

Zeitschrift: Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 3 (1908)

Heft: 2

Artikel: Die Brandpilze der Schweiz

Autor: Schellenberg, H. C.

Kapitel: Die Entwicklung der Brandpilze, ihre Gruppierung und verwandtschaftlichen Beziehungen

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-821057>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 05.05.2025

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

Die Entwicklung der Brandpilze, ihre Gruppierung und verwandtschaftlichen Beziehungen.

Unter den Fadenpilzen bilden die Brandpilze eine systematisch gut begrenzte und auch miteinander weitgehend übereinstimmende Gruppe. Ihre Entwicklung stimmt in den Hauptzügen bei den verschiedenen Vertretern überein und die morphologischen Differenzierungen gehen im allgemeinen nicht besonders weit auseinander. Alle sind mehr oder weniger strenge Parasiten.

Wenn man von der Spore ausgeht, so erhält man immer folgenden typischen Entwicklungsgang der Brandpilze. Brandspore — Promyzel oder Conidienträger — Conidien — Myzelbildungen, eventuell weitere Conidienbildung — Brandsporen.

Die Brandsporen entstehen in den Myzelien durch perlschnurartige Abschnürungen, oder an kleinen Seitenzweigen einzeln als endständige Sporen. Das vegetative Myzel wird in den meisten Fällen völlig zur Sporenbildung aufgebraucht; nur bei wenigen Gattungen, *Cintractia*, *Sphacelotheca*, *Neovossia*, *Doassansiopsis*, *Tracya*, bleiben einzelne Myzelgruppen unverbraucht, entweder als Hüllgewebe oder in den zentralen Sporenhaufen als unverbrauchte Reste zurück. Die Membranen der ursprünglichen Myzelfäden werden bei der Sporenbildung durch Verquellung zerstört; nur in wenigen Fällen, *Neovossia*, *Tilletia*, sind sie als hyaline Anhängsel auch später an den Sporen zu beobachten; manchmal werden die Sporen durch diese Membranreste verklebt.

Die Sporen besitzen eine derbwandige Membran, die mit verschiedenen Skulpturen versehen ist. Bei der Keimung reißt die äussere Sporenhaut unregelmässig auf, um den Keimschlauch hervortreten zu lassen. Besondere Keimsporen sind nur bei der Gattung *Thecaphora* und *Sorosporium* beobachtet. Die Membran des Keimschlauches entsteht durch Wachstum der inneren Membran oder des Endospores, das als dünnes Häutchen die Spore auskleidet.

Der *Keimschlauch* der Sporen oder das Promyzel besitzt eine charakteristische Form, je nach den beiden Familien, denen die Vertreter angehören. Er zeigt im allgemeinen ein begrenztes Wachstum und erzeugt Conidien, entweder seitenständig neben Querwänden oder nur endständig als sogenannte Kranzkörperchen oder Endconidien. Brefeld betrachtet diesen Keimschlauch oder das Promyzel als besonders geformten Conidienträger und stellt ihn als charakteristisches Organ für

Das charakteristische bei dem Vorgang der Trennung der Sporen oder Sporenballen bildet die Verquellung der primären Myzelmembran, die Auflösung und Resorption ihrer Substanz.

Die *Sporenlager* öffnen sich bei den meisten Brandpilzen unregelmässig und lassen die Sporen verstäuben. Bei wenigen werden die Sporen erst nach der Zersetzung der Wirtspflanze frei, um erst dann zu keimen, so bei *Doassansia*, *Tracya*, *Tuburcinia*, *Melanotaenium*, und endlich gibt es eine Reihe von Vertretern, wo die Sporen im Gewebe der Wirtspflanze verbleiben und dort direkt auskeimen, *Entyloma*.

Man hat bei den Brandpilzen nach besonderen Geschlechtsorganen bisher vergeblich gesucht. Die Kernverhältnisse sind noch zu ungenügend erforscht, um daraus mit Sicherheit Analogieschlüsse zu den Fortpflanzungsverhältnissen anderer Organismen zu ziehen.

Nach Dangeard treten vom Myzel je zwei Kerne in jede Sporenanlage ein und verschmelzen später zu einem Kern in der ausgebildeten Spore. Während der Keimung treten, wie es scheint, keine Reduktionsteilungen der Kerne auf. Ebenso zeigen die Fusionen und Myzelverwachsungen keine Kernverschmelzungen. Sie sind somit keine Organe der Befruchtung, sondern lediglich vegetative Prozesse, wie sie auch von andern Myzelien bekannt sind.

Die beiden Familien der Ustilaginaceen und Tilletiaceen zeigen neben dem Promyzel hauptsächlich Unterschiede in der Conidienbildung und Sporenerzeugung.

Bei den meisten Ustilaginaceen erzeugen die Conidien, welche seitlich und endständig am Promyzel sich bilden, unter günstigen Verhältnissen durch hefeartige Sprossung weitere Conidien, so dass Sprossverbände entstehen; erst unter ungünstigen Verhältnissen, Verarmung der Nährlösung an Nährstoffen etc., wachsen die Conidien zu Myzelfäden aus. Manche Arten verhalten sich insoweit abweichend, als sie nur sehr wenig Conidien erzeugen, oder dass das Promyzel und die Seitenzweige des Promyzels direkt zu Mycelien auswachsen. Es besteht hierin eine ziemlich grosse Mannigfaltigkeit der Verhältnisse, die von Spezies zu Spezies verschieden sind. Die Conidien zeigen bei einzelnen Arten auch Verwachsungen untereinander. Man wollte darin eine besondere Form der geschlechtlichen Vermehrung erblicken; die Untersuchungen haben aber ergeben, dass diese Fusionen nichts mit einer geschlechtlichen Vermehrung gemein haben, indem besondere Kernverschmelzungen hierbei nicht auftreten. Auch die Myzelien der Brandpilze zeigen hie und da Verwachsungserscheinungen. Neben den gewöhnlichen Conidien, die in Flüssigkeiten gebildet werden, entstehen

an der Oberfläche der Kulturflüssigkeiten sehr oft kleinere besonders geformte Luftconidien, die sich leicht loslösen und verweht werden.

Wenn das Myzel zur *Sporenbildung* schreitet, tritt bei den Ustilaginaceen in den künftigen Brandlagern eine reichliche Verzweigung der Hyphen ein. Diese gliedern sich in kurze Teile, die perlschnurartig anschwellen. Die Membranen verquellen auffällig stark und nach und nach differenziert sich die Spore heraus, indem die verquollene Membran resorbiert wird. In den meisten Fällen werden sämtliche Hyphen im Sporenlager in dieser Weise zur Sporenbildung aufgebraucht. Nur selten bleibt eine Hülle unverbrauchter Hyphen zurück, *Sphacelotheca*, oder es bleibt ein centraler Kegel dicht verflochtener Hyphen, *Cintractia*. Bei allen Ustilaginaceen tritt nur dieser Typus der perlschnurartigen Abschnürung der Sporen vom Myzel auf. Wo zwei Sporen zusammenbleiben, wie bei *Schizonella*, teilt sich die Sporenanlage in zwei Teile, oder wo Sporenballen gebildet werden *Tolyposporium*, da verschlingen sich die sporenbildenden Hyphen zu Knäueln und die Sporenanlagen verwachsen miteinander.

Bei den Tilletiaceen entstehen endständig am Promyzel die Kranzkörperchen oder die Endconidien. Diese fusionieren häufig paarweise miteinander und wachsen dann zu Myzelfäden aus. An dem Myzel entstehen an Seitenverzweigungen weitere Conidien, die als Sichelconidien oder Myzelconidien bezeichnet werden. Alle Conidienformen sind sofort keimfähig und ihr Myzel infiziert die Wirtspflanze wieder. Bei den Gattungen *Entyloma*, *Tuburcinia*, *Tracya* allein findet die Conidienbildung auf der infizierten Wirtspflanze statt, während bei den andern Vertretern eine solche Conidienbildung vom Myzel in den Wirtspflanzen nicht beobachtet ist. Dagegen gelingt es, auf künstlichen Nährböden das Myzel verschiedener Tilletiaceen zur Conidienbildung zu bringen. Manche Tilletiaceen haben die Fähigkeit der Bildung typischer Promyzel- oder Endconidien verloren, so *Entyloma*, *Melanotaenium* und viele *Urocystis*-Arten. Das Promyzel verzweigt sich endständig, wirtelig; die einzelnen Teile wachsen direkt zu Myzelfäden aus, oder sie fusionieren um dann erst zu Myzelfäden auszuwachsen, so bei *Urocystis*, *Melanotaenium*, *Entyloma*. Man beobachtet bei diesen Gattungen am Myzel keine weiteren Conidienbildungen.

Wenn das Myzel der Tilletiaceen zur Sporenbildung schreitet, beobachtet man bei einzelnen Arten, *Tilletia*, *Neovossia*, *Schinzia*, die Bildung vieler kleiner Seitenzweige an den sporenbildenden Hyphen, die jeweils endständig eine Spore erzeugen. Die Enden schwellen bläschenförmig an und das Plasma zieht sich dorthin zusammen; es umgrenzt sich mit einer neuen Membran. Die alte

Myzelmembran wird resorbiert, so bei *Tilletia*, *Schinzia*, oder bleibt als farbloser Anhängsel erhalten bei *Neovossia*.

Bei einer weiteren Gruppe entstehen die Sporen intercalär am Myzel (*Melanotaenium*, *Entyloma*). Hier teilen sich die sporenbildenden Hyphen in kurze Abschnitte. Diese schwellen an und umgeben sich mit einer neuen Membran. Auch hier verquillt die alte Myzelmembran und wird resorbiert. An diesen Typus schliessen sich die Vertreter mit Sporenballen an. Diese bilden sich nur dadurch, dass die sporenbildenden Hyphen miteinander verknäueln und sich in Sporen aufteilen; gleichzeitig aber miteinander verwachsen. Diese Myzelfadenknäuel haben meistens eine sklerotiale Struktur und sind ohne besondere Umhüllungen bei *Doassansia*, *Doassansiopsis*, *Tracya*. In andern Fällen bilden feine Myzelfäden anfänglich eine lockere besondere Hülle der Sporenballen, die später aber wieder resorbiert wird; so bei *Urocystis*, *Tuburcinia*, *Thecaphora*, *Sorosporium*.

Die *morphologischen Differenzierungen* gehen bei den Brandpilzen nicht sehr weit.

Bei den Ustilaginaceen schreitet die Differenzierung von einem Sporenlager ohne Hülle bei *Ustilago* und *Schizonella* zu einem Sporenlager mit eigener Hülle bei *Sphacelotheca* und zur Bildung einer zentralen Columella mit succedaner centripetaler Sporenbildung bei *Cintractia*.

Die Sporen selbst sind einzellig bei *Ustilago*, *Sphacelotheca*, zweizellig bei *Schizonella*, mehrzellig bei *Tolyposporium*.

Die Tilletiaceen weisen grössere Mannigfaltigkeit auf. Besondere Hüllen der Sporenlager werden bei *Neovossia* gebildet. Die Sporen werden bei einer Reihe von Gattungen nicht mehr ausgestreut, sondern bleiben im Gewebe der Wirtspflanzen eingeschlossen; so bei *Entyloma*, *Melanotaenium*, *Tuburcinia*, *Doassansia*, *Doassansiopsis*, *Tracya*, und werden dann durch Zersetzung der Gewebe der Wirtspflanzen frei.

Einzellig sind die Sporen bei *Tilletia*, *Neovossia*, *Schinzia*, *Entyloma*, *Melanotaenium*; bei allen anderen Gattungen sind sie zu Sporenballen verbunden. Gleichartige Sporen in den Sporenballen sind bei *Tuburcinia*, *Sorosporium*, *Thecaphora*, während bei *Urocystis* die Randsporen oder Nebensporen desorganisierte Sporenbildungen darstellen. Sie bleiben kleiner als fertile Sporen und werden mit Luft gefüllt, oft collabieren sie. Bei *Doassansia* und *Doassansiopsis* bilden sich die Randsporen zu Schwimmorganen um. Sie werden grösser als fertile Sporen und erhalten eine besonders dünne Haut. Bei *Tracya* wird die Schwimmfähigkeit der Sporenballen durch Ausbildung eines zentralen Netzwerkes unverbrauchter Hyphen im Sporenballen erreicht.

Zur *Speziesbegrenzung* werden in erster Linie die morphologischen Merkmale der Sporen und des Sporenlagers benutzt. Die Sporenform und -grösse erweist sich als ein gutes Merkmal, wenngleich bei einer Spezies verschiedene Sporenformen angetroffen werden. Es handelt sich stets bei der Form und auch bei der Grösse um Durchschnittstypen; kleinere Abweichungen sind in jedem Sporenlager ja anzufinden. Bessere Merkmale als Form und Grösse der Sporen liefert die Farbe und die Verdickungsweise der Membran. Sie wechseln innerhalb eines Sporenlagers wenig und sind auch auf den verschiedenen Nährpflanzen in gleicher Ausbildung anzutreffen. Grössere Differenzen lassen sich leicht feststellen; feine Differenzen der Farbe wie der Membranstruktur bieten oft Schwierigkeiten und nur der direkte Vergleich erlaubt einen Schluss zu ziehen.

Wo diese morphologischen Verhältnisse der Sporen zur Abgrenzung der Arten innerhalb einer Gattung hinreichen, hat man später gefunden, dass auch die Keimungserscheinungen der Sporen nur das Ergebnis der morphologischen Untersuchung bestätigten. Nur in ganz wenigen Fällen hat die Kenntnis der Keimung Anlass zur Trennung früherer Sammelspezies gegeben. So hatte Brefeld (1) auf Grund der Keimungserscheinungen der Sporen *Ustilago Hordei* Brefeld von der Sammelspezies des *Ustilago Carbo* Persoon abgetrennt.

Viel häufiger wurde das pathologische Bild der Zerstörungerscheinungen der Wirtspflanze zur Trennung der einzelnen Spezies benutzt. Innerhalb der alten Sammelspezies des *U. Carbo* wurde von Persoon und Jensen *U. nuda* auf Grund des besonderen pathologischen Bildes getrennt; ebenso haben Kellermann und Swingle *U. levis* auf Grund des pathologischen Bildes von *U. Avenae* abgetrennt und Rostrup hat *U. perennans* auch nur auf Grund des Perennierens des Myzels im Stock der Wirtspflanze zur besonderen Spezies erhoben.

Auch in anderen Gruppen ist die Trennung der Spezies auf Grund des besonderen pathologischen Bildes der Wirtspflanze vorgenommen worden; so *U. marginalis* und *U. Bistortarum* von dem früheren *U. Bistortarum* von Schroeter.

Obwohl das Bild der pathologischen Beeinflussung der Wirtspflanze kein konstantes ist, sondern nach der Zeit der Infektion und Entwicklung der Wirtspflanze wechselt, so sind doch konstant auftretende und an verschiedenen Pflanzen wiederkehrende Merkmale sehr wertvoll zur Auffindung neuer Arten. Kleine Unterschiede im Sporenbild werden leichter übersehen als die Unterschiede im pathologischen Zerstörungsbild. Es hilft immer das Bild der Zerstörung der Wirtspflanzen vortrefflich zur Auffindung solcher Brandformen und zur sicheren Unterscheidung der nahe verwandten Formen.

Diese Gründe veranlassten mich, in den Beschreibungen der Brandpilze darauf mehr Gewicht zu legen, als es sonst in den meisten Bearbeitungen der Brandpilze geschieht.

Die Frage der *Spezialisierung der Brandpilze* auf die verschiedenen Wirtspflanzen ist heute kaum angeschnitten. Die notwendigen Vorbedingungen zur Lösung solcher Fragen fehlen zum Teil. Wir kennen nur in wenigen Fällen die Infektionen der Wirtspflanzen genauer und die Bedingungen, unter denen sie eintreten. Ferner lässt sich der Erfolg einer Infektion der Wirtspflanze bis zur Ausbildung des Brandsporenlagers nur in seltenen Fällen stufenweise genauer verfolgen, und es fehlt in dieser oft langen Periode, von dem Eintritt des Keimschlauches in die Wirtspflanze bis zum Erscheinen des Sporenlagers, die Kontrolle über das Verhalten des Brandpilzes. Trotzdem halte ich es für möglich, dass später nach dieser Richtung mit Erfolg Experimente durchgeführt werden, sobald die Bedingungen, unter denen die Infektionen eintreten, besser bekannt sind.

Solche Experimente allein werden im Stande sein, uns über die Sicherheit der Speziesbegrenzung zu orientieren. Bis dahin wird man einzig die morphologischen Differenzen der Pilze und das pathologische Bild der Wirtspflanzen als Grundlage für die Artbegrenzung benutzen.

Die *Verwandtschaft* der einzelnen Spezies untereinander kann heute nur unsicher angegeben werden, weil die Kenntnis der einzelnen Arten meist doch nur recht lückenhaft ist. Ich halte es für verfrüht, ein natürliches System der Brandformen aufzustellen; so weit es möglich war, habe ich versucht auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse hinzuweisen.

Selbst die Gattungen sind vielfach keine natürlichen. So ist die Gattung *Ustilago* wenig einheitlich. Einzelne Vertreter sind mit den *Sphacelotheca*-formen oder gar mit *Schizonella* sicher näher verwandt, als mit andern *Ustilago*-formen. Dasselbe lässt sich bei den Tilletiaceen für die Gattungen *Entyloma* und *Urocystis* zeigen. Hier wird die Vertiefung unserer Kenntnisse später zu andern Gruppierungen führen.

Ein Versuch, die Gattung *Ustilago* in natürliche Untergruppen zu trennen, wurde von Brefeld (3) nach den Keimungsverhältnissen der Sporen durchzuführen gesucht. Er teilt die Gattung *Ustilago* ein in:

a) *Proustilago*, Formen wo die Conidie zum unbestimmten Fruchtträger auswächst, der an jeder Querwand neue Conidien erzeugt. *U. longissima*, *U. grandis*.

b) *Hemiustilago*, Formen wo die Conidie sich regelmässig teilt und nun neue Conidien erzeugt. *U. bromivora*, *U. Vaillantii*.

c) *Euustilago*, wenn die Conidie regelmässig ohne weitere Teilung neue Conidien erzeugt (die grosse Mehrzahl der *Ustilago*-arten).

Dieses Prinzip lässt uns in der Tat einen Fortschritt vom Einfachen zum Komplizierten erkennen. Ob die Einteilung den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht, lässt sich zur Zeit noch nicht genügend beurteilen, indem viele Formen in der Entwicklung zu wenig bekannt sind.

Der Auffassung von Herzberg, wonach jene Formen von der Gattung *Ustilago* als neue Gattung *Ustilagidium* abzutrennen sind, bei denen das Promyzel und seine Verzweigungen direkt zum Myzel auswachsen, kann man nicht beipflichten. Es ist diese Erscheinung vielmehr als eine biologische Anpassung aufzufassen. Die Trennung entspricht ganz und gar nicht einer entsprechenden Gruppierung der übrigen Merkmale der betreffenden Pilze.

Die Abgrenzung von Ustilagineen und Tilletiaceen ist dort, wo die Keimungserscheinungen bekannt sind, leicht zu beurteilen. Dort aber, wo die Kenntnis dieser Erscheinungen nur ungenügend ist oder fehlt, ist man im Zweifel über die Stellung der betreffenden Gattungen und Arten. Ausser der Keimung der Sporen sind sicherlich die Entwicklungsverhältnisse derselben und der Verzweigungstypus der Conidienträger und der Myzels ebenfalls zu berücksichtigen.

Die Stellung der Ustilagineen innerhalb der grossen Abteilung der Pilze entspricht nach unsern Kenntnissen einer durchaus selbständigen Gruppe im Pilzsystem, der ein näherer Anschluss an eine der beiden Hauptgruppen höherer Pilze fehlt. Wohl ist durch Brefeld (1) hervorgehoben worden, dass das Promyzel bzw. der Conidienträger der Basidie der Basidiomyceten analog ist, und daraus wäre eine nähere Beziehung zu dieser Gruppe abzuleiten. Indessen fehlen die Zwischenglieder, wodurch die nähere Verwandtschaft begründet würde. Brefeld (3) konnte darum die Ustilagineen auch nicht als echte Basidiomyceten in sein Pilzsystem einreihen, weil der Anschluss an eine näher bekannte Gruppe zur Zeit fehlt. Dagegen fasst Brefeld die Brandpilze als Vorläufer der Basidiomyceten auf, indem das Promyzel eine unbestimmte Form der Basidie sei, wobei der Conidienträger nicht eine regelmässig bestimmte Form annehme. Er bezeichnet die Gruppe dementsprechend als Hemibasidii.

Von Vuillemin wurde versucht, die Gruppe der Hypostomaceen als ein Zwischenglied zwischen den echten Basidiomyceten und den Ustilagineen hinzustellen. Die Gattungen *Meria* Vuillemin, *Allescheria* Hartig, *Bornetina* Mangin und Viala, *Hypostomum* Vuillemin, die hieher gezählt werden, sind zu wenig bekannt, als dass sich diese Ansicht genügend begründen liesse.

Man wird darum heute noch mit mehr Recht als zu de Bary's Zeiten die Brandpilze als eine systematisch gut definierbare Pilzgruppe betrachten und ihr eine selbständige Stellung im System anweisen. Obwohl die Ähnlichkeit des Promyzels mit der Basidie der Basidiomyceten nicht zu verkennen ist, muss man sich dessen erinnern, dass es sich nur um entfernte Analogien handelt, wo gerade die Zwischenformen leider fehlen. Mit den Basidiomyceten sie zu vereinigen, geht deshalb nicht gut an, auch wenn man betonen muss, dass sie mit einzelnen Gruppen dieser grossen Reihe in vielen Beziehungen übereinstimmende Verhältnisse aufweisen.

So sehen wir, dass der nähere Anschluss an eine Gruppe der höheren Pilze zur Zeit nicht möglich ist. Man wird die Brandpilze als besondere Pilzgruppe mit einem eigenen Stammbaum zu betrachten haben, der vielleicht schon sehr frühe sich von dem Stammbaum der Basidiomyceten losgelöst hat.

Die Versuche, die Brandpilze von Phycomyceten herzuleiten, sind noch weit mehr problematisch. Es lässt sich weder zeigen, dass die Brandpilze von den Entomophthoreen (Brefeld) sich herleiten, noch mit Chytridiaceen oder Peronosporen (de Bary) nähere Verwandtschaft haben. Solche Ableitungen gehören der reinen Spekulation an, wobei willkürlich die Transformationen ausgeführt werden.
