Rhythmen bei Pilzen
Zur Deutung Hexenring-artiger Strukturen*

G. LYSEK

Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der FU Berlin; Altensteinstr. 6, D-1000 Berlin 33

In veränderter Fassung eingegangen
am 9.6.1984

Lysek, G. (1984) – Fungal Rhythms-On Fairy Rings and Related Structures. Z. Mykol. 50 (2): 241–252.

K e y W o r d s : banding, zonations, growth and fructification rhythm, fairy rings.

A b s t r a c t : Rhythmic growth, a common growth pattern in fungi is distinguished from the rhythmic activities of other organisms than fungi. Its mechanism as well as its function in the initiation of reproduction are described. The concentric rings of reproductive structures including the fairy rings are understood on the basis of this growth pattern. This allows an interpretation of the impact on spore production and dispersal in fungi.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Der bei Pilzen häufig auftretende rhythmische Wuchs wird zunächst in seinem Verhältnis zu den Rhythmen anderer – nichtpilzlicher – Organismen diskutiert und dann in seinem Mechanismus erläutert. Die Rolle dieser Wuchsform bei der Einleitung der Reproduktion wird beschrieben und daraus die Anordnung der gebildeten Fruktifikationsorgane in konzentrischen Ringen abgeleitet. Die aufgezeigten Zusammenhänge erlauben eine ökologische Deutung dieser Phänomene einschließlich der bekannten Hexenringe.

V e r b r e i t u n g b i o l o g i s c h e r R h y t h m e n

Die höheren Organismen einschließlich des Menschen benutzen rhythmisches Verhalten oder die „biologische Uhr", um ihre Aktivitäten mit den wechselnden Faktoren ihrer Umwelt zu korrelieren. Dies gilt einmal für die wechselnden abiotischen Einflüsse wie Temperatur (Tag-Nacht oder Sommer-Winter) oder Lichtverhältnisse (Helligkeiten bzw. Tageslängen). Über diese Faktoren erlaubt die „biologische Uhr" eine Synchronisation zwischen verschiedenen Organismen, etwa zwischen den Bestäubern und den von ihnen besuchten Blumen, zwischen Beutetieren und Beute oder zwischen den verschiedenen Geschlechtern einer Art.

Bei Pilzen – speziell Basidiomyceten – scheint eine solche „biologische Uhr" nicht zu existieren. Dies erscheint sinnvoll, denn auf der einen Seite leben die Pilze als Mycel meist in Substraten, in denen tägliche Temperatur- oder Helligkeitswechsel nicht oder nur verzögert bzw. stark gedämpft auftreten. Auf der anderen Seite benötigen nur wenige Pilze zur Reproduktion selbst einen Geschlechtspartner oder kernübertragenden Vector. Entweder wird das Schwergewicht teilweise oder ganz auf die vegetative Vermehrung, etwa

* Herrn Prof. Dr. H. von Witsch zum 75. Geburtstag gewidmet. – Teile dieses Artikels wurden auf dem Symposium „Physiology and Ecology of the fungal mycelium" der BMS in Bath/UK vorgetragen (vgl. L y s e k 1984).

durch Konidien, gelegt; oder das Mycel ist bereits paarkernig. Hierzu ist dann sichergestellt – etwa durch entsprechendes Keimungsverhalten (F r i e s 1979) – daß die Kernübertragung als Voraussetzung zur späteren Fruktifizierung schon in den ersten Stadien der Ontogenie, d. h. bei oder nach der Keimung, stattfindet.

R h y t h m i s c h e s V e r h a l t e n b e i P i l z e n

Trotzdem gibt es jedoch bei Pilzen rhythmisches Verhalten. Es spielt sogar eine erhebliche Rolle bei der Fortpflanzung oder Vermehrung. Die Mechanismen, derer sich die Pilze dabei bedienen, die Erscheinungsformen, der Ablauf der einzelnen Vorgänge und ihr Nutzen sollen im folgenden geschildert werden.

Die am meisten verbreitete und wohl bekannteste Form dieser Rhythmen bei Pilzen sind die Hexenringe. Dies mag überraschen, da sich an ihnen keinerlei Rhythmik, Periodizität oder regelmäßige Wiederholung erkennen läßt. Doch wenn man Hexenringe über mehrere Jahre hinweg beobachtet, stellt man fest, daß sie tatsächlich wiederkehrende Gebilde sind. Wobei die aus den Fruchtkörpern gebildeten Ringe einen von Jahr zu Jahr größeren Durchmesser besitzen (Abb. 1). Betrachtet man nun einen Hexenring als ein sich wiederholendes Gebilde, so fallen einem sofort weitere, ähnliche Bildungen auf, allen voran die Ringe der R i n g fäule *Monilia fructigena* (Nebenfruchtform von *Monilinia fructigena* (Aderh. & Rühl) Honey 1928) (Abb. 2), die bekanntlich im Herbst auf faulenden Äpfeln, Birnen etc. zu finden sind. Hier finden wir die „Sporodochien" genannten Gruppen von Konidiophoren in mehreren konzentrischen Kreisen, wie sie dem täglichen Zuwachs oder der täglichen Bildung entsprechen. Der Ausdruck „Zuwachs" weist hier deutlich darauf hin, daß es ja eigentlich das Mycel ist, das zunächst wächst und später die Verbreitungsorgane bildet; ebenso ist auch der Grund für die Anordnung in Ringen offensichtlich im Mycel zu suchen.

Experimentelle Befunde zur Wuchsform

U n t e r s u c h u n g e n a n d e r R i n g f ä u l e

Nun ist es im Falle der *Monilia* einfach, aus den befallenen Früchten das Mycel zu isolieren und auf einem künstlichen Nährboden zu kultivieren. Daran läßt sich dann feststellen, wie es unter vergleichbaren Bedingungen wächst. Abb. 3 zeigt eine solche Kultur. Deutlich ist zu erkennen, daß dieses Mycel in Form konzentrischer Ringe wächst. Wie die Ringe in Abb. 2, so tritt auch diese Wuchsform nur im Licht-Dunkel-Wechsel auf. Über diesen gemeinsamen Faktor und die ähnliche Form lassen sich die konzentrischen Ringe im Mycel und die Anordnung der Sporodochien korrelieren. Ein Kausalzusammenhang zwischen beiden Formen ergibt sich bei anderen Pilzen, wo sich die Abhängigkeit der gebildeten Reproduktionsorgane von solchen Bildungen im Mycel deutlich zeigen läßt (s. u.).

Solche konzentrischen Ringe in Pilzkulturen kennt man nun schon, seit man begann, Pilze im Labor zu kultivieren. Bereits 1898 legte W e r n e r eine größere Arbeit dazu vor. Es hat auch nicht an Deutungsversuchen gefehlt; zu erwähnen ist hier die Arbeit von M u n k (1912).

U n t e r s u c h u n g e n a n M u t a n t e n

Bevor nun eine Erklärung dieser Wuchsform versucht wird, muß noch eine weitere Erscheinung genannt werden. Dies sind die sog. „clock"-Mutanten. Diese Mutanten unterscheiden sich von ihrem Ausgangsstamm, d. h. von ihrem Wildtyp, gerade durch das spontane

Auftreten eines Wuchsrhythmus, der eine direkte Folge der erblichen Veränderung ist. Der genetisch bedingte Unterschied macht gleichzeitig diese Mutanten zu einem idealen Untersuchungsobjekt, da für alle Analysen der – unveränderte – Wildtyp eine Kontrolle ergibt. Die Bedeutung gefundener Veränderungen läßt sich damit besser einschätzen. Diese Mutanten, die von einer Reihe gut untersuchter Pilze bekannt sind, werden deshalb heute intensiv bearbeitet. Besonders zu erwähnen sind zwei solcher Stämme, die Mutante *zonata* von *Podospora anserina,* isoliert von Esser 1956 (vgl. Lysek 1972; 1978; 1984), sowie die Mutante *band* von *Neurospora crassa* (vgl. Feldman 1982).

An der Mutante *zonata* ließ sich zuerst zeigen, daß die Hyphen im und auf dem Substrat unterschiedlich wachsen: Nach einer bestimmten Zeit (Periode) konstanter Verlängerung bildet ein Teil der Hyphen den Ring, denn diese Hyphen wachsen langsamer, verzweigen sich stärker und stellen das Wachstum schließlich vollständig ein, während ein anderer meist kleinerer Teil ungehindert weiter wächst, die Mycelfront wieder vervollständigt und damit das weitere Wachstum der Kolonie ermöglicht (Abb. 4). Die Mutante *zonata* macht ihre Ringe (auch als „Zonierungen" bezeichnet) spontan, d. h. ohne direkte Anregung von außen. Unter natürlichen Bedingungen besteht jedoch meist eine Abhängigkeit von Licht- oder Temperaturzyklen. Der genaue Mechanismus soll deshalb am Beispiel eines Rhythmus' erläutert werden, der durch den Tag-Nacht-Wechsel induziert wird.

Bildung der Ringe im Licht-Dunkel-Wechsel

Licht führt meist zu einem Stillstand bzw. zu einer Verlangsamung des Mycelwachstums. Innerhalb einer wachsenden Front ist diese Wirkung jedoch nicht überall gleich, denn die Hyphen im Substrat sind durch die darüber liegenden Mycelteile und durch das Substrat selbst zumindest teilweise beschattet und damit geschützt. Darüberhinaus spielt der Sauerstoff eine Rolle, denn die belichteten und das Wachstum einstellenden Hyphen steigern sofort ihre Atmung. Der erforderliche Sauerstoff ist aber unterhalb der Oberfläche nicht im gleichen Maße wie an der Luft verfügbar. So wird der Unterschied in der Belichtung durch das unterschiedliche Sauerstoffangebot noch gesteigert.

Beides führt dazu, daß die Mycelfront im Bereich der Oberfläche das Wachstum einstellt, während sie im Substrat – bei einer Kultur also im Nährboden – weiter wächst. Mit dem Ende der Belichtung hört der Hemmeffekt auf. Die im Substrat wachsenden Hyphen haben zwischenzeitlich einen Vorsprung gewonnen und regenerieren nun eine komplette neue Mycelfront. Damit ist die ursprüngliche Front endgültig am Weiterwachsen gehindert. Sie bildet nun einen ersten Ring. Mit jeder weiteren Belichtung, d. h. mit jedem weiteren Tag wird nun ein solcher Ring gebildet. Dieser Vorgang ist schematisch in Abb. 5 dargestellt. Abb. 4 zeigt zudem einen Ausschnitt aus einer stagnierenden Mycelfront mit einer weiterwachsenden Hyphe.

Ein ähnliches Modell ist bereits 1912 von Munk aufgestellt worden. Er stellte fest, daß die Hyphen in der Nacht an der Oberfläche, am Tag aber im Substrat wuchsen. Er arbeitete mit Gelatine-Nährböden und erklärte dieses Wuchsverhalten damit, daß die Hyphen am Tage in die dann wärmere und weiche Gelatine einsinken, während sie in der Nacht auf der dann kühleren und härteren Schicht wuchsen. Erst mit Verwendung der Agar-Nährböden und durch die Beobachtungen an clock-Mutanten ließ sich nun zeigen, daß hier eine Differenzierung der Hyphen vorliegt.

Hinzuweisen ist hier noch auf eine bemerkenswerte Synchronisation; denn als Folge der Hemmung individueller Hyphenspitzen ergibt sich ein geschlossener Kreis. Dies gilt sowohl für die *Monilia* mit einer lichtgesteuerten Rhythmik wie für „Clock"-Mutanten, wie etwa *zonata.* Wie Ngyuen Van (1967) bzw. Kraepelin & Francke (1973)

zeigten, beruht diese Synchronisation auf dem Kontakt der Hyphen einer Front durch Anastomosen.

Veränderungen im Stoffwechsel

Mit dem Ende des Hyphenwachstums, d. h. mit dem Beginn der Belichtung, verändert sich auch der Stoffwechsel. Die Verhältnisse sollen hier nicht im einzelnen geschildert werden, die wichtigsten Stationen sollen jedoch genannt werden. Eine detaillierte Beschreibung ist bei Lysek (1984) zu finden.

Als erstes geht die Polarität zwischen Hyphenspitze und etabliertem Teil der Hyphe verloren und der Zustrom des Materials in die Wachstumszone an der Spitze hört auf, und damit die Verlängerung der Hyphe. So gelangt sie nicht mehr in neue Substratbereiche, und so bald auch die bereits durchwachsenen ausgebeutet sind, findet keine Nährstoffaufnahme mehr statt. Das „trophische Wachstum" ist damit beendet, und dementsprechend werden auch die der Nährstoffaufnahme dienenden Enzymsysteme in der Hyphenmembran nicht mehr benötigt. Der Stoffwechsel stellt sich nun von der Versorgung durch exogene Nährstoffe auf den Verbrauch der angesammelten Reservesubstanzen um. Diese Veränderung schafft die Voraussetzungen für weitere Entwicklungen der Kolonie.

Die weitere Entwicklung eines Mycelringes

Die nun entwickelten Differenzierungen sind überwiegend Organe zur Vermehrung, zur Überdauerung oder zur Fortpflanzung. Wegen der ähnlichen Auslösung darf man hier sexuelle, der Fortpflanzung dienende Organe, wie etwa die in Hexenringen angeordneten Fruchtkörper der Hutpilze, oder vegetativ gebildete Strukturen, etwa die in den Ringen angeordneten Sporodochien der Ringfäule nebeneinander betrachten. In allen diesen Fällen ist die Bildung der Organe auf die Hyphen beschränkt, die ihr Wachstum eingestellt haben. Sie zeichnen damit diesen Ring nach. Häufig tritt ein im Mycel entstandener Ring erst in der durch die nachfolgend entstehenden Differenzierungen in Erscheinung. Dies ist in Abb. 6 bei *Trichoderma viride* dargestellt.

Diese Entwicklungstendenzen besitzen aber nur jene Hyphen, die nicht mehr wachsen können. Der Rest der wachsenden Front verbleibt im Zustand des „trophischen Wachstums"; er setzt – wie beschrieben – das Längenwachstum fort und regeneriert die komplette Mycelfront. Durch die unterschiedliche Exposition gegen die Umweltfaktoren – zu Licht und Sauerstoff sind hier noch Temperatur, Luftfeuchtigkeit und chemische Inhibitoren zu nennen – erreicht die Kolonie also eine Differenzierung ihres Mycels in einen Teil, der das Wachstum ungehindert fortsetzt und einen zweiten, der sonstige Strukturen bildet.

Dies erklärt nun auch die Steigerung der Sauerstoffaufnahme: Die Produktion der Verbreitungsorgane erfordert eine gesteigerte Synthese von Proteinen und Nucleinsäuren, während das einfache Längenwachstum mehr Zellwandsubstanzen benötigt. Diese Synthesen sind jedoch erheblich energieaufwendiger und erfordern deshalb eine gesteigerte Atmung, um diesen Energiebedarf zu decken.

Die Folgen der periodischen Reproduktion

Zeitliche Verteilung

Der durch die Sistierung des Hyphenwachstums ausgelöste Start der Diasporenbildung erlaubt es, den Zweck des rhythmischen Wuchses geradezu in der Fruktifizierung zu

sehen. Eine wachsende Pilzkolonie erhält so die Möglichkeit, periodisch Hyphen aus ihrer Mycelfront auszugliedern und damit bereits während ihres Wachstums zu fruktifizieren. Bei der *Monilia*-Fäule erscheinen die ersten Konidienpolster noch bevor das Mycel den ganzen Apfel durchwachsen hat; Hexenringe werden von Jahr zu Jahr größer, das Mycel setzt sein Wachstum trotz der gleichzeitigen Fruchtkörperbildung fort. Ohne diese Möglichkeit müßte das Wachstum durch äußere Faktoren begrenzt werden, um die Reproduktion einzuleiten. Dies heißt aber auch, mit Hilfe der Wuchsrhythmik beginnt eine Kolonie mit der Reproduktion, sobald sie die erste Bande gebildet hat, also in einem sehr frühen Stadium ihrer Entwicklung. Und mit jeder neuen Bande beginnt dieser Prozeß erneut, so wird die Reproduktion auf die gesamte Lebensdauer ausgedehnt.

Quantitative Aspekte

Dies ist jedoch nicht der einzige Vorteil für eine Kolonie. Denn es werden ja nicht nur einzelne Hyphen gestoppt, sondern meist wird ein großer Teil der gesamten Front stillgelegt (Abb. 4). Damit werden auch entsprechende Mengen solcher Reproduktionsorgane bzw. deren Anlagen oder Primordien gebildet. Dies schwingt ja – unbewußt – bei der Vorstellung eines Hexenringes mit, daß nämlich nicht nur einige Fruchtkörper in einem Kreis stehen, sondern daß es sehr viele sind – sonst würde man einen Hexenring auch gar nicht als solchen erkennen. Die Fruchtkörperbildung einer Kolonie wird also nicht nur zeitlich ausgedehnt, sondern sie wird auch quantitativ gesteigert. Dies ließ sich an einem dicaryotischen Stamm von *Podospora anserina* zeigen, bei dem durch Induktion eines Wuchsrhythmus die Zahl der gebildeten Perithezien auf das 10fache gesteigert wurde. Bei *Trichoderma viride* fand Schrüfer (in Vorbereitung) ähnliche Werte für die Konidienbildung, vor allem bei jungen Kolonien.

Sporenverbreitung

Ein dritter Vorteil besteht darin, daß die Kolonie aufgrund eines bestimmten äußeren Ereignisses (Lichtbeginn) ihre Sporenbildung startet und sie damit die Bildung und Freisetzung so steuern kann, daß sie zu ebenfalls günstigen Zeitpunkten erfolgen. Eine Reihe von Pilzen macht hiervon offensichtlich Gebrauch, indem sie die Sporen in einem bestimmten Tagesgang freisetzen (Nuss 1975; Hodgkiss & Harvey 1969).

Andere Möglichkeiten zur Einleitung der Reproduktion

Wenn die Vorteile des rhythmischen Wuchses und damit der periodischen Fruchtkörperbildung so groß sind, erhebt sich die Frage, warum bei weitem nicht alle Pilze diese Möglichkeit ausnutzen.

Obwohl hier kaum definitive Antworten möglich sind, kann man doch folgendes spekulieren: Pilze, die Hexenringe machen, wachsen normalerweise in Substraten, die im Verhältnis zur Koloniegröße sehr groß, d. h. mehr oder weniger unbegrenzt sind. So etwa Pilze im Boden oder Pilze mit sehr kleinen Kolonien, etwa Schimmelpilze. Von solchen Arten ist denn auch die Bildung von Ringen bekannt. Auf der anderen Seite ist bei Pilzen in sehr kleinräumigen Substraten die Neigung ausgeprägt, zunächst einmal einen großen Teil des Substrates zu durchwachsen, um sich die verfügbaren Nährstoffe zu sichern. Hat das Mycel das gesamte Substrat durchwachsen, hat es auch die Oberfläche oder eine Grenze gegen eine andere Kolonie erreicht und so das Medium erschöpft. Die Hyphen hören auf zu wachsen, und die ganze Kolonie beginnt jetzt die Differenzierung. Solche Pilze kennt man von kleinen oder begrenzten Substraten etwa Kiefernnadeln oder Dungballen; sie neigen normalerweise nicht zum rhythmischen Wuchs.

Eine andere – oder sozusagen die entgegengesetzte – Möglichkeit besteht darin, praktisch nur die erste Bande überhaupt zu bilden und dann das gesamte Mycel bzw. die gesamte Front zur Reproduktion anzuregen. In diesem Fall stellt die gesamte Kolonie frühzeitig das Wachstum ein und beginnt zu sporulieren. Dieses Phänomen ist von einer Reihe von Pilzen bekannt; es wurde eingehender von G o t t l i e b (1975) untersucht und „limited growth" genannt. Bekannt sind die kleinen Kolonien von *Penicillium,* die sich nur langsam – wenn überhaupt – vergrößern und weiter entferntes Substrat auf dem „Luftweg", d. h. durch frühzeitige Sporenbildung und -freisetzung besiedeln.

Schlußfolgerungen

Diese Ausführungen sollen zeigen, daß der rhythmische Wuchs bei Pilzen bzw. die periodische Fruktifikation bis hin zur Bildung von Hexenringen durchaus nicht irgendeine Kuriosität darstellt, sondern daß er von der Verbreitung her zu interpretieren ist. Darüberhinaus läßt diese Form und ihre Auslösung durch wechselnde Außenfaktoren wie Temperatur oder Licht verstehen, warum die uns als Biologische Uhr vertrauten Rhythmen kaum in der Form und in dem Maße auftreten wie bei anderen eukaryontischen Organismen. Die Pilze haben möglicherweise die Biologische Uhr verloren oder – wahrscheinlicher – nicht entwickelt, weil sie sie in den meisten Substraten nicht genügend genau mit den Außenfaktoren synchronisieren könnten.

Literatur

ESSER, K. (1956) – Genmutanten von *Podospora anserina* (Ces.) Rehm mit männlichem Verhalten. Naturwiss. 43, 284.

FELDMAN, J. F. (1982) – Genetic approaches to circadian clocks. Annu. Rev. Plant. Physiol. 33: 583–608.

FRIES, N. (1979) – The taxon-specific spore germination reaction in *Leccinum.* Trans. Br. Mycol. Soc. 73: 337–341.

GOTTLIEB, D. (1975) – The ageing process in the fungus *Rhizoctonia solani.* Phytophylactica (Pretoria) 7: 81–90.

HODGKISS, I. J. & R. HARVEY (1969) – Spore discharge rhythms in pyrenomycetes. VI. The effects of climatic factors on seasonal and diurnal periodicities. Trans. Br. Mycol. Soc. 52: 355–363.

JENSEN, C. & G. LYSEK (1983) – Differences in the mycelial growth rhythms in a population of *Sclerotinia fructigena* (Pers.) Schröter. Experientia 39: 1401–1402.

KLEIJN, H. (1962) – Großes Fotobuch der Pilze. Deutsche Ausgabe BLV Verlagsgesellschaft München.

KRAEPELIN, G. & G. FRANCKE (1973) – Self-synchronization in yeast and other fungi. Int. J. Chronobiology 1163–1172.

KUBICEK, R. & G. LYSEK (1982) – Morphogenesis of growth bands in the clock-mutant zonata of *Podospora anserina.* Trans. Br. Mycol. Soc. 79: 167–170.

LYSEK, G. (1972) – Rhythmic mycelial growth in *Podospora anserina.* Arch. Mikrobiol. 87: 129–137.

– (1978) – Circadian Rhythms. In: „The Filamentous Fungi" Vol. 3 Developmental Mycology. J. E. Smith and D. R. Berry edit. London, Edw. Arnold Publ. Ltd. 376–388.

– (1984) – Physiology and ecology of rhythmic growth and fructification in Fungi. The ecology and physiology of the fungal mycelium. Symposia of the B. M. S. Hrsg. D. H. Jennings & A. D. M. Rayner, Cambridge Univ. Press (in press).

MUNK, M. (1912) – Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Centralbl. Bakteriol., 2. Abteilung 32: 353–375.

NGUYEN VAN, H. (1967) – Etude de rhythmes internes de croissance chez le *Podospora anserina.* Dissertation (Theses) Paris + Masson editeurs.

NUSS, I. (1975) – Zur Ökologie der Porlinge – Untersuchungen über die Sporulation einiger Porlinge und die an ihnen gefundenen Käferarten. Bibl. mycologica 45. Verlag J. Cramer, Vaduz.

WERNER, C. (1898) – Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen. Doctoral thesis Basel and Frankfurt/M.

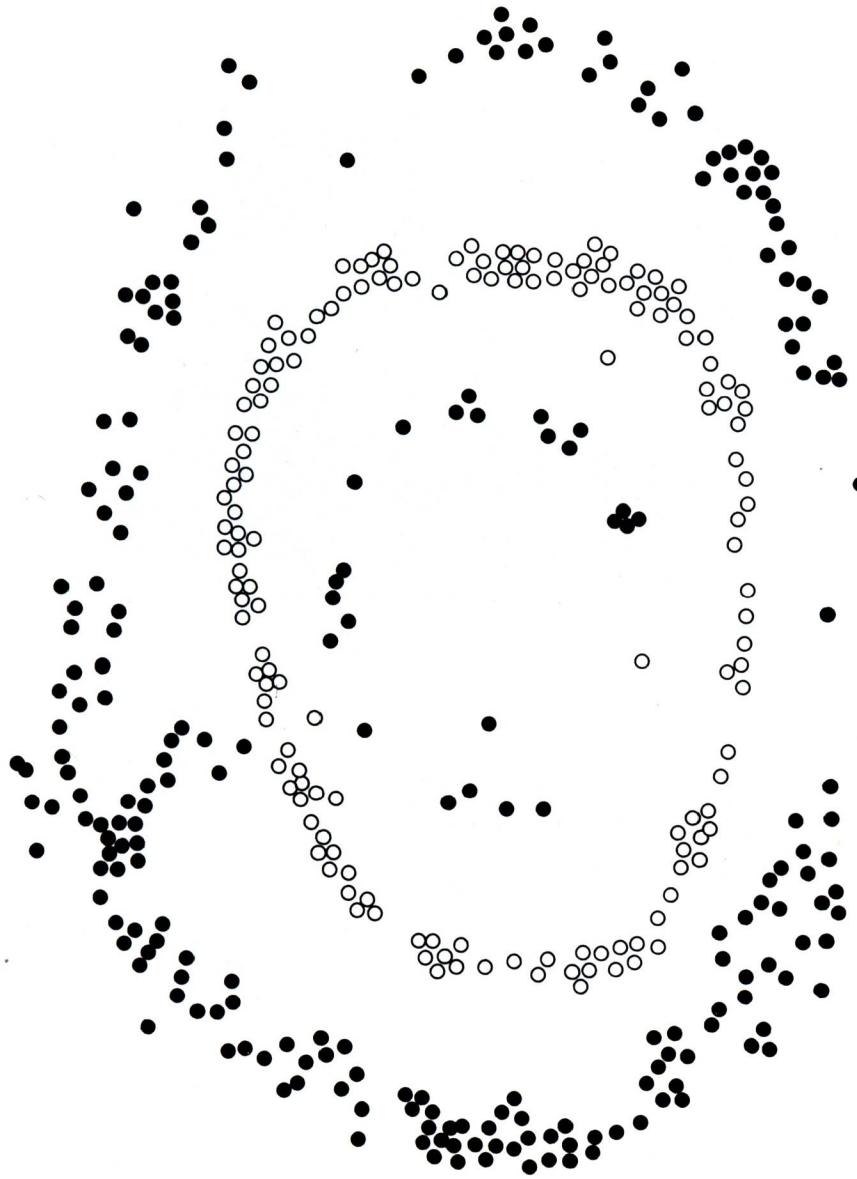

Abb. 1: Die Hexenringe des nackten Ritterlings *(Tricholoma nudum)* 1909–1911, kartiert von T h i j s s e (mit Erlaubnis des BLV und der H. J. W. Bechts Uitgeversmaatschippij b. v. Amsterdam; nach K l e i j n 1975).

Fig. 1: The fairy rings of *Tricholoma nudum* 1909–1911, recorded by T h i j s s e (Courtesy of the „Bayerische Landwirtschaftsverlag" and the „H. J. W. Bechts Uitgeversmaatschippij b.v. Amsterdam"; according to K l e i j n 1975).

Abb. 2: *Monilia fructigena*-Ringfäule auf einem Apfel.

Fig. 2: Ring-rot caused by *Monilia fructigena* on an apple.

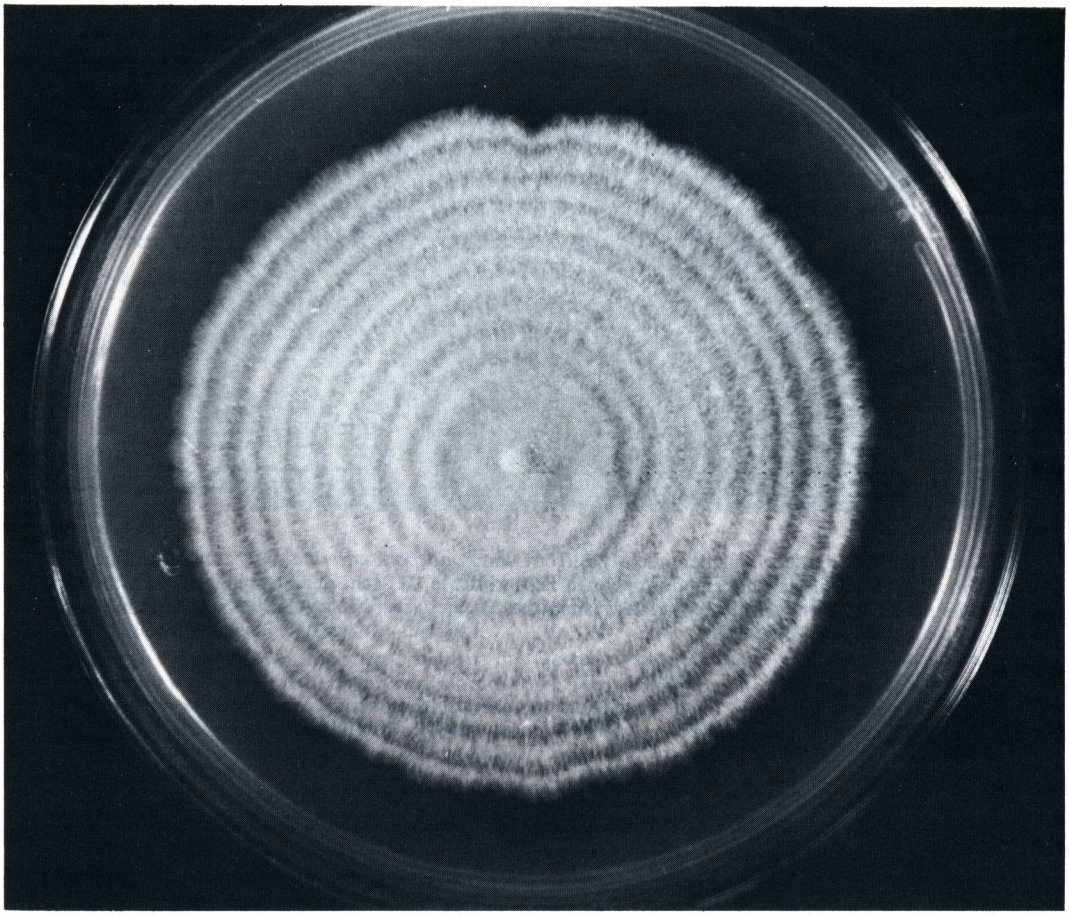

Abb. 3: Mycel von *Monilia fructigena* auf einem künstlichen Nährboden, gewachsen im Licht-Dunkel-Wechsel bei 21 ° C (Aus Jensen & Lysek 1983).

Fig. 3: Mycelium of *Monilia fructigena* on an agarmedium, grown in alternating light-dark at 21 ° C (from Jensen & Lysek 1983).

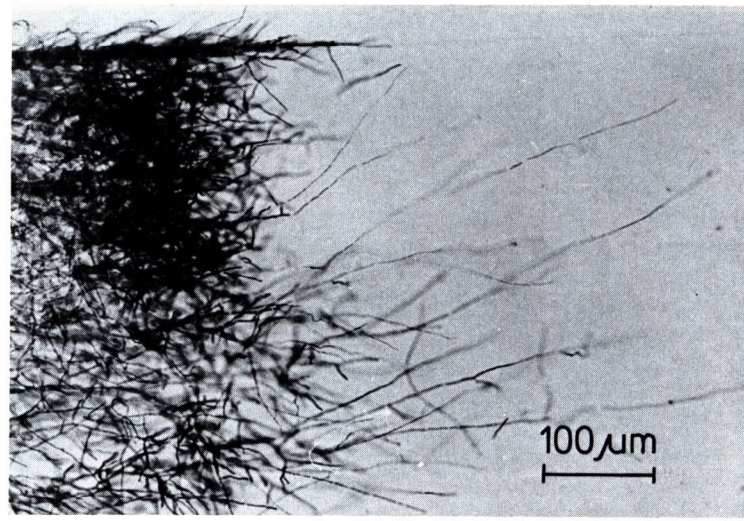

Abb. 4: Schnitt durch eine stagnierende Mycelfront von *Podospora anserina* mut. *zonata*, gewachsen auf einem künstlichen Nährboden. Zu erkennen ist das dichte Geflecht der ursprünglichen Front und die aus den tieferen Bereichen herauswachsenden Hyphen, die die neue Front regenerieren (Aus K u b i c e k & L y s e k 1982).

Fig. 4: Radial section of a staling hyphal front of *Podospora anserina* mut. *zonata* grown on an agar-medium. The dense mycelium of the first front and the hyphae growing out off the lower layers to regenerate the new front are visible (from K u b i c e k & L y s e k 1982).

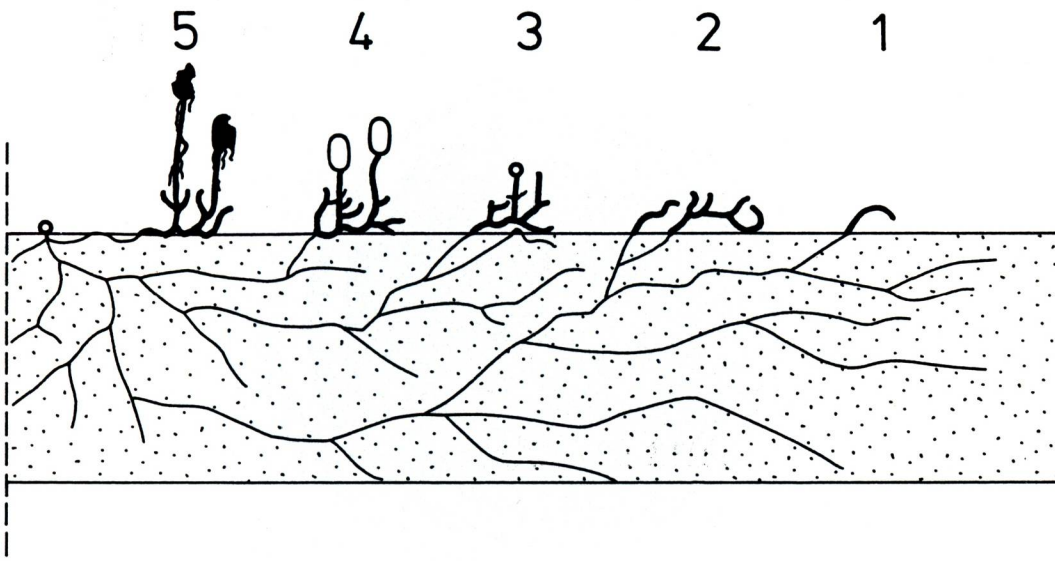

Abb. 5: Schematische Darstellung der wiederholten Bandenbildung bei periodischer Belichtung, d. h. an aufeinanderfolgenden Tagen:

1. Tag: Während der Belichtung stagniert das Oberflächenmycel, die Hyphen im Substrat wachsen weiter.
2. Tag: Die stagnierende Front bildet Lufthyphen aus.
3. Tag: Anlagen der Reproduktionsorgane werden sichtbar.
4. Tag: Ausbildung der Reproduktionsorgane.
5. Tag: Sporenreife.

Fig. 5: Scheme showing the repeated banding caused by periodic light, i. e. during subsequent days:

1st day: During the light phase the superficial mycelium is staling, the substrate hyphae grow ahead.
2nd day: The staling front forms aerial mycelia.
3rd day: Reproductive organs are initiated.
4th day: Formation of the reproductive organs.
5th day: Mature spores.

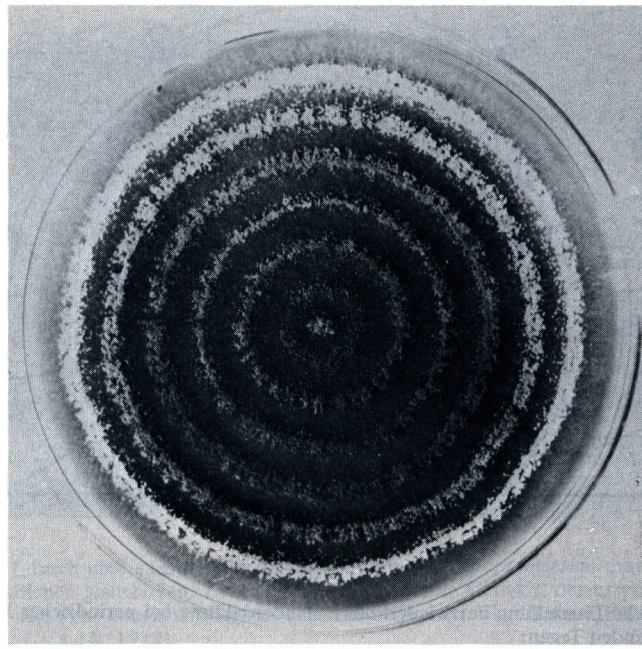

Abb. 6: Petrischale mit einer im Licht-Dunkel-Wechsel gewachsenen Kolonie von *Trichoderma viride*. Die im Mycel gebildeten Ringe werden bei der Sporenbildung sichtbar (Aufnahme K. Schrüfer).

Fig. 6: Culture showing a light-dark-grown colony of *Trichoderma viride*. The rings formed in the mycelium are visible after the formation of conidia (Photo: K. Schrüfer).

DGfM Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

Über Zobodat werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
  Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
  (Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
  Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
  Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz (CC BY-ND 4.0).

- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die vollständigen Lizenzbedingungen, wovon eine offizielle deutsche Übersetzung existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: 50_1984

Autor(en)/Author(s): Lysek Gernot

Artikel/Article: Rhythmen bei Pilzen Zur Deutung Hexenring-artiger Strukturen 241-252