

Vorkommen und Entwicklung von Pilzen und Algen in der Rinde.

Von Dr. Hanna Schwartz-Kraepelin*)

Mit Tafel I—VIII

Einleitung

Zahlreiche Symbiosearbeiten beschäftigen sich eingehend mit den Pilzhypen, die sich in den äußeren Schichten der mehrjährigen Wurzeln befinden. Auf den Ergebnissen dieser Untersuchungen wurde die Theorie aufgebaut, daß die Pilze von außen her durch die Wurzelhaare oder bei Verletzungen in die Wurzel eindringen und von der Pflanze verdaut werden. Man nahm ein symbiontisches Verhältnis der beiden Partner an, das sich aus einem parasitären herausgebildet haben sollte.

Während über die Wurzelpilze bereits umfassende Erkenntnisse gewonnen wurden, blieben die Pilze der oberirdischen Rinde verhältnismäßig unbeachtet, so naheliegend der Gedanke auch gewesen wäre, sie zum Vergleich heranzuziehen. Es ist dies umso verwunderlicher, als ja die oberirdischen Teile der Untersuchung viel leichter zugänglich sind. Wenn auch jedem Beobachter die Tatsache des Vorhandenseins von Pilzen bekannt ist, maß man dem jedoch keine Wichtigkeit bei und machte Wind und Regen für ihre Ansiedlung verantwortlich. Dabei scheint es mir für die Aufstellung und Beurteilung der Mykorrhizentheorie von grundlegender Bedeutung zu sein, die Verhältnisse an der oberirdischen Rinde ebenfalls zu untersuchen und eventuelle Unterschiede bzw. Übereinstimmungen festzustellen.

Durch das Studium der Pflanzenkrankheiten sind wir gewohnt, das Auftreten von Pilzen auf der lebenden Pflanze als pathologisch anzusehen, ohne sie dabei mit dem Abbau geschädigter Zellen in Beziehung zu bringen, und sie den saprophytischen Pilzen gegenüberzustellen, denen der Abbau toten Materials zufällt. Es gibt jedoch außer dem krankhaften einen durchaus normalen Zellabbau, dem allerdings ein natürliches Ausscheiden der betreffenden Zellen aus der Versorgung durch den lebenden Organismus vorangehen muß. Wir bezeichnen diese Zellen dann als „tot“, obwohl sich noch sichtbare Veränderungen in ihrem Plasma vollziehen. Dieser natürliche Zellabbau ist Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Die als krankhaft erkannten Erscheinungen, die wegen ihres größeren wirtschaftlichen Interesses eingehend studiert worden sind, stellen somit etwas davon grundsätzlich Verschiedenes dar.

*) Derzeitige Anschrift: 8700 Würzburg, Betpfad 8 a.

Teil I.

A. Das Vorkommen von Pilzhyphen in der Rinde.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf ca. 150 verschiedene einheimische Sträucher und Bäume sowie einzelne Stauden. Dazu kamen noch rund 50 Borken afrikanischer Pflanzen. Im Folgenden sollen zunächst Ergebnisse mitgeteilt werden, die sich auf Verbreitung, Lokalisierung und Morphologie der Pilze beziehen. Außerdem sollen die ersten Entwicklungsstadien der Pilze und die Veränderungen der Pflanzenzellen beschrieben werden.

Da die Hyphen bei der Mehrzahl der einheimischen Pflanzen in der Richtung der Sproßachse verlaufen, sind Tangentialschnitte aufschlußreicher als Querschnitte, bei denen sich die runden oder ovalen Querschnitte der Hyphen nur wenig herausheben.

Zur Untersuchung ist nur frisches Material geeignet. Störend sind manchmal Einlagerungen dunkler Farbstoffe in den Pflanzenzellen; wegen der Zartheit mancher Strukturen mußte jedoch auf jedes Aufhellungsmittel verzichtet werden. Bei einiger Übung gelingt es aber auch hier, an den etwas durchsichtigeren Stellen die vorhandenen Hyphen zu erkennen.

Im allgemeinen sind Rinden von Sträuchern wegen des intensiveren Abbaus denen von Bäumen als Untersuchungsmaterial vorzuziehen; unter letzteren sind wiederum die Laubhölzer meist brauchbarer als die verharzten Nadelhölzer. Pflanzen mit starker Wüchsigkeit, wie überhaupt gut ernährte Exemplare, erwiesen sich für die Untersuchung als vorteilhafter, weil sie (offenbar wegen des lebhaften Zellabbaues) eine bessere Pilzentwicklung zeigten.

Es muß vorweg betont werden, daß ich bei allen untersuchten Pflanzen Hyphen feststellen konnte. Eine gewisse Ausnahme scheinen allerdings diejenigen Gattungen zu machen, die eine ausdauernde Epidermis besitzen: Die hier gefundenen Pilzelemente waren nur 1—2-zellig und auf eine geringe Anzahl beschränkt, während Hyphen ganz fehlten. Eine Übergangsgruppe stellen ferner die Pflanzen dar, die keinen zusammenhängenden Borkenmantel ausbilden, sondern nur Leisten oder Warzen. Die Bildung der Borke und deren Abbau findet dann ausschließlich an diesen Stellen statt. Nachdem man auch die Pilze nur an diesen Punkten findet, muß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Zellabbau und Pilzvorkommen angenommen werden.

Sträucher und diejenigen Bäume, die ihre Borke dauernd abstoßen (z. B. *Betula*) können das ganze Jahr über als Objekte verwendet werden. Dagegen liefern andere Holzgewächse hauptsächlich im Herbst gute Beobachtungsergebnisse. Im Sommer des 2. Jahres kann bei Pflanzen sonniger Standorte ein Stillstand in der Hyphenentwicklung eintreten; bei einigen Pflanzen werden sogar bereits ausgebildete Hyphen in braune und farblose Reste aufgelöst. Ob dies lediglich eine Folge der Trockenheit ist oder auf einer (dadurch bedingten) physiologischen Um-

stellung beruht, von der noch zu sprechen sein wird, ist schwer zu entscheiden. Mit Eintritt des strengen Frostes kommt die Pilzentwicklung ebenfalls ins Stocken. Bei *Forsythia suspensa* traten dann z. B. lichtbrechende kugelige Plasmastrukturen auf, die in manchen Zellen fedrig-kristallin wurden.

Auf Grund von Untersuchungen an Pflanzenmaterial aus verschiedenen Gegenden (Würzburg, Köln, Braunschweig, Lago Maggiore) konnte festgestellt werden, daß Vorkommen und Aussehen der Pilze innerhalb gewisser Grenzen übereinstimmen. Am meisten wichen die Pflanzen von Braunschweig ab, die sehr viel pilzfreier waren; dagegen war hier der Granulationsbelag, wie er bei der Auflösung von Hyphen zu finden ist, deutlich stärker. Es scheint demnach auch die Pilzentwicklung durchaus regionalen Schwankungen zu unterliegen, die auf Bodenverhältnissen und Klima beruhen. Auffallend ist auch, daß z. B. im alten Botanischen Garten in Würzburg, der in der Nähe des Bahnhofes sowie chemisch arbeitender Institute liegt, die Rindenpilze schlechter und die Granulationen stärker ausgebildet waren als im neuen Botanischen Garten, der außerhalb der Stadt liegt. Es könnten demnach die beobachteten Unterschiede auch lediglich auf einem verminderten Wachstum der Pflanzen und einem ebenfalls gehemmten Abbau beruhen.

I, B. Vorbedingungen des Zellabbaues.

Es erhebt sich nun die Frage, ob und in welcher Beziehung das Vorkommen von Pilzen zum Abbau der Rindenzellen steht und ob die Pilze jeweils artspezifisch in Bezug auf die Pflanze sind oder nicht.

Bevor wir diese Fragen untersuchen, müssen wir zunächst auf die allgemeinen Grundzüge des natürlichen, d. h. nicht gewaltsam ausgelösten, Zellabbaues eingehen. Man findet in der Natur 4 Möglichkeiten realisiert, Zellen auszuschalten und damit die Voraussetzungen zu schaffen, unter denen es überhaupt zu einem solchen Zellabbau kommt:

1. Die betreffenden Zellschichten werden, nachdem sie sich eine Zeitlang im Verband mit dem übrigen Gewebe entwickelt haben, wieder abgebaut. Sie verbleiben jedoch nach einem ersten teilweisen Abbau bis zur völligen „Reife“ in dem weiterhin funktionsfähigen Gewebe eingeschlossen. Die ausgebildeten Zellen erscheinen dann dünnwandig, inhaltslos und zerdrückt. Daß der Zellinhalt herausgelöst und „verbraucht“, d. h. resorbiert wird oder zum Aufbau anderer Zellen wieder verwendet werden kann, ist durchaus möglich.

2. Die Zellen lösen sich unter Verschleimung auf, d. h. Inhalt und Zellwände gehen in einen formlosen Zustand über. Bei einem solchen Abbau entstehen schleimerfüllte Hohlräume oder Schleimhüllen. Vielleicht könnte man auch alle größeren Sekretbehälter mit ihren verschiedenen Inhaltsstoffen (Öle, Harze, Milchsaft) hierher rechnen, denn auch in diesen Fällen werden Zellen sekundär aufgelöst.

3. Durch Auflösung der Verbindungssubstanz zwischen den Zellen werden diese isoliert (Lentizellen).

4. Bestimmte Zellwände werden durch Einlagerungen derart verändert (Verkorkung, Kutinisierung), daß sie selbst und andere Zellen dadurch teilweise oder ganz von dem übrigen funktionsfähigen Gewebe abgeschnitten werden. Die isolierten Schichten werden dann allmählich abgestoßen.

Das aufgelöste Zellmaterial bleibt also entweder stofflich umgewandelt erhalten (2) oder wird wieder aufgenommen (1). Eine weitere Möglichkeit ist das Ausscheiden nach außen. Ein solches Abstoßen von Zellen kennen wir sowohl von der Wurzel als auch von der Sproßachse. Bei der Wurzel sind es die Zellen der Wurzelhaube, die Rhizodermis, die Exodermis und schließlich die Borke der sekundären Rinde, die diesen Weg gehen. Von den oberirdischen Teilen ist es die Epidermis der mehrjährigen Pflanzen mit den dazugehörigen Haaren, das Periderm und wiederum die Borke der sekundären Rinde. Außerdem werden auch noch die Zellen der Lentizellen aus dem Gewebeverband herausgelöst und ins Freie entlassen, zum Teil unter Mitwirkung einer Verkorkung.

Die Rückbildung und der Verbleib im lebenden Gewebe, wie sie unter 1. angeführt ist, kann man bei den Samen beobachten. Hier wird das Nucellargewebe zunächst einmal bis zu einem gewissen Grad zurückgebildet und erst kurz vor der Vollreife der Samen auch die noch vorhandenen Zellwände aufgelöst. Schließlich bleibt nur noch ein strukturloses Häutchen übrig. Dieses ist allerdings meist nicht mehr nachweisbar, besonders weil ein großer Teil der mehrjährigen, aber auch der einjährigen Pflanzen die Samen schon vor der Vollreife entläßt. Bei den Gramineen ist es jedoch immer vorhanden und bei den Getreidearten ohne größere Schwierigkeiten sichtbar. Die Rindenkork bildenden Varietäten (*Ulmus suberosa*, *Acer campestre*), bei denen die toten Schichten lange Zeit an der Pflanze bleiben, sind vielleicht als krankhafte Abarten aufzufassen. Bei *Acer campestre* umgibt schließlich ein dicker Pelz von kaum noch erkennbaren Hyphen die Äste. Die Rückbildung des Markgewebes in den Hohlhölzern und in verholzten Früchten (z. B. *Corylus*) ist hingegen als normal zu bezeichnen. Über den Verbleib des abgebauten Zellmaterials wissen wir nichts Genaueres.

Verschleimung findet man als Sonderfall bei Samen und zwar sowohl als Schleimhülle (*Linum*, *Plantago*) und Schleimhaare (*Senecio vulgaris* und einige andere Arten) als auch in den Samen (*Cnicus benedictus*). Außerdem ist sie für die Zellen der Wurzelhaube bekannt. Auch in der Rinde kommt es gelegentlich zur Auflösung von Zellen durch Verschleimung (*Tetranthera glaucescens*); bei anderen Laurineen kommen Schleim und Öl nebeneinander vor.

I, C. Der Abbau der Rindenschichten

Jedem Abbau äußerer Rindenschichten geht eine Isolierung und Abtrennung von dem übrigen Gewebe voraus. Dies wird durch Ver korkung bestimmter Schichten erreicht, die von den verschiedenen Phellogen gebildet werden. Die Loslösung wird dann noch durch Zwischenschaltung zartwandiger Zellschichten erleichtert (vgl. E s a u 1961). Der Abbau selbst geht in 3 Stufen vor sich: Zuerst zersetzt sich die Epidermis mit den ansitzenden Haaren und „schülfert ab“. Die Stelle der Haare nehmen manchmal Schuppenblätter ein (z. B. *Thuja*). In der zweiten Phase wird die Epidermis vom Periderm abgelöst, dessen immer neu gebildete Phellogene durch zwischengeschaltete Verkorkungszonen weitere Schichtenfolgen von der Versorgung abschließen und so zur Zersetzung zwingen. Die Korkkambien können sich in verschiedener Tiefe ausbilden: Möller (1882) ist der Meinung, daß ihre räumliche und zeitliche Entwicklung von äußeren Faktoren beeinflusst wird. Die dritte Stufe stellt physiologisch den gleichen Vorgang dar wie die zweite, nur bildet sich das Phellogen nun in der sekundären Rinde. Das von der Versorgung abgeschnittene Gewebe wird von den meisten Autoren erst dann als „Borke“ bezeichnet.

In den „toten“ Zellen gehen noch manche Veränderungen vor sich: Das Plasma kann zusammenklumpen (*Hedera helix*, *Cotoneaster salicifolia*) oder im Ganzen erstarren; die Zellwände können verquellen (*Hedera helix*) und Quellungsballen austreten (*Solidago canadensis*). Dies sind Alterungserscheinungen, die von der Pflanze ausgehen und je nach Pflanzenart spezifisch ablaufen. Weiterhin ist auch die Art und Weise sowie der Rhythmus festgelegt, in dem sich die ausgeschalteten Schichten ablösen. Bei der Ringborke sind es z. B. die tangentialen Wandverbindungen, die schwinden. Außerdem erfolgt noch zonenweise eine Trennung in der Längsrichtung („Streifenborke“) oder auch senkrecht zur Sproßachse („Ringelborke“). Bei einer dritten Möglichkeit werden nur radiale Verbindungen nach einem artspezifischen Muster aufgelöst („Schuppenborke“).

I, D. Beziehung der Pilze zum Zellabbau

In den vorangehenden Abschnitten wurde versucht, zu zeigen, daß der Ablauf des Zellabbaues an die Pflanzenart gebunden ist. Dies bezieht sich sowohl auf den Samen, als auch auf die Rinde. Bei beiden finden wir Pilzhypphen in den sich zersetzenden Schichten; somit ist der Zellabbau mit einer Entwicklung von Pilzen gekoppelt. Während bei der Rinde und den Schleimhüllen von Samen ein Eindringen von Pilzsporen von außen her noch denkbar ist, erscheint dies bei dem Nucellargewebe der Samen sehr viel schwieriger. Es muß in diesem Zusammenhang nochmals wiederholt werden, daß es sich nicht um krankhafte Vorgänge handelt.

Die Pilzelemente sind in der Epidermis entsprechend der geringen Zellschubstanz im allgemeinen weniger üppig und zahlreich ausgebildet als im Periderm. Sie entwickelten sich jedoch bei *Viburnum opulus* auch hier zu einem ansehnlichen Hyphengeflecht, bei *Betula verrucosa* und *Prunus spinosa* (Abb. 12 a und b) löste sich sogar die Epidermis noch vor dem Abschülfern vollständig in Pilzzellen auf. Der Pilz entwickelt sich in der Cuticula, vorhandene Haare werden dabei ebenfalls zersetzt.

Die Hyphen des Periderms sind kräftiger und charakteristischer. Manchmal kann man in den beiden äußersten Zellagen die verschiedenen alten Hyphen übereinander liegen sehen; die tiefer liegenden Pilzfäden sind dann noch zart und farblos, die älteren bereits braun gefärbt. Die jüngeren Hyphen befinden sich also innen, eine Tatsache, die der zeitlichen Reihenfolge ihrer Entstehung entspricht. Daß die Hyphen nach einer von der Pflanze bestimmten Ordnung angreifen, wurde schon eingehend erörtert. Über das Zusammenspiel mit den Veränderungen im pflanzlichen Cytoplasma bei der Entstehung der Pilze soll im nächsten Kapitel berichtet werden.

I, E. Entstehung der Rindenpilze

Es wird allgemein angenommen, daß die in der Natur verbreiteten Pilze und damit auch diejenigen, welche die toten Rindenschichten zersetzen, aus den entsprechenden Pilzsporen stammen. Diese werden durch Wind und Regen verbreitet, keimen aus und die Hyphen dringen in die Zellen ein. Vermutlich trifft dies jedoch nur für die pathogenen Pilze zu, die bisher hauptsächlich im Blickpunkt des Interesses standen. Wir wollen jedoch hier nicht die verschiedenen Möglichkeiten eines krankhaften, sondern den normalen Abbau betrachten, und dabei läuft der Vorgang offenbar anders ab:

Als erstes Anzeichen der Zersetzung beobachtet man eine Erstarrung des pflanzlichen Cytoplasmas, ähnlich wie das bei dem zu einem Häutchen reduzierten Nucellargewebe in den Getreidefrüchten der Fall ist (Schwartz - Kraepelin, 1947). Häufig kommt es zur Einlagerung brauner Substanzen entweder entlang der Zellwände oder zerstreut, so daß braune Flecken erscheinen. Hierauf folgt eine Zerklüftung, die sich in verschiedener Weise äußert: Es können, wie bei *Betula verrucosa*, Risse auftreten (vgl. auch Taf. IV, 12), mosaikartige Abgrenzungen (*Paeonia lutea*, Taf. II, 9) oder unregelmäßige Sprünge (*Syringa vulgaris*, Taf. II, 6). Besonders bei den afrikanischen Borken fielen Löcher auf, die dem zukünftigen Verlauf einer Hyphe entsprachen und bereits die Form einzelner Pilzzellen andeuteten. Am häufigsten war dies bei *Acacia nubica* zu beobachten.

Löcher, Sprünge und Risse können auf den Verbrauch der erstarrten Plasmamasse an diesen Stellen zurückgeführt werden. Sie fallen besonders stark auf, wenn die so entstandenen Höhlungen mit Luft

gefüllt sind. Recht eigenartig war die Zerklüftung beim Steinkork von *Pinus silvestris*; der Zellinhalt ging hier in kristallartige Splitter über, die langsam abschmolzen, während andererseits die Hyphen entlang der Zellwände wuchsen. Die Wandkonturen der Hyphen sind zum Zeitpunkt der Zerklüftung, soweit sie sich überhaupt als solche erkennen lassen, noch zart und unscharf.

Den allmählichen Abbau der Zellwände kann man bei kräftigen einjährigen Trieben von *Sambucus nigra* gut beobachten. Einerseits werden die Zellwände mit fortschreitender Pilzentwicklung durchsichtiger, andererseits nehmen sie auch an Dicke ab. Hie und da kann man sehr kleine Haustorien erkennen, die der Pilz in die Zellwand entsendet. Bei anderen Objekten konnte die Zersetzung der Zellwand auch mit einer Verquellung beginnen, ohne daß dann schon Hyphen vorhanden waren. Besondere Versteifungen der Zellwand, wie die schraubigen Wandverdickungen bei *Asparagus falcatus* oder die Tüpfelzellen bei *Kolkwitzia amabilis* werden ebenfalls unter dem Einfluß der Pilze aufgelöst. Gleichzeitig mit dem Abbau der äußeren Rindenschichten schmelzen auch Drusen, Rhaphiden und Kristallsand ab. Es ist möglich, daß die offenbar in ihnen eingeschlossene plasmatische Substanz solange „konserviert“ bleibt, bis sie für die Aufgabe des Zellabbaues gebraucht wird. Es könnte sich dabei z. B. um spezifische Enzymreserven (lytische Enzyme?) handeln.

In dem Stadium der Zerklüftung differenzieren sich dann allmählich die Hyphen heraus. Die zunächst schwachen Umgrenzungen werden deutlicher und in den anfangs leer erscheinenden Pilzzellen wird der plasmatische Inhalt sichtbar. Dieser läßt im jugendlichen Zustand oft eine schaumige Konsistenz erkennen oder die Pilzzellen haben in der Mitte noch ein „Loch“. Ob dieses mit Luft oder dünnflüssigem Plasma gefüllt ist, ließ sich nicht eindeutig entscheiden; in Taf. II, 7 b ist eine solche Entwicklung junger Hyphen wiedergegeben. Während die pflanzlichen Zellwände immer mehr schwinden, verdicken sich die Zellwände der Pilze in gleichem Maße. Schließlich lagern sie, zum mindesten die stärkeren unter ihnen, braunen Farbstoff ein. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß sich die braunen Farbstoffe der Pflanzenzellen zu Flecken konzentrieren. Nun sind bei vielen Rinden gerade dies die Stellen, an denen die Pilze entstehen. Ein unmittelbarer Übergang der pflanzlichen Farbstoffe in den Pilz schien dabei nicht ausgeschlossen. (Vgl. auch Taf. I, 3).

Die Epidermis schülfert in der Regel so frühzeitig ab, daß man außer einigen Pilzelementen keine weiteren Strukturen erkennen kann. Lediglich bei jungen Zweigen von *Betula verrucosa*, *Crataegus monogyna* und *Prunus spinosa* gelang es mir, einen Einblick in den Zersetzungs-vorgang zu erhalten: Ebenso wie bei den Peridermschichten ging der Hyphenentwicklung eine Zerklüftung voraus; die Zellwände schienen sich aber sehr viel schneller aufzulösen. Nach der Zerklüftung erfolgte

ein vollständiger Zerfall in kleine Granula, die anscheinend von den sich bildenden Pilzzellen und -fäden aufgenommen wurden (Taf. IV, 12 a). Es entwickelte sich schließlich ein regelloses Geflecht von Hyphen (Taf. IV, 12 b).

Zum Vergleich mit den Rinden der Sträucher und Bäume wurden auch einige Stauden untersucht und es zeigte sich, daß der Abbau hier in ganz ähnlicher Weise verläuft. Auf den beiden Abbildungen eines toten Hüllblattes einer *Calla spec.* sieht man im einen Präparat die Zerklüftungserscheinungen (Taf. III, 10 a), im anderen (aus demselben Blatt) die bereits vollausgebildeten Hyphen (Taf. III, 10 b). Es ergibt sich fast das gleiche Bild wie bei *Syringa vulgaris* (Taf. II, 6), nur daß die Hyphen hier bedeutend dicker sind. Eine weitere Abbildung (Taf. III, 11 a) zeigt einen vorjährigen Stengel von *Galium verum*, bei dem die durch Zerklüftung sich bildenden Löcher vorwiegend dreieckig sind. Bei der weiteren Entwicklung sind dann die teilweise schon braunen Hyphen zu erkennen (Taf. III, 11 b).

I, F. Morphologie der Hyphen

Was den Typ der Hyphen anlangt, so drängt sich dem Beobachter bei längerer Betrachtung solcher Objekte unwillkürlich der Gedanke einer Spezifität auf. Jedenfalls handelt es sich bei jeder Pflanzenart nur um einen Pilz und nicht um ein Pilzgemisch.

Es sind freilich natürlich nur wenige Variationsmöglichkeiten morphologisch erkennbar. Die Verschiedenheiten beziehen sich daher im wesentlichen auf die Art der Ausbreitung der Hyphen, ihren Wuchs, die Größe der einzelnen Pilzzellen sowie die Dicke und Färbung ihrer Zellwände. Zur besseren Veranschaulichung der Tatsache, daß die Pilze der einzelnen Pflanzenarten recht verschieden voneinander aussehen können, seien hier einige Beispiele gegenübergestellt. In dem Präparat von *Cotoneaster lucida* (Tab. I, 1) fällt auf, daß sich die gleichmäßigen dunklen Hyphenketten scharf gegen den Untergrund abheben, ferner daß es sich um einen einheitlichen Typ handelt. Die Hyphen von *Caragana arborescens* (Taf. I, 2) sind demgegenüber viel zarter und heller und haben zum gleichen Zeitpunkt eine große Zahl Fruchtkörper gebildet. Bei *Paeonia lutea* (Taf. I, 3) sehen wir Pigmentflecken an den sonst hyalinen Zellen und eine Ausbreitung des Pilzes von einzelnen Zentren ausgehend. In dem lockeren Gewebe von *Sambucus nigra* (Taf. I, 4) folgen die Hyphen in auffälliger Weise dem Verlauf der Zellwände. Auch bei *Pinus silvestris* (Taf. I, 5) ist die ursprüngliche Zellgliederung in der Anordnung der dunklen Hyphen noch zu erkennen. So entsteht hier ein „Hartig'sches Netz“, wie es von der Mykorrhiza her bekannt ist. Es mag hier noch nebenher erwähnt werden, daß auch die häutigen Schuppenblätter der Pinusnadeln die gleiche Eigentümlichkeit im „Pilzmuster“ zeigen, eine Tatsache, welche die Spezifität der Pilze bekräftigen könnte.

Hinsichtlich der Ausbreitung der Hyphen ließen sich drei Gruppen unterscheiden: 1. Wurden die tangentialen Wände und ihre Mittelschicht zuerst aufgelöst, so ist das mikroskopische Bild klar und deutlich, weil es in einer Ebene liegt. Die Hyphen zeigen einen ziemlich geradlinigen und ungestörten Verlauf vorwiegend in Richtung der Sproßachse. Eine solche Form hat Barnett (1960) als *Hormiscium* abgebildet (vgl. mit Taf. I, 1). 2. Bei bevorzugter Auflösung der radialen Wände sieht man die Hyphen an diesen entstehen und ihnen dann folgen (Taf. I, 4). Später erscheint dann diese Art der Auflösung als maschiges Netzwerk von Pilzfäden, die nicht in einer Ebene liegen und in dem die Hyphen entsprechend dem Verlauf der Zellwände ihre Richtung ändern (Tafel I, 5). Bei einer 3. Gruppe scheint der Pilz in dem erstarrten Plasma des Zellinnern entstehen zu können. Dies war bei *Populus canadensis* und *Acer platanoides* der Fall. Besonders merkwürdig verhielt sich *Lindera Benzoin*: Etwa in der Mitte der Zellen bildete sich eine kreisrunde Abzeichnung dort, wo dann die sehr kleinen Pilzzellen entstanden und schließlich herausfielen, ein „Loch“ im Cytoplasma hinterlassend (Taf. IV, 14). Durch die Begrenzung des Raumes haben die Hyphen dieser 3. Gruppe natürlich keine langgestreckten, sondern kleine und oft geknäulte Formen. Bei *Populus canadensis* vollzog sich ihre eigentliche Entwicklung erst außerhalb der Zellen und die Mycelien lagen als Fetzen verflochtener Hyphen der Rinde auf.

Die Wuchsform der Pilze wird außerdem noch durch die Verbindung und die Ausmaße der einzelnen Pilzzellen gekennzeichnet. So entstehen Hyphen verschiedener Länge oder mehr nestartige Gruppen, wobei die Größe der Pilzzellen je nach Pflanzenart variiert und mit der Größe der pflanzlichen Zellen eine gewisse Übereinstimmung erkennen läßt.

Die Dicke der Zellwand war besonders bei den Formen aus afrikanischen Rinden auffällig und dürfte daher wohl ein Zeichen langsamen Wachstums sein. In Objektträgerkultur veränderte der von einer *Commiphora spec.* entnommene Pilz seinen Charakter über längere Zeit nicht, sondern blieb kurzgliedrig, schwarzbraun und trügwüchsig.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Ausbildung des Pilzes bei einer Pflanzenart immer dieselbe ist, abgesehen von den Schwankungen, die sich in der Hauptsache auf die Menge der entwickelten Pilze beziehen. Diese Schwankungen hängen anscheinend mit der Wüchsigkeit, dem Grad der Ausreifung und damit auch mit dem Standort der Pflanze zusammen, in der sich der Pilz ausbildet.

I. G. Konidienstände und Fruchtkörper auf der Pflanze und in der Kultur

Auf jüngeren Zweigen findet man manchmal Konidienträger von *Cladosporium* ohne die sehr leicht abfallenden Konidien, die als Verbreitungsmittel angesehen werden könnten, doch sah ich sie im natürlichen

Milieu weder keimen, noch in die Epidermiszellen eindringen. Das Gleiche gilt auch für die seltenen Alternarien. Sie entstanden nicht immer an Konidienträgern, sondern wie auch die Hyphen im Gewebe. Bei *Betula verrucosa* sah ich häufig noch das pflanzliche Cytoplasma, in das die Konidie eingebettet war, als umhüllenden Saum.

Bei manchen Pflanzen kann man eine starke Neigung der Pilze zu einer frühen Entwicklung von Fruchtkörpern beobachten. Hierher gehören *Caragana arborescens*, *Colutea arborescens*, *Prunus spinosa* und Vertreter der Gattung *Ribes* (*rubrum*, *grossularia*, *aurum*). Die anfangs gebildeten Fruchtkörper haben nur kleine 1—2-zellige Sporen; später und in der Regel erst auf abgestorbenen Zweigen entwickeln sich dann Asci mit 8 mehrzelligen Ascosporen vom Typ eines *Camarosporium*s, ähnlich den *Alternaria*-Konidien, nur von oval gerundeter Form.

Die Kultur machte bisher einige Schwierigkeiten. Ich kultivierte auf unbedeckten Objektträgern, um das Austreiben der Hyphen verfolgen zu können. Im Gegensatz zu anderen Pilzen wachsen Samen- und Borkenpilze auf den üblichen Nährböden nicht oder nur schlecht. Während es bei den Samenpilzen von Getreidearten ziemlich leicht gelingt, die Hyphen auf einem Objektträger durch Zusatz von Glukose zum Auswachsen zu bringen und nach eventuellem Übertragen in einen neuen Kulturtopf innerhalb weniger Tage Konidienbildung zu erzeugen, konnte ich dies bei den Pilzen der Rinden sehr viel schwerer erreichen. Es schienen dabei ein geringer Zusatz von Kartoffelstärke bzw. solcher von *Aesculus Hippocastanum*, von Dörrzwetsche oder Leinsamenschrot von guter Wirkung zu sein. (Man legt diese in kleinster Menge an den Rand des Kulturtopfes, um das Objekt gut beobachten zu können.)

Schon beim Studium der Samenpilze hatte ich die Erfahrung gemacht, daß bei allen Kulturversuchen sich *Cladosporium*- oder *Alternaria*-formen entwickelten. Nur unter besonderen Bedingungen gingen Alternariakulturen nach einiger Zeit in *Epicoccum* über. Auch bei den Rindenpilzen erzielte ich die gleichen Konidienformen; eine Überführung in *Epicoccum* mit den gleichen Mitteln wie bei den Samenpilzen war jedoch nicht möglich. Es sei noch erwähnt, daß ich bisher nur bei *Buddleia variabilis* *Epicoccum* als Konidienform fand und zwar sowohl bei Material vom Lago Maggiore, als auch von Würzburg; Taf. IV, 13 zeigt die sich entwickelnden Konidienstände.

Besondere Beachtung würden solche Rindenpilze verdienen, die eine für die Pflanzenart charakteristische Sporenform erzeugen. Leider ist darüber noch nichts bekannt, weil man den Pilzbewuchs nicht unter diesem Gesichtspunkt betrachtete. Immerhin gibt es dafür ein Beispiel, nämlich den Pilz der sich borkeartig verhaltenden Korkhaut der Sproßknollen der Kartoffel, *Spondylocladium fuscum*. Von 35 einheimischen und amerikanischen Sorten legte ich Knollenstücke mit der Außenseite nach oben in feuchte Kammern aus und erhielt nach 3—4 Wochen

auf der Mehrzahl der Proben die genannte Konidienform. Auf den restlichen Stücken waren zumindest die feinen sterilen Hyphen zu sehen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß man die Rindenpilze den fungi imperfecti zuordnen muß, und zwar in der Hauptsache der Gruppe, die man früher unter den Begriff Pleospora oder Schwärzepilze zusammenfaßte. Es wäre meines Erachtens jedoch richtiger, die Rindenpilze nur in Bezug auf ihre Konidien als einheitliche Formen anzusehen, sie hingegen physiologisch als durchaus verschieden zu betrachten.

Teil II.

A. Beobachtungen über das Vorkommen und die Entstehung von Algen in der Rinde

Neben den verschiedenen pilzlichen Elementen treffen wir in der Rinde auch Algen an. Sie werden, wie die Pilze, als zufällige Bewohner der Rinde angesehen und sollen ihre Verbreitung ebenfalls dem Wind verdanken. Eine genauere Beobachtung ihres Vorkommens und ihrer Entstehung läßt jedoch eine andere Deutung zu.

Bei der Durchsicht einer großen Zahl von Präparaten gewinnt man den Eindruck, daß auch hier gewisse Gesetzmäßigkeiten bestehen, die einestils mit der Pflanze zusammenhängen, andernteils mit dem Standort. Morphologisch sind allerdings bei der jüngeren Rinde keine derartigen Unterschiede zu verzeichnen. Es handelte sich bei den von mir untersuchten Rinden einheimischer Pflanzen stets um einzellige Algen. Auf eine Ausnahme bei dem afrikanischen Material und das abweichende Verhalten älterer Rinden soll später eingegangen werden.

In der Regel erschienen die Algen zeitlich nach den Pilzen oder in einigen Fällen höchstens gleichzeitig (*Populus*, *Acer*) (Taf. VI, 21 a und b). Eine stärkere Entwicklung war erst in der 3. Vegetationsperiode zu beobachten, was wahrscheinlich mit dem dann einsetzenden Abbau der Peridermschichten zusammenhängt. Eine Ausnahme stellte eine Pflanze von *Viburnum Opulus* dar, die unter besonders günstigen Bedingungen auf einer Waddlichtung wuchs und bereits in der abschülfernden Epidermis Algen aufwies. Wegen der Einschichtigkeit der Epidermis erwies sich dieses Objekt als besonders günstig.

Daß der Standort die Ausbildung von Algen wesentlich beeinflusst, zeigte die Untersuchung verschiedener Exemplare von *Cytisus Laburnum*. Pflanzen, die im Wald wuchsen, hatten einen starken Algenbewuchs im Gegensatz zu Sträuchern am Waldrand oder auf freiem Feld. Es ist anzunehmen, daß Unterschiede in der Belichtung und/oder in der Feuchtigkeit dabei eine Rolle spielten. Dafür spricht auch folgender Versuch: Schon abgestorbene Zweigstücke von *Lonicera xylosteum* wurden in der feuchten Kammer ausgelegt. Die zuvor gleichmäßig mit Algen bedeckte Oberfläche änderte sich nach einigen Tagen derart, daß die Algen auf der Unterseite verschwanden und sich stattdessen Pilzfrucht-

körper ausbildeten, während die Oberseite unverändert blieb. Auch hier könnten sowohl Licht als auch Feuchtigkeit die ausschlaggebenden Faktoren gewesen sein. Auf den bestimmenden Einfluß der Feuchtigkeitsverhältnisse deutet ein anderer kleiner Versuch: Ein Zweigstück von *Ribes grossularia* mit vielen Pilzfruchtkörpern wurde ziemlich trocken gehalten. Lediglich an der Basis der Fruchtkörper hatten sich nach einiger Zeit Algen entwickelt.

Die Pilze in einer sich zersetzenden Rinde sind im allgemeinen mit einer gewissen Regelmäßigkeit über das ganze Oberflächengewebe verteilt. Dies verdeutlicht eine Abbildung der Rinde von *Betula verrucosa*, in der die einzelnen Pilzzellkomplexe als dunkle Flecken hervortreten (Taf. V, 15). Die Algen entwickelten sich hingegen bevorzugt fleckenweise; dabei sind besonders die Dilatationsrisse die Hauptstellen ihrer Bildung. Der Grund ist meines Erachtens darin zu suchen, daß durch das zunehmende Wachstum auch ein gesteigerter Zellabbau an bestimmten Punkten notwendig wird. Vermutlich kommen die Dilatationsrisse nicht durch ein rein mechanisches Zerreißen der Zellen zustande, sondern sind durch einen bevorzugten Abbau bestimmter Zellen vorgegeben. Logischerweise gehen diese Zellen in ihrem Abbau den anderen zeitlich voraus, und die Algen bilden sich daher hier zu einem früheren Zeitpunkt. (Bei dem oben erwähnten Exemplar von *Viburnum Opulus* schien die Algenentwicklung im Bereich der Knoten jeweils erhöht zu sein.)

Sehr auffällig ist auch das abgegrenzte Vorkommen von Algen bei *Betula* an den als Lenticellen aufgefaßten Zellgruppen. Dies wäre vielleicht damit zu erklären, daß diese Zellen eine andere stoffliche Zusammensetzung besitzen, die sich in einer abweichenden Form des Abbaues ausdrückt.

Die Algen können auf zwei verschiedene Weisen entstehen: Im ersten Fall bilden sich in den Pflanzenzellen sehr zarte farblose Bläschen ohne erkennbare Verbindung mit dem Pilz (Taf. V, 18, und VI, 21). Diese bekommen mit der Zeit schärfere Konturen und ergrünen. Taf. V, 18 zeigt ein Präparat von Birkenrinde; in jeder Zelle liegen mehrere zum Teil noch nicht ergrünte Algenzellen. Bei den Rindenschnitten von *Populus canadensis* dagegen (Taf. VI, 21) findet man in der Regel nur eine Algenanlage in jeder Zelle, wie auch in denjenigen Zellen, in denen sich Pilze entwickeln, jeweils nur eine Pilzzelle entsteht. Diese ist anfangs ähnlich wie die Algenanlagen farblos, jedoch nicht rund, sondern oval. Mit der ersten Teilung färbt sie sich dann dunkel (Fig. 21 a unten). In Tafel VI, 21 b haben sich 2 Algen bereits vergrößert.

Sehr viel häufiger ist der zweite Fall. Die Algen gehen hier sekundär aus kugelig angeordneten Pilzzellen hervor, die ich im folgenden als „Trauben“ bezeichnen möchte. Die runden Teilzellen sind anfangs oft braun, später farblos und hyalin (Taf. VI, 22). Bei *Betula verrucosa* durchlaufen diese Zellen noch ein Stadium, bei dem ihr Cytoplasma eckig und erstarrt erscheint, bevor sie sich aufblähen und ergrünen. In

Taf. V, 17 sind derartige Zellen mit ihrem zum Teil lichtbrechenden Inhalt einigermäßen zu erkennen.

Eine andere seltenere Möglichkeit ist die, daß solche Stadien, die dann mosaikartig erscheinen, sich unmittelbar in der Zelle bilden. Bei einer weiteren Entstehungsform endlich findet man in den Hohlräumen der tieferen Rindenschichten, die sich durch die Dilatation ergeben, ziemlich große farblose Blasen. Wie in Taf. VI, 23 zu sehen ist, liegen sie in Gruppen zusammen. Gelegentlich hängen sie auch noch kettenartig aneinander, so daß ihre pilzliche Herkunft offenbar wird (Taf. VI, 24). Sie können entweder in „Trauben“ übergehen, die sich dann zu Algen weiterentwickeln, oder einzelne kleine grüne Algen bilden, während der Rest sich auflöst. Geht die ganze Blase zu Grunde, so läßt sie kleine Kriställchen erkennen. Die kleineren Blasen können unmittelbar zu Algen werden. Das Ergrünen vollzieht sich dabei nicht gleichmäßig, sondern von verschiedenen Punkten ausgehend. Die farblosen Blasen sind demnach als erste Algenanlagen aufzufassen. Um die Blasen zu finden, muß man einen Tangentialschnitt mit der Innenseite zum Beschauer auf den Objektträger legen. Geeignet waren unter den von mir untersuchten Pflanzen: *Spiraea Thunbergiana*, *Spiraea hypericifolia*, *Ribes sanguineum*. Auch bei der Epidermis von *Viburnum Opulus* läßt sich diese Art der Algenentwicklung verfolgen.

Eine besonders seltene Art der Ausbildung einer Algenvorstufe, für die möglicherweise erhöhte Trockenheit Voraussetzung ist, beobachtete ich noch bei *Betula verrucosa*. Größere Pilzzellen bekamen eine facetierte Oberfläche, so daß sie wie Gitterkugeln aussahen (Taf. V, 16 und 17). Die Struktur ihrer Oberfläche zeigte eine gewisse Ähnlichkeit mit derjenigen von *Epicoccum*konidien. In den helleren Feldern konnte man bei einigen die grüne Färbung des Zellinhaltes wahrnehmen. Auch in der Rinde von *Pinus silvestris* fand ich einmal eine derartige Ausbildung von „Pilzkugeln“ (Taf. V, 20). Kleinere Pilzzellen mit einer solchen Skulpturierung kamen bei *Pinus montana* neben solchen mit glatter Oberfläche vor (Taf. V, 19). Wahrscheinlich bilden sich auch diese abweichenden Pilzzellen später zu Algen um und wären demnach lediglich der Ausdruck besonderer Bedingungen. (Bei der schon mehrfach erwähnten gutwachsenden Pflanze von *Viburnum Opulus* beobachtete ich hier und da einige Pilzzellen mit feinstacheliger Oberfläche.)

Bei den afrikanischen Rinden war die Anzahl der „Pilztrauben“ sehr viel größer als bei den bei uns beheimateten Pflanzen. Sie waren hier meist gelblich oder rötlich und dann kaum als solche zu erkennen, oder sie waren nicht in runde Bläschen gegliedert, sondern zeigten eine eckig-zellige Unterteilung (Taf. VII, 25). Der Inhalt machte in manchen Fällen einen geradezu erstarrten, kristallinen Eindruck. Der Übergang zu grünen Algen konnte nur bei einer Probe gut beobachtet werden, bei der die „Trauben“ in tieferen Schichten der Rinde entstanden waren. Einzelalgen kamen bei diesem Material sehr selten vor. Auf die

Veränderungen, die solche „Trauben“ später in der alten Borke durchmachen können, soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

II, B. Fadenalgen in Rinden

Fädige Algenformen kamen bis auf eine Ausnahme nur bei Rinden alter Stämme vor, so daß wir offenbar als erste Stufe bei den jüngsten Zweigen Pilze finden, später einzellige Algen und zuletzt Fadenalgen, sofern solche überhaupt auftreten. Es hängt dies einestels von der Art der Pflanze ab, andererseits wahrscheinlich auch von dem Nährstoffangebot bzw. Ernährungszustand. So schien mir bei den Bäumen in Parkanlagen eine ursächliche Beziehung zwischen dem Besuch von Hunden und dem Vorkommen von *Prasiola* zu bestehen.

Die von mir in Rinden und hauptsächlich in alten Borken beobachteten Fadenalgen gehörten den Chaetophorales, Trentepohlieae, Chroolepidaceae, den Ulothrichinales, Ulotricheae sowie der Klasse der Cyanophyceen an. Sie waren im wesentlichen vertreten durch die Gattungen *Trentepohlia* (mit *T. jolithus*), *Prasiola*, sowie *Lyngbya* und gliederten sich in verschiedene Gruppen auf: 1. Die einzige Pflanze, bei der sich eine fädige Form nicht in alter, sondern schon in junger Rinde befand, war die afrikanische *Indigofera corymbosa*. Sie wächst an ausgesprochen trockenen Standorten. Die Alge durchzog neben den dünneren Pilzhypphen in gleicher Weise wie diese das Gewebe. Sie war nur an manchen Stellen deutlich grün, aber durch ihre Größe und die zumindest etwas grünliche Färbung von den Hypphen unterscheidbar. Bei Kulturversuchen brachte ich sie bisher nicht zum Wachsen.

Bei den folgenden Gruppen handelte es sich immer um ältere Rinden. Es stellte sich heraus, daß die fädigen Algenformen mit den einzelligen in Beziehung standen. Bei ihrer Entstehung wurden verschiedene Wege beschritten: Entweder bildeten sich die „Trauben“ im Ganzen um (Gruppe 2 b) oder es entwickelten sich zwei ungleiche Formen, die eine rundlich, die andere fädig (Gruppe 2 a und 2 c). Als weitere Möglichkeit schlossen sich die einzelligen Algen im letzten Stadium der Zersetzung aneinander und wurden zur Fadenform (Gruppe 3).

2 a. An den Dilatationsrissen der abblätternden Rinde von *Hydrangea petiolaris* können einige der „Trauben“ ein kompakteres Aussehen annehmen und die Zellwände braun werden. Sie zerfallen dann nicht wie sonst in einzellige Algen, sondern wachsen zur fädigen Form einer *Prasiola* aus, die dann an den Rändern der Risse in Bogen herauswächst. Außerdem sind auch noch rundliche Komplexe vorhanden, die aus mehrfach geteilten einzelligen Algen hervorgegangen sind. Die dickfädige (mehrreihige) Form der Alge schließlich, welche in regellosen Thalli wächst, kommt anscheinend erst, wenn die dunkleren Rindenschichten sich zersetzt haben. Ganz vereinzelt fand ich *Prasiola* auch bei *Tecoma radicans* und *Periploca graeca*, ebenfalls beides Kletterpflanzen. Eine etwas andere Art schien mir diejenige *Prasiola* zu sein, die an

den Stämmen alter Anlagenbäume (*Acer pseudoplatanus*, *Picea excelsa*) in Erdnähe wuchs. Auch hier war eine rundliche neben einer fädigen Form vorhanden, aber keine bandartig oder thallos wachsende. Ob eine Beziehung zu den Algen der Bäume bestand, war nicht zu entscheiden.

2 b. In älterer Rinde von *Lonicera alpigena*, die im Botanischen Garten in Würzburg, also nicht an ihrem natürlichen Standort, wuchs, kam eine aus dicken, runden Zellen aufgebaute Fadenalge vor (Taf. VIII, 31). Wegen des eingelagerten Hämatochroms müßte man sie wohl zu *Trentepohlia Jolithus* rechnen, die gewöhnlich auf Steinen im Gebirge zu finden ist. Die aufgetriebenen Zellen, die zu dieser Alge führten, schienen analog denjenigen in der Rinde von *Deutzia* (vgl. Taf. VI, 24) von dem Pilz gebildet zu werden. Etwas Ähnliches ist noch von einer afrikanischen Borke zu sagen (*Acacia tortilis*); die zarten farblosen Gebilde in ihr setzten sich ebenfalls aus kugeligen Zellen zusammen (Taf. VIII, 32). Bei einem Faden waren sie etwas ergrünt, so daß man in ihnen Algen erkennen konnte.

2 c. Etwas anders waren die Zusammenhänge bei einer Reihe anderer afrikanischer Borken. Hier konnte ein Teil der „Trauben“ seinen Charakter ändern und sich teils zu runden *Gloeocapsa*-ähnlichen Formen weiterentwickeln (Taf. VII, 28), teils zu fädigen *Lyngbya*- oder *Tolypothrix*-artigen umgewandelt werden (Taf. VII, 29 a, b). Kockale und fädige Formen kamen, ebenso wie bei *Prasiola*, stets nebeneinander vor. Die fädigen Cyanophyceen waren schmutzig gelb und manchmal noch mit einigen Pilzzellen besetzt, wie in Taf. VII, 29 b zu sehen ist. In einem anderen Präparat (Fig. 29 a) sind dagegen zwei „Trauben“ angelagert, von denen die untere in Auflösung begriffen ist. Die runde Form war sehr verschieden gefärbt: braun, gelblich, rötlich, grün und blaugrün. Jedenfalls handelte es sich auch um Cyanophyceen. Über die Entwicklung der *Lyngbyen* im einzelnen Aufschluß zu bekommen, ist schwierig, weil sie sich in Ansammlungen von „Trauben“ und Hyphen abspielt.

In der Literatur werden verschiedene Arten von *Lyngbya* auf Rinden in Indien angegeben, eine davon in Mangroven.

3. Die sich in Streifen ablösenden Rindenschichten von *Coffea arabica* und *Pavetta indica* aus dem Warmhaus enthielten einzellige Algen, die im letzten Stadium der Zersetzung noch eine Veränderung durchmachten. In dem Gewebe der sich ablösenden Rindenschichten entwickelten sich nach dem Pilz einzellige Algen. Beim weiteren Abbau schlossen sich diese zu anfangs ungeordneten Konglomeraten zusammen (Taf. VIII, 33 a). In ihrem Innern bildeten sich lichtbrechende Ölkugeln von auffallend gelber Färbung. Schließlich entstand daraus ein Netz von hyphenartig wachsenden Algenfäden (Fig. 33 b). Dem Typ nach handelte es sich um eine *Trentepohlia*. In Analogie dazu sei noch erwähnt, daß man im Laufe der Zersetzung von Blättern die gleiche Erscheinung auch bei anderen Pflanzen beobachten kann. Dies ist z. B. bei

den Bromeliaceen der Fall. Hier sind die älteren Saugschuppen ganz von Algen durchsetzt. Das Cytoplasma ist anfangs noch als zartes „Häutchen“ zu erkennen. Der zugehörige feine Pilz tritt zu diesem Zeitpunkt kaum hervor. Bei sehr alten und bereits braunen Blättern kann sich dann ebenfalls die oben beschriebene Umbildung zu *Trentepohlia* vollziehen.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Aufstellung einer sich daraus ergebenden Arbeitshypothese

Aus der Literatur ist die Tatsache bekannt, daß die Ablösungsweise der Rindenschichten, die durch die Verkorkung ausgeschaltet worden sind, für jede Pflanze festgelegt ist. Von den Pilzen, die in diesen Schichten vorkommen, wurden bisher hauptsächlich Krankheitserreger beschrieben, während der normalen Zersetzung wenig Beachtung geschenkt wurde.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen haben indessen ergeben, daß sich in den äußeren Rindenschichten immer Pilze befinden, und daß diesen die Aufgabe des normalen Abbaues zufällt. Ihr Angriff beginnt an bestimmten Punkten, nämlich an den Tangentialwänden, den Radialwänden oder im Zellinnern. Er ist also, wie die Ablösungsweise der Rindenschichten, artspezifisch. Nach dem Aussehen der Hyphen können eine Reihe von verschiedenen Pilztypen unterschieden werden, die sich nach der Art der Pflanze richten, auf der sie wachsen. Die Pilze sind jedes Jahr in der gleichen Form vorhanden. Es handelt sich außerdem nicht um ein Gemisch verschiedener Pilze nebeneinander, sondern um jeweils ein und dieselbe Art. Der Pilztyp scheint demnach für jede Pflanze spezifisch zu sein. Auf jüngerer Rinde können sich manchmal Konidien entwickeln. Es handelt sich in der Hauptsache um *Cladosporium*, hie und da *Alternaria* (z. B. *Hydrangea arborescens*), *Helminthosporium* oder ähnliche Formen. Auch die in der Kultur erzielten Konidienstände waren die gleichen und morphologisch nicht unterscheidbar.

Die Abbaupilze entstehen nicht aus Sporen, sondern durch Ausdifferenzieren von Hyphen aus dem erstarrten pflanzlichen Zellinhalt. Diesem Vorgang geht eine verschiedenartige Zerklüftung voraus, die für die Pflanzenart spezifisch ist. Epidermis, Haare, Periderm und Borke werden gleichermaßen durch Pilze abgebaut. Die Rindenpilze sind Flechtenpilze.

Die Algen entstehen in der Regel in der 3. Vegetationsperiode, was mit dem beginnenden Abbau der Peridermschichten in Beziehung stehen könnte. Wenn vorzugsweise Algen gebildet werden, hängt dies mit dem Alter der Rinde, der Art der Pflanze sowie äußeren Bedingungen zusammen. Die Hyphen gehen im allgemeinen den Algen zeitlich voraus,

doch können auch Algen ohne sichtbare Beziehung zum Pilz im pflanzlichen Gewebe entstehen. Sie entwickeln sich entweder als Einzelalgen oder auf dem Wege über besondere Pilzkomplexe, hier „Trauben“ genannt. Diese wiederum können sowohl als Gruppen kleiner runder Zellen an Hyphen oder Konidienträgern (Alternarien) gebildet werden oder aus Blasen pilzlichen Ursprungs hervorgehen, die sich erst nachträglich aufgliedern.

Es soll nun eine Möglichkeit aufgezeigt werden, wie diese Ergebnisse in ein System gebracht werden könnten, ohne den Anspruch auf Zustimmung zu erheben, sondern vielmehr um eine Diskussion anzuregen und als Arbeitshypothese für weitere Untersuchungen auf dem bisher fast völlig unbekanntem Gebiet, des „autonomen biologischen Zellabbaues“. Kurz zusammengefaßt ergäben sich folgende Grundlagen für eine Arbeitshypothese:

1. Da die Ablösungsweise der ausgeschalteten Rindenschichten für die einzelnen Pflanzen artspezifisch ist und nach den Untersuchungen sich bestimmte Veränderungen auch noch im bereits „toten“ Plasma vollziehen, deren Endergebnis die Ausdifferenzierung von Pilzhyphen ist, muß man an die Möglichkeit einer geregelten Selbstauflösung der Pflanzen denken. Die auftretenden Pilze wären dann als „Organe der Pflanze“ aufzufassen, denen die Aufgabe des Zellabbaues zufällt.

2. Die als „Mykorrhiza“ bezeichneten Erscheinungen an den Wurzeln könnten ebenso auf einem Zellabbau beruhen, wie er sich an den oberirdischen Teilen der Pflanze vollzieht.

3. Die Algen der Rinden leben nicht in Flechtensymbiose mit den vorhandenen Pilzen, sondern entwickeln sich aus diesen auf verschiedene Weise. Sie könnten formal als „Assimilationsorgane der Pilze“ aufgefaßt werden. Damit würde die Ansicht Elfving's (1902, 1913), daß die Gonidien der höheren Flechten aus den Hyphen hervorgehen, ihre Bestätigung finden.

4. Bei der Frage, welchen Sinn und Zweck der Abbau und das Abstoßen von Rindengewebe haben könnte, müßte man an das weitere Schicksal der Algen und Pilzzellen denken, das sich vermutlich im Boden abspielt. Es käme daher eine Beziehung zu den Wurzeln in Betracht und zu deren Aufgabe, Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen. Zieht man eine Parallele zu der Nahrungsaufnahme bei Tieren, so läge im Grunde genommen hier die gleiche Erscheinung vor: Auf dem ganzen Nahrungsweg im Körper werden Körperzellen aufgelöst und es entstehen Mikroorganismen, die als Mund- oder Darmflora, als mehr oder weniger zurückgebildete Symbionten und dergleichen bekannt sind. Es wäre möglich, daß es sich dabei um die Bildung und Abgabe kleinster art-eigener Partikel handelt, die als Enzymträger es überhaupt erst ermöglichen, die aufgenommene Nahrung zu assimilieren. Selbst das Vorkom-

men von Pilzen in den Samen fände eine Analogie in den vom Muttertier bereits auf das Ei übertragenen Symbionten.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1961—1965 im Botanischen Institut der Universität Würzburg durchgeführt. Herrn Prof. Dr. W. Simonis danke ich von ganzem Herzen für seine Großzügigkeit, mir trotz der Problematik des behandelten Themas einen Arbeitsplatz überlassen zu haben. Herrn Dr. H. Leippert möchte ich an dieser Stelle herzlichst dafür danken, daß er mir in so entgegenkommender Weise sein afrikanisches Pflanzenmaterial zur Verfügung gestellt hat.

Legenden zu den Abbildungen

Tafel I: Verschiedenheit der Pilzformen.

- Fig. 1. *Contoneaster lucida*: Dunkle Hyphenketten mit geradlinigem Verlauf.
2. *Caragana arborescens*: Frühzeitige Fruchtkörperbildung.
3. *Paeonia lutea*: Hyaline Zellen und Pigmentbelag, fleckige Ausbreitung der Hyphen.
4. *Sambucus nigra*: Hyphen folgen der Zellwand.
5. *Pinus silvestris*: „Hartig'sches Netz“.

Tafel II: Zerklüftungserscheinungen und beginnende Hyphenbildung.

- Fig. 6. *Syringa spec.*: Zerklüftung mit Hohlräumen u. begrenzenden Hyphen.
7. *Clematis montana*: a) Zerfall des Plasmas in Brocken. b) Löcher in jungen Pilzzellen.
8. *Pinus silvestris*: Kristallartiger Zerfall.
9. *Paeonia lutea*: Zerfall des Plasmas in Brocken.

Tafel III. Zerklüftungserscheinungen und Hyphenbildung bei Stauden.

- Fig. 10. *Calla spec.*: a) Zerklüftung, b) Hyphenbildung.
11. *Galium verum*: a) Zerklüftung, b) Hyphenbildung.

Tafel IV: Auflösung der Epidermis und Sonderfälle.

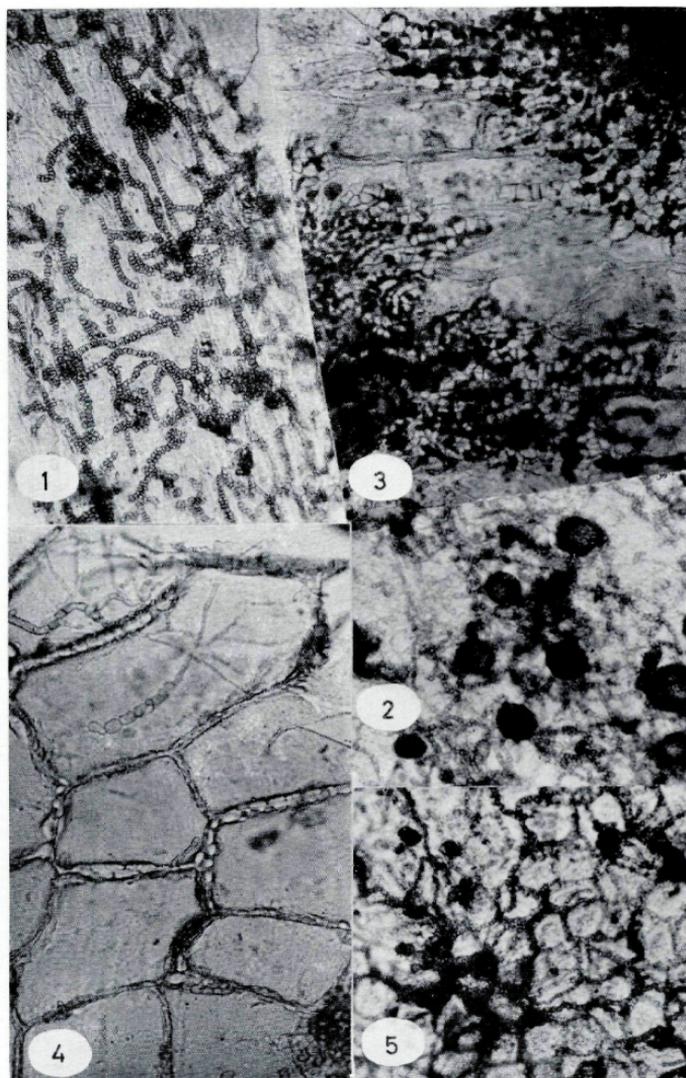
- Fig. 12. *Prunus spinosa*: a) Zerklüftung und Zerfall in Granula, im Untergrund eine voll ausgebildete Hyphe; b) vollständiges Hyphennetz.
13. *Buddleja variabilis*: Entwicklung von *Epicoccum*.
14. *Lindernia Benzoin*: Löcher, die durch Herausfallen der Pilzzellen entstanden sind

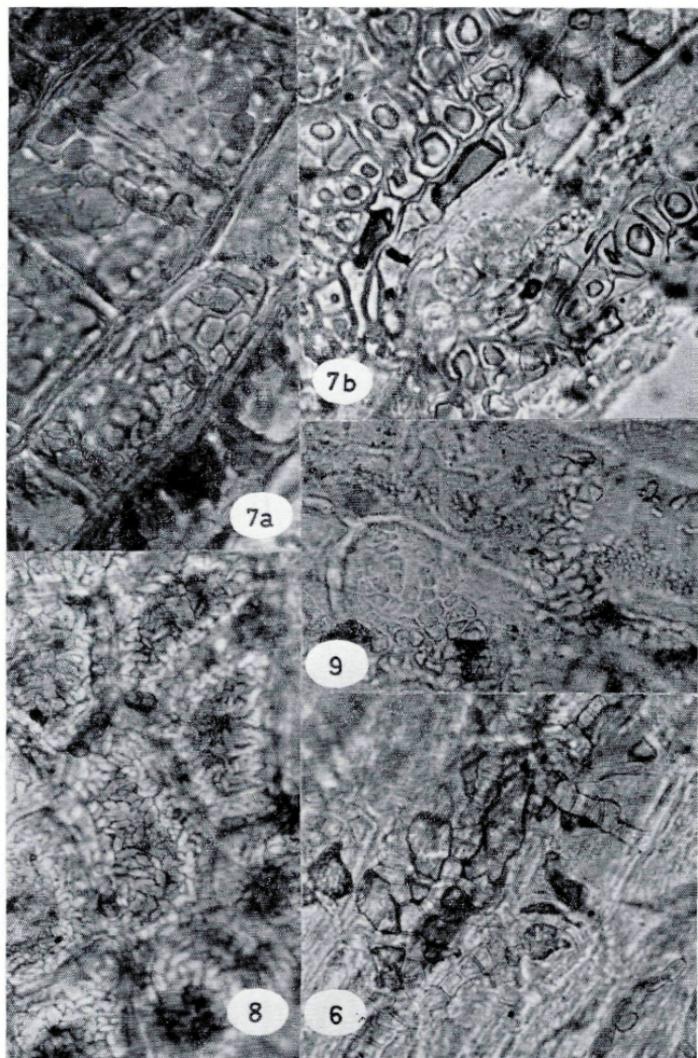
Tafel V: Algenbildung in der Rinde von *Betula*.

- Fig. 15. Verteilungsmuster der Pilzhypen.
16. „Pilzkugeln“.
17. Auswachsen der „Pilzkugeln“ zu „Trauben“ und Algen.
18. Algenbildung im Gewebe.
19. *Pinus montana* (häutige Blattschuppen): Pilzzellen mit und ohne Oberflächenskulptur.
20. *Pinus silvestris* (Rinde): „Pilzkugeln“.

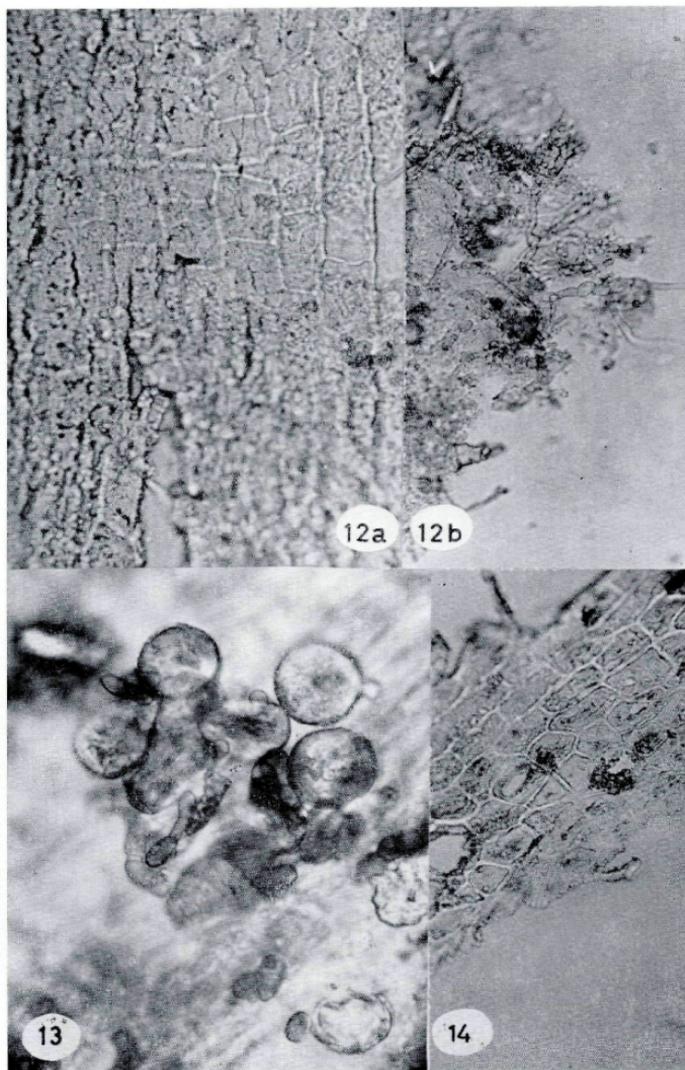
Tafel VI: Entwicklung von Algen.

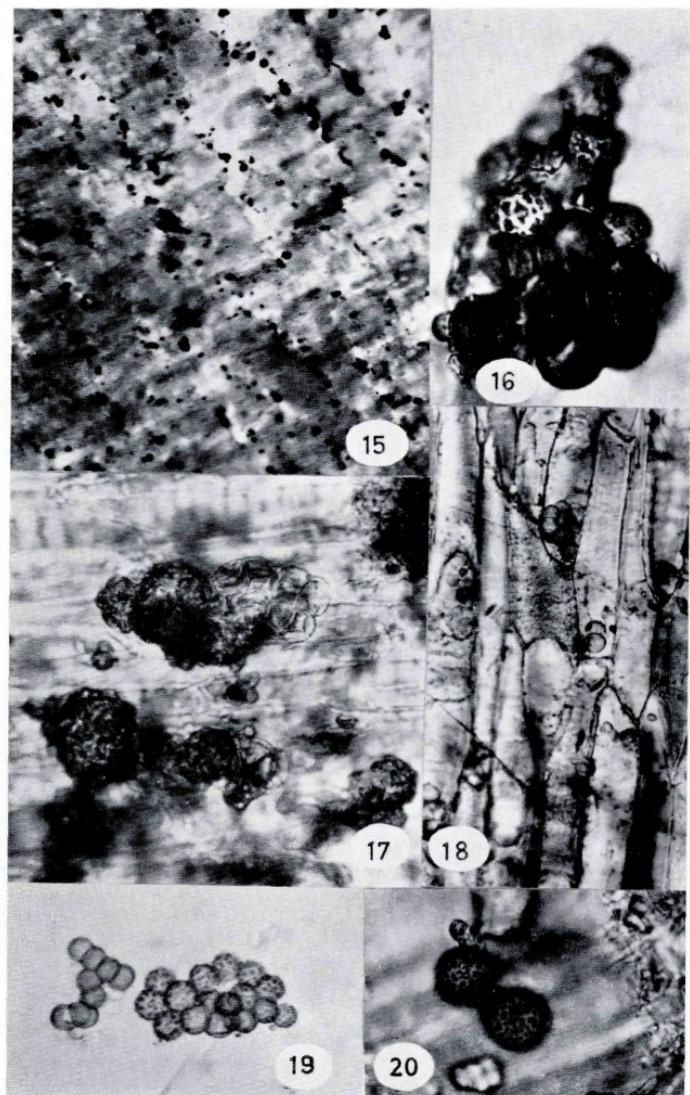
- Fig. 21. *Populus canadensis*: a) Rinde mit Algenvorstufen. b) Zwei Algenzellen in fortgeschrittenem Stadium.
22. *Prunus spinosa*: Einige „Trauben“.

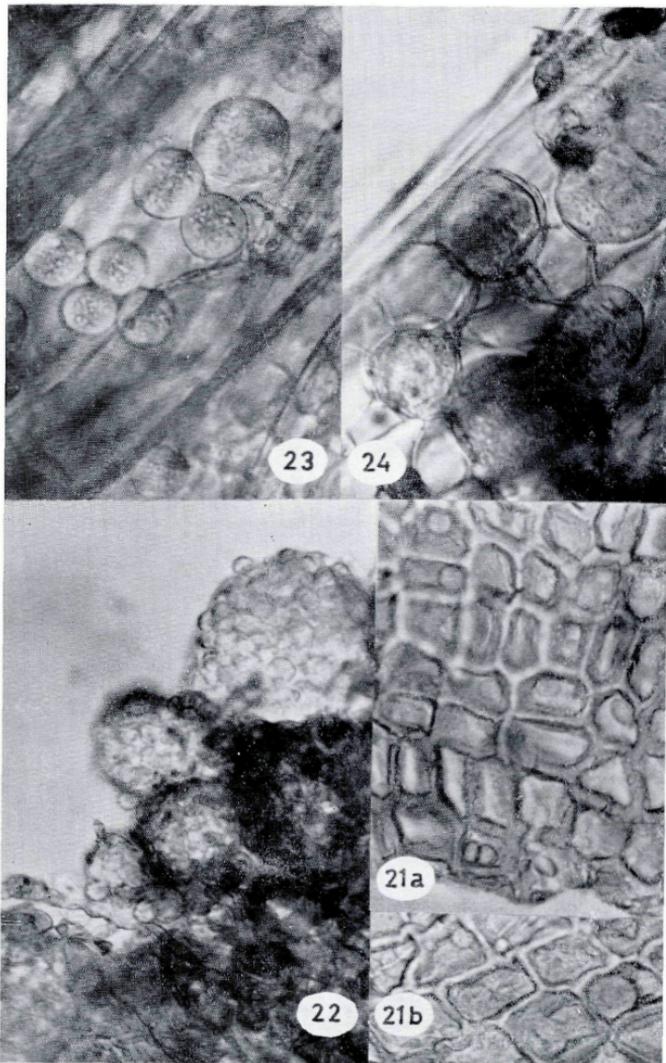


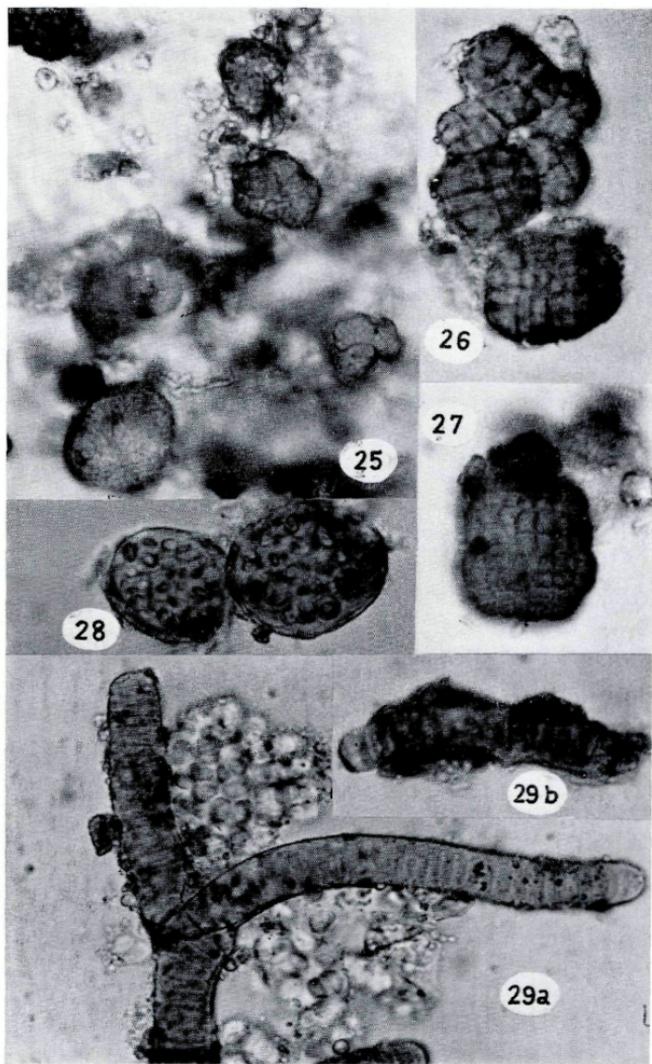


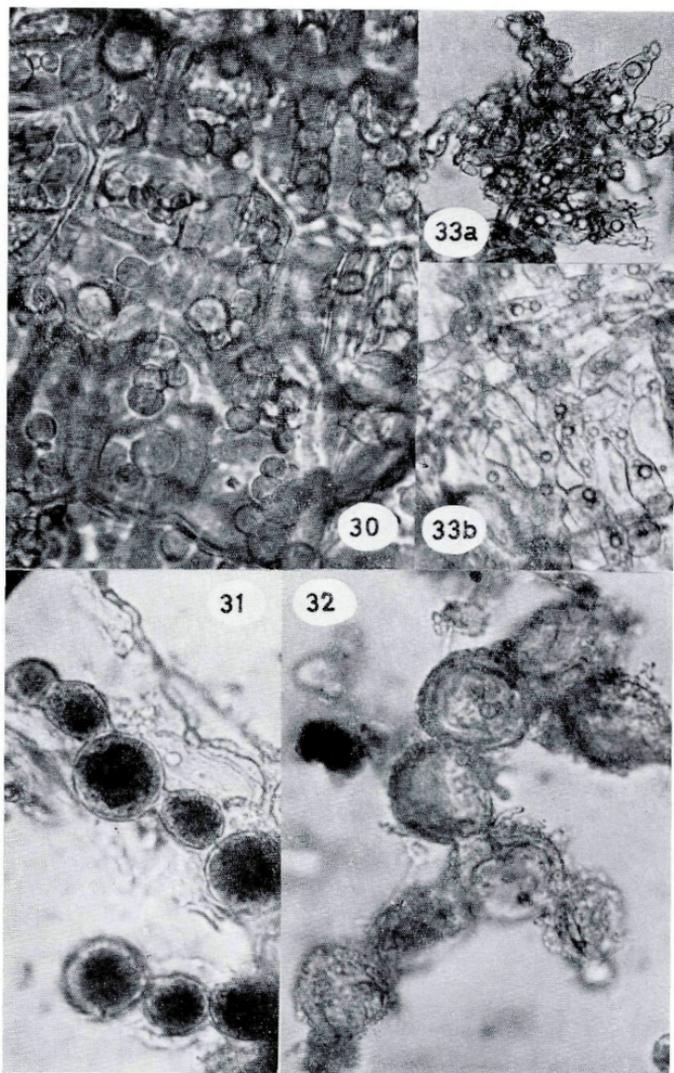












23. *Spiraea Thunbergiana*: Algenanlagen.
24. *Deutzia gracilis*: Zusammenhängende Algenanlagen.

Tafel VII: Entwicklung von *Lynxbya*- und *Tolypothrix*-Formen bei verschiedenen afrikanischen Rinden.

Fig. 25. Kompakt ausgebildete „Trauben“.

26. Weiterentwicklung der „Trauben“.
27. Älteres Stadium.
28. Runde Form der endophytischen *Lynxbya* oder *Tolypothrix*.
29. Differenzierte Fadenform der *Tolypothrix*: a) Mit teilweise desorganisierten „Trauben“, b) mit anliegenden Pilzzellen.

Tafel VIII: Verschiedene Algenformen in älteren Rinden.

Fig. 30. *Evonymus europaeus*: Einzellige Algenformen.

31. *Lonicera alpigena*: Trentepohlia Jolithus.
32. *Acacia tortilis* (afrikanisch): Ähnliche Algenform.
33. Beispiel einer Ausbildung von Fadenalgen durch Zusammenschluß einzelliger Formen unter Bildung gelber, ölartiger Tropfen (a); voll ausgebildete Fadenform (b).

L i t e r a t u r.

- Barnett, H. L. Illustrated genera of imperfect fungi. Burgess Publ. Co., Minneapolis 1960.
Elfving, F. Über die Flechtengonidien. Compt. Rend. Congrès Nat. et Med. du Nord., Helsingfors 1902.
— Untersuchungen über die Flechtengonidien. Act. Soc. Sci. Fenn. 44, Nr. 2, 1913.
Esau, K. Anatomy of seed plants, p. 142—155. J. Wiley & Sons, N. Y. 1961.
Möller, J. Anatomie der Baumrinden, p. 409—411. J. Springer, Berlin, 1882.
Schwartz-Kraepelin, H. Über das Vorkommen eines Pilzhäutchens bei Samen. Zschr. Naturforsch. 2 b, 450—451, 1947.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1967/1968

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Schwartz-Kraepelin Hanna

Artikel/Article: [Vorkommen und Entwicklung von Pilzen und Algen in der Rinde. 77-95](#)