsversuche das Problem der Wirtsspezifität (bzw. der Art-Umgrenzung) und der Pathogenität von *Pseudophacidium* abzuklären. Zu diesem Zweck infizierte ich einige der bekannte Wirtspflanzen, nämlich im Freiland gehaltene etwa 50 cm hohe Bäumchen von *Picea excelsa* Link und *Larix decidua* Mill. und in Töpfen im Gewächshaus gezogene Sträucher von *Rhododendron ferrugineum* L., *Ledum palustre* L. und *Vaccinium Myrtillus* L. Als ersten Zeitpunkt für die Infektion wählte ich den Spätherbst, nachdem die Pflanzen ihr Jahreswachstum abgeschlossen hatten und zur Winterruhe übergingen. Im frühen Frühling, bevor sie in voller Entwicklung waren, wurden sie ein zweitesmal infiziert. Als Infektionsmaterial dienten Reinkulturen, in denen sich Pyknidien entwickelt hatten, von je einem Stamm von *Pseudophacidium gaemannii*, *P. ledi* und *P. piceae*. Die Rinde von

Zweigen der oben angeführten Wirtspflanzen wurde entweder angesengt oder mit einem sterilen Messer angeschnitten. Auf die Wunde wurde ein gut bewachsenes, wenigstens ein Pyknidium enthaltendes Agarstückchen gelegt. Dann wurden die Zweige mit feuchter Watte und Parafilm-Streifen umwickelt und jede Impfstelle mit einer Etikette markiert. Nach Möglichkeit habe ich es vermieden, die Infektion an allzu warmen Tagen mit geringer Luftfeuchtigkeit durchzuführen. Nach sechs Wochen wurden die Parafilm-Streifen und die Watte entfernt und gleichzeitig eine erste Befallskontrolle durchgeführt. Alle markierten Zweige wurden dann während zwei Jahren alle sechs Monate genauestens kontrolliert. Leider habe ich aber nach dieser Zeit auf keiner der infizierten Pflanzen einen Pilzbefall feststellen können. Überall, auch auf den nichtinfizierten aber verletzten Kontroll-Pflanzen waren die Infektionswunden gut ausgeheilt. Auf Grund dieser Ergebnisse müssen wir nun den Schluss ziehen, dass es sich bei den geprüften *Pseudophacidium*-Arten kaum um echte Parasiten handeln kann. Sie sind Saprophyten oder höchstens Schwächeparasiten. Letzteres würde mit den Beobachtungen an zwei kleinen, verkrüppelten Fichtenbäumchen von verschiedenen Standorten übereinstimmen, an denen nicht nur einzelne Zweige, sondern der ganze Baum befallen war, und alle Zweige mit Fruchtkörpern von *P. piceae* besiedelt waren. Auch bei den Alpenrosen sind es nie ganze Bestände sondern immer nur einzelne, meist durch Tiere geschädigte Pflanzen, die einen *Pseudophacidium ledi*-Befall aufweisen.

### E. Diskussion

Wir hatten uns als Ziel der vorliegenden Untersuchungen vorgenommen, die nach Müllers (1963) Neubeschreibung von zwei *Pseudophacidium*-Arten aufgetauchten Zweifel an der Richtigkeit der bestehenden Taxonomie der Gattung abzuklären.

Die Untersuchung der Morphologie der Fruchtkörper, eines der gestellten Probleme, hat gezeigt, dass doch gewisse, wenn auch nicht immer sehr deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bestehen. So zeichnen sich *Pseudophacidium piceae* und *P. gaemannii* gegenüber *P. ledi* und *P. necans* durch ihr ausgeprägt mächtiges Hypostroma aus. Dieses kann bei *P. ledi* zum Beispiel auf dem gleichen Substrat sehr unterschiedlich und in reifen Fruchtkörpern oft zerrissen sein.

Der Zusammenhang mit den Nebenfruchtformen, die alle zu den hyalosporen *Sphaeroideae* innerhalb der *Sphaeropsidales* gehören, ist ebenfalls durch Kulturversuche bewiesen worden. Gleichzeitig habe ich die Konidien-Entwicklung verfolgen können und dabei beobachtet, dass sie nicht, wie zuerst vermutet, durch oidienartigen Zerfall von Hyphen sondern durch Sprossung an Konidienträgern entstehen. Die hier beschriebenen Versuche bestätigen denn auch die von v. Arx und Müller (1954) geäußerte Annahme, dass *Pseudophacidium ledi* sehr veränder-

lich sein kann, nicht auf bestimmte Wirtspflanzen spezialisiert ist und die verschiedenen Substrat-Formen somit alle zur selben Art gehören.

Dieses durch morphologische Beobachtungen allein schon gewonnene Ergebnis wird durch die Untersuchungen über das Verhalten in Reinkultur nachdrücklich bestätigt. Sämtliche geprüften Kulturstämme von *Pseudophacidium ledi* zeigen dieselben Ansprüche an ihre Umgebung, z. B. an die Temperatur, an die Wasserstoffionenkonzentration, sowie an die Versorgung mit Mineralsalzen, Stickstoff- und Kohlenstoff-Komponenten und bilden unter gleichartigen Bedingungen ihre Nebenfruchtformen gleich aus. Viele dieser physiologischen Eigenschaften sind gute Art-Merkmale, da sie gegenüber denen der andern untersuchten Arten charakteristische Unterschiede aufweisen. Grössere Differenzen haben wir zum Beispiel bei der Untersuchung der Kohlenstoff-Ernährung feststellen können. Andererseits verhalten sich die untersuchten Arten in manchem gleich und dokumentieren so ihre nahe Verwandtschaft.

Auf Grund aller dieser durchgeführten Untersuchungen kommen wir nun zum Schluss, dass tatsächlich mehrere *Pseudophacidium*-Arten existieren, die sich in kleineren morphologischen Merkmalen und vor allem in den physiologischen Eigenschaften unterscheiden.

Leider bleiben immer noch einige Fragen offen, unter anderem die noch durch Kulturversuche zu beweisende Zugehörigkeit zu *Pseudophacidium ledi* der *Ledum palustre* L., *Betula alba* L. und einige andere Wirtspflanzen bewohnenden Formen.

### Zusammenfassung

Nach Erörterung der Geschichte und Taxonomie der Ascomyceten-Gattung *Pseudophacidium* Karst. werden vier Arten anerkannt: Gattungstypus *Pseudophacidium ledi* (Alb. et Schw. ex Fr.) Karst. (Nebenfruchtform: *Myxofusicoccum* Died., Matrix: häufig Ericaceen), *Pseudophacidium piceae* E. Müller (Nebenfruchtform: *Myxofusicoccum* Died., Matrix: *Picea excelsa* Link), *Pseudophacidium gaeumannii* E. Müller (Nebenfruchtform: *Ceuthospora* Fr., Matrix: *Larix decidua* Mill.) und *Pseudophacidium necans* Rehm (Matrix: *Viburnum Lantana* L. und andere).

Wegen ihrer grossen Variabilität in der Morphologie ist die Unterscheidung der Arten schwierig und es müssen zusätzlich Wirtsspezifität, Verhalten in Reinkultur und die Nebenfruchtformen berücksichtigt werden.

Der Zusammenhang mit diesen ist ausser für *P. necans* durch Kulturversuche bewiesen worden. Es wurde die Entwicklung der Pyknidien untersucht; die Konidien entstehen durch Sprossung an Konidienträgern im Innern der Stromata.

Alle geprüften Arten stellen ziemlich übereinstimmende Ansprüche an Temperatur, Wasserstoffionenkonzentration und die Ernährung. Sie entwickeln sich gut bei niederen Temperaturen und in vorzugsweise sauren Medien. Alle verwerten anorganischen Stickstoff, zeigen aber besseres Wachstum und Pyknidien-Ausbildung bei Ernährung mit organischen N-Verbindungen. Differenzen sind bei der Kohlenstoffernährung beobachtet worden; so sind Sorbose und Gerbsäure sehr gute C-Quellen für *P. gaeumannii*, im Gegensatz zu *P. ledi* und *P. piceae*, die sich auf diesen Verbindungen nicht zu entwickeln vermögen.

### Summary

History and nomenclature of genus *Pseudophacidium* Karst. has been discussed. *Pseudophacidium ledi* (Alb. et Schw. ex Fr.) Karst. (type species), *Pseudophacidium piceae* E. Müller, *Pseudophacidium gaeumannii* E. Müller and *Pseudophacidium necans* Rehm have been described along with their imperfect stages.

Because of the extreme variability of morphological characters observed within the members of the same species, it was rather difficult to separate them, and it was deemed necessary to consider also cultural and physiological characteristics and corresponding imperfect stages.

The affinities of imperfect to perfect stages have been proved by cultural studies. Development of pycnidia has been traced and it has been confirmed that conidia are produced on conidiophores inside the stroma.

The basic nutritional requirements of the species as regards temperature, pH and nitrogen are similar, however, their growth intensity is different. Remarkable differences were found partially in the carbon requirements, such as when they were grown on media containing sorbose and tannic acid.

### Literaturverzeichnis

- Albertini, I. B. und L. D. Schweinitz, 1805: *Conspectus Fungorum*, 376 S.
- von Arx, J. A. und E. Müller, 1954: Die Gattungen der amersporen Pyrenomyceten. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 11 (1), 1—434.
- Boerema, G. H., 1964: *Phoma herbarum* Westend., the type species of the form-genus *Phoma* Sacc. *Persoonia* 3, 9—16.
- Brewer, J. G. and G. H. Boerema, 1965: Electron microscope observations on the development of pycnidiospores in *Phoma* and *Ascochyta* ssp. *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam, Proceed., Ser. C*, 68, 86—97.
- Ciba: Färbevorschriften für mikroskopische Farbstoffe. Bakteriologischer und hämatologischer Teil.

- Clements, F. E. and C. L. Shear, 1931: The genera of fungi. Wilson Co., New York, 496 S.
- Cochrane, V. W., 1958: Physiology of fungi. John Wiley and Sons, Inc., New York, 524 S.
- Diedicke, H., 1912: *Myxofusicoccum*, nov. gen. Sphaeropsidearum. Ann. Mycol. 10, 68—72.
- , 1915: Sphaeropsideae, Melanconieae. In Krypt.flora M. Brandenb. 9, Pilze 7, 1—962.
- Fawcett, H. S., 1921: The temperature relations of growth in certain parasitic fungi. Univ. Calif. (Berkeley) Publ. Agr. Sci. 4, 183—232.
- Fries, E., 1822: Systema Mycologicum 2, 1—621.
- Fuckel, L., 1875: Symbolae Mycologicae, Nachtr. 3. Beitr. Kenntnis rhein. Pilze. Jahrb. Nassau Ver. Naturk. 29/30, 1—39.
- Gladtke, E. und W. Bruckner, 1958: Über die Ansäuerung der Nährlösung durch *Phycomyces blakesleeanus*. Arch. Mikrobiol. 29, 53—64.
- Gremmen, J., 1958: Bemerkungen über einige *Cenangium-ferruginosum*-ähnliche Pilze. Phytopath. Zeitschr. 33, 371—374.
- , 1960: Conifer inhabiting fungi, I: *Therrya* Penz. et Sacc., *Phacidium laeacrum* Fr. and *Pseudophacidium* (A. et S.) Karst. Nova Hedwigia 2, 547—554.
- Hess, H. und E. Müller, 1951: Zur Entwicklungsgeschichte von *Dothidea insculpta* (Wallr.) Theis. et Syd. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 6, 5—34.
- von Höhnel, F., 1906: Revision von 292 der von J. Feltgen aufgestellten Ascomycetenformen auf Grund von Originalexemplaren. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 115, 1189—1327.
- , 1917 a: Fragmente zur Mykologie, 19. Mitt., Nr. 1009: Über die Gattung *Pseudophacidium* Karsten. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, 126, 296—304.
- , 1917 b: System der *Phacidiales*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 35, 416—422.
- , 1918: Fungi Imperfecti. Beiträge zur Kenntnis derselben. 12. Über *Myxofusicoccum* Died. Hedwigia 59, 236—284.
- , 1925: Über die Gattung *Ceuthospora* Fr. Mitt. Bot. Inst. Techn. Hochsch. Wien 2, 99—109.
- Karsten, P. A., 1871: Discomycetes. Mycologia Fennica 1, 1—263.
- , 1885: Revisio monographica atque synopsis Ascomycetum in Fennia hucusque detectorum. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 2 (6), 1—174.
- Klebahn, H., 1924: Methoden der Pilzinfektion. In Aberhalden, E., 1924: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XI, Teil 1, Heft 5 (Lief. 113), 515—688.
- , 1933: Über Bau und Konidienbildung bei einigen stromatischen Sphaeropsiden. Phytopath. Zeitschr. 6, 229—324.
- Korf, P., 1962: A synopsis of the *Hemiphacidiaceae*, a family of the *Helotiales* (Discomycetes) causing needleblights of conifers. Mycologia 54, 12—33.
- Kunze, G. und J. C. Schmidt, 1817: Mykologische Hefte 1, 1—109.
- Lagerberg, T., 1949: Some notes on the *Phacidiaceae* and a new member of this family, *Lophophacidium hyperboreum* nov. gen. et sp. Svensk Bot. Tidskr. 43, 420—437.

- Lilly, V. G. and H. L. Barnett, 1951: Physiology of the fungi. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York, 464 S.
- Linder, A., 1951: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. 2. Aufl., Birkhäuser Verl., Basel, 238 S.
- Lockwood, L. B., 1937: Hydrogen ion concentration and ascus formation. *Mycologia* 29, 289—294.
- Luttrell, E. S., 1955: The ascostromatic ascomycetes. *Mycologia* 47, 511—532.
- van Luyk, A., 1923: Over eenige Sclerophomeen. Mededeel. Nederl. Mycol. Ver. 13, 98—107.
- Morton, A. G. and A. MacMillan, 1954: The assimilation of nitrogen from ammonium salts and nitrate by fungi. *J. Exptl. Botany* 5, 232—252.
- Müller, E., 1963: Über zwei neue *Pseudophacidium*-Arten. *Phytopath. Zeitschr.* 48, 208—215.
- , 1966: Fruchtkörperbildung und Variabilität morphologischer Merkmale bei *Leptosphaerulina australis* McAlpine (Fungi). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 76, 185—229.
- Nannfeldt, J. A., 1932: Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal.*, Ser. 4, 8 (2), 1—368.
- Pehrson, S. O., 1948: Studies on the growth physiology of *Phacidium infestans* Karst. *Physiologia Plantarum* 1, 38—56.
- Petrak, F., 1921a: Mykologische Notizen 2, 38: Über die Gattung *Myzofucioecum* Died. *Ann. Mycol.* 19, 25—28.
- , 1921b: Mykologische Beiträge 1, 22: Über *Fusicoccum ericeti* Sacc. *Hedwigia* 62, 303—305.
- , 1922: Mykologische Notizen 4, 151: *Myzophacidiella Sydowiana* n. sp. *Ann. Mycol.* 20, 300—302.
- , 1925: Mykologische Notizen 8, 401: Über von Höhnel's neues System der Fungi imperfecti. *Ann. Mycol.* 23, 1—11.
- , 1931: Fungi Adeani. Ein Beitrag zur Pilzflora Bayerns und der angrenzenden Länder. *Kryptog. Forsch.*, Bayr. Bot. Ges. 2, 155—194.
- Rehm, H., 1882: Beiträge zur Ascomyceten-Flora der deutschen Alpen und Voralpen. *Hedwigia* 21, 113—123.
- , 1896: Die Pilze — Ascomyceten: Hysteriaceen und Discomyceten. In Rabenhorst's *Kryptog. flora* 1, Abt. 3, 1—1275.
- , 1912: Zur Kenntnis der Discomyceten in Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz. *Ber. Bayr. Bot. Ges.* 13, 102—206.
- Reiss, J., 1965: Ein Schnellverfahren zur Färbung der Kerne von Hefen und Schimmelpilzen. *Zbl. f. Mikrobiol.* 119, 490—494.
- Romeis, B., 1948: Mikroskopische Technik. 15. Aufl., Leibniz Verl., München, 695 S.
- Saccardo, P. A., 1889: Discomycetae, Phymatosphaeriacearum, etc. *Sylloge Fungorum* 8, 1—1143.
- Terrier, Ch. A., 1942: Essai sur la systématique des *Phacidiaeeae* (Fr.) sensu Nannfeldt (1932). *Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz* 9 (2), 1—99.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1966/1968

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Egger Margarita C.

Artikel/Article: [Morphologie und Biologie von Pseudophacidium-Arten \(Ascomycetes\). 288-328](#)