

<b>Zeitschrift:</b>	Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Naturforschende Gesellschaft
<b>Band:</b>	10 (1945)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Über die Gattung Crumenula sensu Rehm mit besonderer Berücksichtigung des Crumenula-Triebsterbens der Pinus-Arten
<b>Autor:</b>	Ettlinger, Leopold
<b>Kapitel:</b>	Crumenula abietina Lbg. und das Triebsterben der Pinusarten
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-821067">https://doi.org/10.5169/seals-821067</a>

#### **Nutzungsbedingungen**

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

#### **Conditions d'utilisation**

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

#### **Terms of use**

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

**Download PDF:** 25.01.2026

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

## I. Teil

# *Crumenula abietina* Lgbg. und das Triebsterben der *Pinus*arten

### 1. Literaturübersicht

#### a) Namen der Krankheit

Die Krankheit ist vor allem aus Skandinavien bekannt geworden und heißt dort *Knospen- und Zweigdürre* der Kiefern. Deutsche Bezeichnungen sind: Triebenschwinden, *Triebsterben*, Zweigspitzensterben, Zweigbrand usw. der Kiefern. Im englischen Sprachgebiet wird sie in die Krankheitsgruppe « *dieback* » eingereiht, die folgendermaßen definiert ist : “Dieback means the dying of shoots from the tip back. Dieback is commonly caused by a fungus invading a stem at or near the tip and then growing downwards, killing the tissues as it advances.” (Boyle, Forest Pathology, 1938, S. 9 und 325.) Diese Beschreibung paßt ausgezeichnet auf das Kiefern-Triebsterben, und es sei vorgeschlagen, den Ausdruck *Triebsterben* ganz allgemein in der Bedeutung von *dieback* zu verstehen.

Mit Sicherheit kennt man bei *Pinus* nur einen Erreger, der Triebsterben verursacht, nämlich *Crumenula abietina* Lgbg. = *Brunchorstia pinea* (Karst.) v. H. Da sich aber mancherorts noch die ehemals verbreitete Meinung hält, *Cenangium ferruginosum* Fr. (Syn. *Cenangium abietis* [Pers.] Duby) rufe ebenfalls Kiefern-Triebsterben hervor (so in sämtlichen Lehr- und Handbüchern, ausgenommen « Skovtræernes Sygdomme » von Ferdinandssen und Jørgensen [1938/39], dessen Abschnitt « *Crumenula* » hier in vielen Beziehungen als Vorbild diente), werden Verwechslungen vermieden durch Beifügen des Erregers zum Krankheitsnamen.

#### b) Der Krankheitserreger — Synonymie

Der Krankheitserreger gehört zur Gruppe der Discomyceten; er bildet Apothecien und Pyknidien.

Die *Pyknidien* (Taf. III, Abb. 3) brechen aus Knospen, Zweigen und Nadeln meist frisch erkrankter Triebe hervor. Sie sind braunschwarz,

0,5—2 mm groß, stromatisch kugelig-polsterförmig, einräumig oder durch vorspringende Leisten unvollständig gekammert, innen allseitig mit verzweigten, septierten Konidienträgern ausgekleidet. Sie besitzen keine vorgebildete Öffnung, sondern platzen in der Reife unregelmäßig auf und lassen die Konidien in Tropfen herausquellen. Die Konidien sind sichelförmig (wie bei *Fusarium*), hyalin und meist vierzellig. Mikrokonidien sind vorläufig erst aus Kultur (v. L u i j k , 1927) bekannt.

Die *Apothecien* (Taf. III, Abb. 4) finden sich auf der Rinde abgestorbener, älterer Zweige. Sie sind schüsselförmig, braunschwarz, glatt oder flauig-schuppig, kurz und dick gestielt, mit grauem Discus von 1—1,5 mm Durchmesser. Die schmalen, zylindrisch-keulenförmigen Ascien enthalten 8 elliptische, hyaline, in der Regel vierzellige Ascosporen.

B r u n c h o r s t , der 1888 in Norwegen als erster die Krankheit erkannte und beschrieb, fand zugleich auch den Erreger, aber nur die Nebenfruchtform, die jetzt zu seinen Ehren *Brunchorstia* heißt. Er veröffentlichte sie als n. gen. n. spec. mit Gattungs- und Artdiagnose, gab aber weder Gattung noch Art einen Namen, da er sich betreffs ihrer Neuheit nicht sicher fühlte und « nicht zur Bereicherung der Synonymik beitragen » wollte.

Die Namengebung besorgten unabhängig voneinander E r i k s s o n (1891, S. 298) als *Brunchorstia destruens* und A l l e s c h e r (ap. v. T u b e u f 1895, S. 495) als *Brunchorstia pini*. Am bekanntesten wurde der Name *Br. destruens* Erikss.

Daß B r u n c h o r s t s Species tatsächlich nicht neu, sondern bereits 1884 (S. 58) von K a r s t e n aus Finnland als *Septoria (Rhabdospora) pinea* Karst. beschrieben worden war, hat R o s t r u p (1891, S. 95) gezeigt.

V. H ö h n e l , der *Rhabdospora pinea* Karst. — offenbar als Beimengung — in R o u m. Fgi. gall. exs. Nr. 1789 (*Dendrodochium affine* Sacc.) fand, stellte sie (1903, S. 525) als *Excipulina pinea* (Karst.) v. H. zur Gattung *Excipulina* Sacc., allerdings mit dem Vorbehalt, daß sie « zwar nicht genau in die Gattung *Excipulina* hineinpaßt, jedoch kaum als Typus einer neuen Gattung aufgestellt werden kann ». Als er jedoch durch D i e d i c k e (1915, S. 755) erfuhr, daß diese neue, monotypische Gattung, *Brunchorstia* Erikss., bereits aufgestellt sei, übernahm er sie (1915, S. 142) mit emendierter Gattungsdiagnose und kombinierte richtigerweise den neuen Gattungsnamen mit dem ältesten Artnamen zu *Brunchorstia pinea* (Karst.) v. H. Dieser Name wäre nomenklatatorisch gültig, doch ist inzwischen die Hauptfruchtform bekannt geworden.

Nach D o r o g i n (1926) gehört in diese Synonymie schließlich noch *Cytosporina septospora* Dorogin (1911).

Die Hauptfruchtform heißt *Crumenula abietina* Lagerberg (1913).

Eine in « Skovtræernes Sygdomme » (1938, S. 197), vorgeschlagene Neukombination *Crumenula pinea* (Karst.) Ferdinandsen et Jørgensen (aus Gattungsnamen der Hauptfruchtform und ältestem Artnamen der Nebenfruchtform) ist abzulehnen, da nach den Nomenklaturregeln (B r i - q u e t 1935, Art. 57) nur der älteste Artname der Haupt-, nicht aber der Nebenfruchtform Gültigkeit besitzt.

### c) Das Krankheitsbild

Das Krankheitsbild zeigt sich am deutlichsten im Frühjahr bis Frühsommer. An den erkrankten Bäumen treiben einzelne Endknospen nicht aus; sie sind verdorrt und fallen beim Berühren leicht ab. Schneidet man die zugehörigen Triebe der Länge nach auf (wie in Tafel I, Abb. 3, darstellt), so erweisen sie sich meist ebenfalls als krank oder abgestorben. Auf ein mehr oder weniger weites Stück von der Spitze her sind Rinde und Bast braun verfärbt und schwammig eingefallen oder in einem späteren Stadium eingetrocknet. Sie lösen sich leicht vom Holzteil ab, was Zerstörung des Kambiums anzeigt. Auch das Mark des kranken Zweiges ist gebräunt, der Holzteil dagegen bleibt ungefärbt bei dieser Krankheit.

Im Befall der einzelnen Bäume herrscht größte Mannigfaltigkeit. Die Krankheit kann an den Gipfeltrieben beginnen, namentlich bei jüngeren Exemplaren, während bei älteren Bäumen meist nur die untersten Zweigspitzen angegriffen werden; oft bleibt sie auf die jüngsten Jahrestriebe beschränkt, oder nur auf deren oberen Teil oder gar nur auf die Endknospen, sie kann aber auch mehrere Jahresgrenzen durchwachsen, und schließlich den ganzen Baum erfassen; in einem Quirl kann der Haupttrieb krank sein und die Seitentriebe gesund oder umgekehrt. Als Regel läßt sich feststellen, daß die Krankheit von den Zweigspitzen nach dem Bauminneren zu fortschreitet, und wenn sie in ein älteres Zweigstück vorgedrungen ist, so sind dessen jüngere Verzweigungen ebenfalls krank.

Das Kranksein der Triebe macht sich äußerlich und schon auf weite Sicht durch eine charakteristische, braunrote Verfärbung der Nadeln bemerkbar. Kennzeichnend für das Triebsterben ist nämlich — wenn auch vielleicht nicht ausschließlich für diese Krankheit — daß die Rötung an der Basis der Nadeln auftritt, während der obere Teil bis zur Nadelspitze seine grüne Farbe behält. Hier und da sind auch Nadeln zu beobachten, deren unterster Teil ganz entfärbt ist, so daß sie drei Farbzonen aufweisen: einen grünen Spitzenteil, dann eine braune oder rote Verfärbungszone und darunter einen bleichgrauen Basalteil (Tafel I, Abb. 2; Tafel III, Abb. 3); dort finden sich meist Fruchtkörper des Erregers, und zwar stets Pyknidien.

Mit der Zeit werden die Nadeln auf ihre ganze Länge braun und dürr und fallen schließlich ab; aber noch während sie am Baume hängen, werden die kranken Nadeln gerne sekundär von *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chev. besiedelt und mit Fruchtkörpern bedeckt. In einem solchen späten Stadium wird dann die wirkliche Krankheitsursache leicht übersehen und *Lophodermium*-Schütte für das Dahinsiechen der Bäume verantwortlich gemacht (s. u.).

Im Gegensatz zur Schütte findet beim Triebsterben keine primäre Infektion der Nadeln statt, sondern der Pilz wächst nur vom kranken Trieb aus in die Nadeln hinein. Das Absterben der Nadeln ist also kein primäres Krankheitssymptom, sondern vielmehr eine Folgeerscheinung des Triebsterbens. Man findet auch nicht kranke Nadeln zwischen gesunden, sondern alle Nadeln verfärben sich, soweit der Trieb selbst befallen ist.

Das Triebsterben ist daher auch viel gefährlicher als Nadelkrankheiten, bei denen der Ausfall eines Jahres in der Regel später wieder ersetzt werden kann; hier dagegen scheiden nicht nur die befallenen Triebe selbst für immer aus, sondern zugleich wird auch jede Weiterentwicklung an der betreffenden Stelle unterbunden. Für monokormische *Pinus*-arten stellt der oft zu beobachtende Befall des Gipfeltriebes eine besonders schwere Wachstumsstörung dar. Eine Regeneration kann nur von schlafenden Knospen älterer Baumteile ausgehen.

Sind so viele Vegetationspunkte lahmgelegt, daß der Ausfall an assimilierender Substanz nicht mehr ausgeglichen werden kann, so geht der Baum ein. Er wird nun völlig vom Pilz besiedelt, wobei Stämme und stärkere Zweige oft über und über mit Apothecien bedeckt werden. (Die Hauptfruchtform erscheint also, wie bei vielen pathogenen Ascomyceten, erst in einem späteren Krankheitsstadium als die Nebenfruchtform). Bei fortschreitendem Verfall treten aber häufig auch andere Pilze mit ihren Fruchtkörpern hinzu, Schwächerparasiten oder reine Saprophyten, über deren Biologie z. T. noch wenig bekannt ist; für alpine Verhältnisse seien hier genannt: *Tympanis* sp., *Dasyscypha flavovirens* Bres., *D. fuscosanguinea* Rehm, *D. calyciformis* (Willd.) Rehm, *Lachnellula chrysophthalma* (P.) Karst., *Mytilidion gemmigenum* Fuck., *Cenangium ferruginosum* Fr. u. a.

Über das mikroskopische Krankheitsbild orientiert eingehend Schwarz (1895, S. 14 ff.). Mycel des Erregers findet sich in allen befallenen Pflanzenteilen, also Knospen, Zweigen und Nadeln. Am reichlichsten wuchert der Pilz in der Rinde der Triebe, bzw. im Grundparenchym der Nadeln. Die Hyphen variieren stark in der Breite; sie sind septiert, verzweigt, hyalin und weisen zahlreiche « Ölträpfchen »

auf. Sie durchbohren die Zellwände und wachsen kreuz und quer durch die kollabierten, gebräunten Wirtszellen. In Hohlräumen wie Rindenrissen oder Harzkanälen können sie sich zu Strängen zusammenschließen. Der Holzteil enthält anfänglich sehr wenig Mycel, während das Mark und auch die Markstrahlen ganz ähnliche Befallsbilder aufweisen wie die Rinde. Die Beobachtung von S c h w a r z (l. c. S. 18), daß an der Grenze gesund—krank die Wirtszellen sich verfärben und kollabieren, noch ehe sie von Pilzhyphen erreicht werden, kann ich bestätigen; demnach ist eine Vergiftungswirkung nicht ausgeschlossen. Als Reaktionen des Wirts sind reichliche Harzausscheidung zu bemerken sowie peridermartige Teilungen in der Rinde.

#### d) Infektionsverlauf

Auf den Verlauf der Infektion läßt sich aus Beobachtungen und Versuchen schließen; doch bleibt wohl noch manches abzuklären. Als Ort der Infektion wird allgemein die Ansatzstelle der Endknospen angenommen. Ein gleichzeitiges Eindringen des Pilzes an mehreren Stellen der Triebspitzenrinde scheint ebenfalls möglich (z. B. B r u n c h o r s t). Wunden haben für die Infektion offenbar keine Bedeutung. Zu prüfen wäre, ob etwa Insekten bei der Krankheitsübertragung mithelfen (W a l d i e 1926). Nach mehreren Angaben (S c h w a r z , L i e s e , W a l d i e , B a v e n d a m m , S c h w e r d t f e g e r ) soll die Gallmücke *Thecodiplosis brachyntera* Schwaeg. ein regelmäßiger Begleiter des Triebsterbens sein; in den hier untersuchten alpinen Aufforstungen war dieses Insekt niemals, dagegen fast immer *Pineus sibiricus* Chldk.<sup>1</sup> auf den kranken Arven zu finden.

Zeitliche Anhaltspunkte liefert die Beobachtung, daß die befallenen Triebe mit Knospen und Nadeln stets zu ihrer vollen Größe ausgewachsen sind, während das Krankheitsbild etwa zugleich mit dem Austreiben der gesunden Knospen in Erscheinung tritt. Die Erkrankung findet demnach in der Vegetationsruhe, d. h. *nach* Beendigung einer Wachstumsperiode und *vor* Beginn einer neuen statt. Aufschlußreich sind in diesem Zusammenhang Infektionsversuche von J ø r g e n s e n , die folgendermaßen beschrieben werden (F e r d i n a n d s e n und J ø r g e n s e n 1938, S. 199, übersetzt): « Auftragen von Infektionsmaterial (Konidien oder Mycel) auf die Spitzen der halb (12. Juni) oder ganz (10. Juli) entwickelten Triebe von *Pinus austriaca* und *P. silvestris* rief das typische Krankheitsbild erst im folgenden Frühjahr, also nahezu nach Verlauf eines Jahres, hervor. Aller Wahrscheinlichkeit nach wäre das gleiche

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. O. S c h n e i d e r - O r e l l i sei bestens gedankt für die Bestimmung des Materials.

Resultat auch bei späterer Infektion, z. B. in den Monaten August bis Oktober, erreicht worden. » Nach dem gleichen Autor soll die Infektion in natürlichen Verhältnissen zum überwiegenden Teil im Spätsommer bis Herbst stattfinden, also nicht, wie oft angenommen, erst im Frühjahr. Das Sterben der Knospen datiert Jørgensen auf den Winter, das Hinunterwachsen des Pilzes in den Trieb ins folgende Frühjahr. — Weitere Infektionsversuche wurden von Waldie (1926), Bowen (1940) sowie in unserem Institut (Dr. Thomas) ausgeführt. Als natürliches Infektionsmaterial kommen sowohl Konidien als auch Ascosporen in Betracht, die im Sommer reifen, aber wohl das ganze Jahr hindurch keimfähig sind.

### e) Wirtspflanzen

Systematische Versuche über den Wirtspflanzenkreis liegen noch nicht vor. Als spontane Wirtse sind beobachtet (Zitate bei seltenen Angaben) : *Pinus Cembra* L., *P. contorta* Boll. (Boyce 1927), *P. excelsa* Lam. (Lind 1913), *P. montana* Mill., *P. monticola* Schröd. (Boyce 1927), *P. Murrayana* Balf., *P. nigra* diverse varietates, *P. pinaster* Sol. (Jørstad 1929), *P. ponderosa* Dougl. (Weir 1921), *P. silvestris* L., *P. Strobus* L., *Picea excelsa* Link (Lagerberg 1913) und *Pseudotsuga taxifolia* Britton (Jørstad 1936). Dazu kommt aus einem Infektionsversuch (Bowen 1940) *Pinus resinosa* Sol.

Als anfälligste bzw. empfindlichste Arten gelten die Österreichische und Korsikanische Föhre (*Pinus nigra* var. *austriaca* Aschs. u. Gr. und var. *calabrica* Schneid.), die einstämmige, aufrechte Bergföhre (*Pinus montana gallica* Rafn) und die Arve (*Pinus Cembra* L.).

Die oft zitierte, auf Schwarz (1895) zurückgehende Behauptung, junge Pflanzen bis zu 5 Jahren seien immun gegen das Triebsterben, ist falsch. Liese (1922) hat die Krankheitssymptome und Fruchtkörper des Erregers schon an ein- bis zweijährigen *P. silvestris* in Pflanzgärten beobachtet, Waldie (1926) infizierte mit Erfolg zweijährige *P. austriaca* und Jørstad (1929) berichtet über starke Erkrankung dreijähriger *P. silvestris* und *P. montana*.

### f) Geschichte, Verbreitung und Bedeutung — Die Cenangium-Frage

Zusammenstellungen über Geschichte, Verbreitung und Bedeutung der Krankheit finden sich bei Jørstad (1929) und Ferdinandsen und Jørgensen (1938). Nach diesen Autoren sowie Lagerberg (1912) sind als früheste und wohl auch bedeutendste Schäden durch *Crumenula abietina* die berühmten « Schütte-Epidemien » der 70er

Jahre des vorigen Jahrhunderts zu betrachten, denen *Pinus austriaca* in den Heide- und Dünenaufforstungen Dänemarks fast restlos zum Opfer fiel. Die Krankheit wurde damals von R o s t r u p (Zitate der mir unzugänglichen Arbeiten bei den obigen Autoren) untersucht und auf *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chev. zurückgeführt; nach seinen genauen Symptombeschreibungen herrscht aber kein Zweifel, daß es sich hierbei um das *Crumenula*-Triebsterben, und nicht primär um *Lophodermium*-Schütte gehandelt hat<sup>2</sup>. Eine zweite sogenannte «Schütte»-welle machte sich um die Jahrhundertwende in Dänemark, Norwegen und Schweden an *Pinus montana gallica* bemerkbar, mit der eine Rekonstruktion der Aufforstungen versucht worden war (J ø r s t a d u. H ø d a l, 1929).

In Deutschland wurden die ersten mit Sicherheit auf *Crumenula* zurückzuführenden Schäden von S c h w a r z untersucht und beschrieben. Bei einer «vorläufigen Mitteilung» hatte Schwarz (1892) den Erreger noch nicht bestimmen können, mutmaßte aber an Hand von unreifen Fruchtkörpern (von denen man [S. 479] «noch nicht erkennen konnte, ob sie sich zu Pyknidien oder Apothecien entwickeln würden»), daß es sich um *Cenangium abietis*<sup>3</sup> handle. In den folgenden Jahren bearbeitete er ein umfangreiches, auf Rundfrage aus allen Teilen Norddeutschlands eingesandtes Zweigmaterial, das selbstverständlich sehr heterogen war und neben anderem auch tote Zweige mit Fruchtkörpern von *Cenangium abietis* enthielt. Inzwischen hatte S c h w a r z (1895) die Arbeit von Br un ch o r s t (1888) kennen gelernt und fand nun auch selbst *Brunchorstia destruens* auf den Zweigen mit frischer Krankheit. Ohne Infektionsversuche, ohne Reinkulturen, ja ohne auch nur ein gemein-

<sup>2</sup> Da die dänischen Arbeiten R o s t r u p s allgemein schwer zugänglich sein dürften, sei hier ein einschlägiges Zitat aus R o s t r u p s «Plantepatologi» (1902, S. 522) in Übersetzung wiedergegeben: «Gesunde und kräftige Bestände von etwa 20 Jahren werden oft plötzlich so stark befallen, daß sie in wenigen Jahren vollständig zugrunde gehen. Daß die Krankheit bei dieser Pinusart (*P. austriaca*) so ungewöhnlich heftig in Erscheinung tritt, liegt daran, daß der Pilz (R o s t r u p redet hier von *Lophodermium pinastri*) sich nicht damit begnügt, die Nadeln zu befallen, sondern daß das Mycel in die Jahrestriebe eindringt und diese tötet. Die frisch befallenen Triebe erhalten ein eigentlich welkes Aussehen mit z. T. schlaff zurückhängenden, hellgrünen, am Grunde gebräunten Nadeln; das farblose Mycel findet sich in Rinde und Bast dieser Triebe verbreitet und geht von dort aus in die Kurztriebe und in die Basis der Nadeln über. Bald danach werden alle Nadeln auf dem ganzen Trieb fuchsrot und verbleiben längere Zeit in diesem Zustand; schließlich werden sie ausgebleicht und grau, und erst dann brechen die Fruchtkörper (i. e. von *Lophodermium*) hervor, teils auf den noch feststehenden Nadeln, teils erst auf den zu Boden gefallenen.»

<sup>3</sup> Wo eine Diskussion der Triebsterben-Literatur im Vordergrund steht, werden die dort eingebürgerten Synonyme *Cenangium abietis* (Pers.) Duby und *Brunchorstia destruens* Eriks. gebraucht, statt der gültigen Namen *Cenangium ferruginosum* Fr. und *Brunchorstia pinea* (Karst.) v. H.

sames Vorkommen der beiden Pilze als Argument anführen zu können (S. 61), hielt Schwarz seine erste Hypothese, daß *Cenangium abietis* der Erreger des Triebsterbens sei, aufrecht, und erklärte einfach *Cenangium abietis* und *Brunchorstia destruens* zu Haupt- und Nebenfruchtform ein und derselben Species. Diese Behauptung war also ganz unbegründet und hat sich später als falsch herausgestellt; da aber während langer Zeit die Schwarzsche Monographie « Die Erkrankung der Kiefern durch *Cenangium abietis*, Beitrag zur Geschichte einer Pilzepidemie », die in anderen Stücken recht gründlich ist, als grundlegend für das Triebsterben galt, wurde sie ohne Prüfung allgemein übernommen.

Die wahre Hauptfruchtform wurde erst zwanzig Jahre später entdeckt, und zwar auf eigenartige Weise : Lagerberg (1913) untersuchte eine damals in ganz Südschweden verbreitete Gipfeldürre der Fichte, die er auf Befall durch *Brunchorstia destruens* zurückführen konnte. Dabei beobachtete er, wie sich unmittelbar neben *Brunchorstia*-Pyknidien Apothecien zu entwickeln begannen, an deren Zugehörigkeit kaum zu zweifeln war. Lagerberg war selbst überrascht, als sich diese Apothecien in der Reife nicht als *Cenangium abietis* bestimmen ließen, sondern als eine bisher unbekannte Art der Gattung *Crumenula*. Er beschrieb sie als *Crumenula abietina* n. sp. und behauptete, sie sei die Hauptfruchtform von *Brunchorstia pinea* und nicht *Cenangium abietis*.

Warum diese Feststellung in der forstpathologischen Literatur unbeachtet blieb, bis sie nach weiteren zwanzig Jahren experimentell bewiesen werden konnte, soll später zu erklären versucht werden. 1931 konnte Jørgensen nachweisen, daß sich Konidien von *Brunchorstia pinea* in Reinkulturen aus Ascosporen von *Crumenula abietina* entwickeln. Im folgenden Jahr stellte v. Vlooten (1932) fest, daß Kulturen von *Cenangium ferruginosum* ganz anders aussehen als solche von *Brunchorstia pinea*. Diese Versuche wurden später von Liese (1933) und Bowen (1940) wiederholt und bestätigt.

Da es nun aber nomenklatorisch richtig ist, Imperfekten, deren Zugehörigkeit bekannt ist, mit dem Namen der Hauptfruchtform zu belegen, so schrieb man in der Zwischenzeit vielfach von « *Cenangium abietis* » auch da, wo in Wirklichkeit *Brunchorstia destruens* gemeint war. Es existieren daher zahlreiche Angaben über « *Cenangium* »-Schäden<sup>4</sup>, bei denen man mangels näherer Angaben nun nicht mehr entscheiden kann, was wirklich beobachtet wurde : *Cenangium* oder *Crumenula* oder nur

---

<sup>4</sup> Im Literaturverzeichnis mit aufgeführt, obwohl im Text sonst nicht weiter berücksichtigt.

ein mehr oder weniger definiertes Krankheitsbild. Jørstad (1929) hat zwar versucht, durch briefliche Anfragen an einzelne Autoren nachträglich Klarheit zu schaffen, doch gibt es Fälle, wo auch diese Methode versagt. Als Beispiel seien die einzigen Mitteilungen aus der Schweiz über Schäden durch «*Cenangium abietis*» (Badoux 1922, Wille 1927) genannt. Nach freundlicher Auskunft von Herrn Prof. Badoux und Herrn Dr. Wille haben beide Autoren die Krankheitserreger nicht selbst bestimmt, und es wurde auch kein Material konserviert, an dem die Bestimmung nachgeprüft werden könnte. (Vgl. jedoch auch S. 66.)

Über *Cenangium ferruginosum* selbst gehen die Meinungen noch auseinander. Skandinavische Forscher, wie Jørstad und Jørgensen, sprechen ihm jede Bedeutung für das Triebsterben ab, wogegen deutsche Autoren (Ließe 1935, Baven daam 1934) nicht näher begründeten Einspruch erheben. Bemerkenswert ist auch, daß Boyce, der (1927) in Schottland Gelegenheit hatte, *Crumenula* und das Triebsterben kennen zu lernen, in seiner amerikanischen Forstpathologie (1938) diesen Pilz nicht erwähnt, dafür aber *Cenangium ferruginosum*, soweit es die Pathologie betrifft, im Schwarzschen Sinne behandelt. Anderseits schreibt Bowen (1940, S. 96): « Collections of *Cenangium abietis* in United States, made and identified by the writer, were found in every case to be saprophytic. » Nach eigener Anschauung (Vorkommen auf unterdrückten Arvenzweigen im Kurgarten Davos) halte ich *Cenangium ferruginosum* ebenfalls für unschädlich.

Infektionsversuche mit Ascosporen von *Cenangium ferruginosum*, bei denen 3 von 16 gelangen, beschreibt Weir (1922). Ferdinandsen und Jørgensen (1938, S. 206) räumen diesen keine Beweiskraft ein, da Weir bei Beobachtungen der Krankheit in der Natur *Cenangium* und *Brunchorstia* durcheinanderagt; dagegen ist einzuwenden, daß Weir im Gefolge seiner Ascosporen-Infektionen nicht *Brunchorstia* auftreten sah, sondern nur « Pyknidien mit einzelligen Sporen », *Sclerophoma pityophila* (Cda.) v. H. = *Dothichiza ferruginosa* Sacc., deren Zugehörigkeit zu *Cenangium ferruginosum* Fr. schon seit Tulasne (1865) ohne Widerspruch von zahlreichen Autoren behauptet wurde.

Diese Behauptung einmal nachzuprüfen wäre von großer Wichtigkeit, besonders da *Sclerophoma pityophila* in einer neueren russischen Arbeit (Nazariowa 1936) für Schäden an *Pinus silvestris* in der Umgebung von Moskau verantwortlich gemacht wird. Ich habe *Sclerophoma pityophila* bisher nur in offensichtlich saprophytischem Wachstum angetroffen (auf Arve bei Rigi-Scheidegg sowie im Garten unseres

Instituts). Kulturen zeigten ein von *Cenangium ferruginosum* völlig verschiedenes Aussehen (unpubl.).

Zusammenfassend läßt sich über *Cenangium ferruginosum* Fr. nur feststellen: « despite reports to the contrary, the conidial stage is still unknown » (Boyce, 1938, S. 326), und Entsprechendes könnte auch von seinem Parasitismus gesagt werden.

Scheidet man die nach dem Gesagten unsicherer Angaben aus, so bleibt für *Crumenula* und das Triebsterben folgende Verbreitung festzustellen: Belgien (Biouoge, 1928); Dänemark (Rostrup, 1902 u. a.; Lind, 1913; Jørstad u. Hødal, 1929; Jørgensen, 1931; Ferdinandsen u. Jørgensen, 1938); Deutschland (Schwarz, 1892, 1895; Liese 1922, 1933); Finnland (Karsten, 1884); Frankreich (v. Höhnel, 1903); Großbritannien (Waldie, 1926; Boyce, 1927); Holland (v. Luijk, 1927); Norwegen (Brunchorst, 1888; Thorsen, 1889; Jørstad, 1925, 1928, 1929, 1931, 1936; Jørstad u. Roll Hansen, 1943; Hødal, 1929); Rußland (Dorogin, 1911); Schweden (Nilsson, 1900; Lagerberg, 1912, 1913; Vleugel, 1917); Ungarn (Krenner, 1941); USA (Weir, 1921; Bowen, 1940). Im Norden ist *Crumenula abietina* bis 60° nördl. Breite festgestellt (Lagerberg, 1912, S. 35; Jørstad, 1925, S. 60), in den Alpen wuchs sie noch bei 2200 m Höhe.

### g) Umweltfaktoren, Bekämpfung

Über die Rolle von Umweltfaktoren ist kaum etwas bekannt. Jørstad (1929) resümiert einen geographischen Überblick dahin, daß *Crumenula* nur in Gebieten mit atlantischem Klima bösartig auftrete, während die kontinentalen Klimagebiete Europas verschont blieben. Nach Rostrup (1902) soll sich die Krankheit in feuchtkalten Sommern ausbreiten, nicht dagegen in trockenen, warmen Sommern. Nach dem gleichen Verfasser war kein Unterschied im Befall zu beobachten « zwischen Aufforstungen im feuchten Westwind der jütländischen Küste und solchen im windgeschützten Osten Jütlands oder auf den Inseln im Schutz umgebender Wälder, weder auf den mageren, sandigen Heiden Jütlands, noch auf den humosen Lehmen der Inseln oder dem Kalk Møens ». Ähnliche Beobachtungen berichtet Brunchorst (1888) aus Norwegen. Nach Waldie (1926, S. 120) fand sich die Krankheit « in einigen der feuchtesten Distrikte an der Westküste Schottlands ebenso-wohl wie in Gegenden Ostenglands mit außerordentlich geringer Niederschlagsmenge. » Ob Frost disponierend wirkt, ist nicht erwiesen; ein

Krankheitsbild, das Hartig (1891) und andere frühe Autoren als Erfrieren oder Vertrocknen durch Frost gedeutet haben, soll nach Schwarz (1895) Triebsterben gewesen sein. Die Feststellung klimatischer Einflüsse wird dadurch erschwert, daß Triebsterben-Epidemien offenbar mehrere Jahre Anlaufszeit benötigen, wobei die Anfänge kaum sicher zu datieren sind. Für die von Schwarz beschriebene Epidemie in Norddeutschland, die 1892 ihren Höhepunkt zeigte, 1893 sich nicht mehr ausgebreitet hatte und 1894 praktisch erloschen war, sollen die ersten Beobachtungen Ende der 80er Jahre gemacht worden sein. In Süddeutschland seien Kulmination und Erlöschen der Krankheit je 1 bis 2 Jahre früher aufgetreten, als in Norddeutschland.

Für eine Eigengesetzlichkeit oder Lokalbedingtheit der Krankheitsentwicklung spricht die Angabe mehrerer Autoren, daß die Bestände stets etwa im Alter von 20 Jahren zu erkranken beginnen. Ein Umsichtsgreifen von lokalen Herden aus wurde wiederholt beobachtet (z. B. v. Luijk, 1927), wobei weniger empfindliche Arten nur in der Nähe stark anfälliger Wirte in Mitleidenschaft gezogen werden sollen (Brunchorst, Rostrup, Waldie u. a.).

Große Bedeutung als krankheitsdisponierendem Faktor messen skandinavische Autoren (Jørsdal, 1929, Ferdinandsen und Jørgensen, 1938) dem *Lichtmangel* bei. Nach Ansicht der letzteren « hätte die ganze Katastrophe » (mit *P. austriaca* in Dänemark, vgl. o., S. 12 f.) « möglicherweise vermieden werden können, wenn man sich über den ausgeprägten Lichtbaumcharakter der österreichischen Föhre klar gewesen wäre und deshalb entweder auf großen Abstand gepflanzt oder die jungen Bestände stark verdünnt hätte » (l. c. S. 204, übers.). Aus eigener Erfahrung kann ich die Wichtigkeit dieses Faktors nicht bestätigen. Daß der Krankheitserreger auch in natürlichen Beständen nachgewiesen ist (z. B. mehrfach in Norwegen durch Jørsdal), ohne dort aber nennenswerten Schaden zu stiften, deutet darauf hin, daß in Aufforstungen besondere Verhältnisse vorliegen, die den Parasiten begünstigen und die Widerstandskraft des Wirts beeinträchtigen (vgl. hierzu Gäumann 1945).

Bekämpfungsmöglichkeiten sollten daher vor allem in der Richtung einer Dispositionsverhütung gesucht werden. Außerdem sollte man versuchen, durch frühzeitiges Eingreifen einer Massierung von Infektionsmaterial vorzubeugen. Über die mehrfach vorgeschlagene Bespritzung mit Fungiziden, die aus wirtschaftlichen Gründen wohl nur für besonders wertvolle Individuen in Betracht käme, liegen noch keine Erfahrungen vor.

## 2. *Crumenula abietina* in der Schweiz

Für das Gebiet der Schweiz existieren noch keine sicheren Angaben über das Triebsterben der *Pinus*-arten, und auch sein Erreger, *Crumenula abietina* Lgbg. = *Brunchorstia pinea* (Karst.) v. H. ist, soweit ich feststellen konnte, in keinem schweizerischen Herbar belegt. Es ist, wie gesagt, möglich, daß sich gewisse Angaben über «*Cenangium*-Schäden» zum Teil wenigstens auf *Crumenula* beziehen (B a d o u x 1922, W i l l e 1926). Nach der im folgenden zu besprechenden Verbreitung des Pilzes in Aufforstungen höherer Lagen halte ich es aber für sehr wahrscheinlich, daß er dort in früheren Jahren schon ähnliche Schäden verursacht hat, wie neuerdings in der Alberti-Aufforstung ob Davos.

### a) Allgemeines über alpine Aufforstungen

Die schweizerische Forstwirtschaft kann heute auf eine mehr als sechzigjährige Erfahrung der Aufforstung im Gebirge zurückblicken. Nach jahrhundertelanger Rodung, vornehmlich zum Zwecke der Alpgewinnung, bei der die Waldgrenze weit unter ihr klimatisch bedingtes Niveau herabgedrückt wurde, lehrten im vorigen Jahrhundert sich häufende Naturkatastrophen, daß dem Wald im Gebirge vor allem anderen Nutzen unentbehrliche Schutzfunktionen zukommen. Man erkannte auch bald, daß Kunstdämmen gegen Lawinen, Rutschungen, Wildbachüberschwemmungen u. a. Flickwerk bleiben, wenn sie nicht durch Aufforstungen ergänzt und konsolidiert werden. So setzte, nachdem das eidgenössische Forstgesetz von 1876 die finanzielle Basis geschaffen hatte, eine rege und ständig wachsende staatliche Aufforstungstätigkeit ein, die schöne Erfolge gezeitigt hat, wenn ihr auch Enttäuschungen nicht erspart blieben.

Für entstandene Rückschläge werden verschiedene Ursachen verantwortlich gemacht (vgl. z. B. J u n g o 1944). So ist neben besonderer Ungunst der klimatischen oder lokalen Verhältnisse hie und da auch auf Fehler der Anlage hinzuweisen, wie mangelhafte Bodenvorbereitung, Wahl ungeeigneter Holzarten, ungenügende Beachtung der Samenprovenienz u. ä. Von eigentlichen Pflanzenkrankheiten ist in diesem Zusammenhang kaum je die Rede, was aber ihre Bedeutung nicht ausschließen muß; da sie in der Regel nicht direkt bekämpfbar sind, treten sie im Interesse des Praktikers hinter den disponierenden Faktoren zurück, und ihre Symptome sind ihm meist zu wenig vertraut, als daß er sie selbst bestimmen könnte. (Nach eigener Erfahrung wird z. B. das Krankheitsbild des Triebsterbens vom Förster leicht als Frostschaden angesehen.)

### b) Die Alberti-Aufforstung und ihre Krankheitsgeschichte

Als erstes sicheres Beispiel einer alpinen Aufforstung, die nach anfänglich gutem Gedeihen starken Schaden durch das *Crumenula*-Triebsterben genommen hat, sei die Aufforstung *Alberti-Tobel ob Davos* im folgenden etwas eingehender beschrieben.

Die Aufforstung wurde in den Jahren 1910 bis 1923 nach Verbauung des reißenden und gefährlichen Alberti-Wildbachs angelegt, mit dem Zweck, eine weitere Erosion der steilen und rutschigen Tobeleinhänge zu verhindern (vgl. Tafel II) und die Wasserführung des Alberti-Baches zu regulieren. Sie umfaßt ein Gebiet von 50 ha in 1750 bis 2210 Meter Meereshöhe, alles ehemaliges Weideland, mit Ausnahme eines Waldstreifens von 3 ha im untersten Teil mit Fichte und etwas Lärche. Nach dem Projekt war die Pflanzung von ca. 300 000 Koniferen vorgesehen, davon 50 % Arven, 20 % Lärchen, 20 % Fichten und 10 % Bergföhren; für die Rüfengebiete sollte vor allem Alpenerle verwendet werden. Die Arve sollte also in der Aufforstung dominieren und namentlich in größerer Höhe den Hauptbestand bilden. (Es wurden dann allerdings wegen Schwierigkeiten in der Beschaffung von Pflanzmaterial weniger Arven und dafür mehr Bergföhren aufgebracht.) Das Saatgut wurde, soweit aus den Abrechnungen hervorgeht, hauptsächlich von der Klengenanstalt Zernez bezogen. Die Aufzucht erfolgte teils in Davos, teils in anderen bündnerischen Forstgärten.

Der weitaus größere Teil der Aufforstung liegt am linken Tobelhang mit ausgesprochener Südexposition und durchschnittlich 25 bis 30 % Steigung. Bei der kleinen Anpflanzung am Nordhang der gegenüberliegenden, steilern Tobelseite war die Aufforstungstätigkeit von Anfang an sehr erschwert: Schon in den Jahren 1923—25 wird der Abgang der jungen Pflanzen mit 70 bis 100 % angegeben, so daß hier nach einem erfolglosen Versuch mit ausgestreutem Legföhrensamen nur noch Laubhölzer gepflanzt wurden. Auf der linken Talseite dagegen betrug der Abgang nicht mehr als 30 %, das Jugendwachstum war befriedigend, und nach verschiedenen Nachbesserungen konnte 1932 die Arbeit im großen ganzen als abgeschlossen und gelungen betrachtet werden.

Erstmalig im Sommer 1936 beobachtet Herr Kreisförster G r e g o r i (Davos) in der linksseitigen Alberti-Aufforstung eine Erkrankung der Arven und Bergföhren, die sich im folgenden Jahr noch verschlimmerte. Material, das er zur Bestimmung an Herrn Prof. G ä u m a n n einsandte, zeigte nur den Schüttepilz *Lophodermium pinastri*. Im Herbst 1938 kam Herr Prof. G ä u m a n n auf Wunsch von Herrn G r e g o r i selbst nach Davos, stellte *Triebsterben* fest und fand auch zahlreiche Fruchtkörper einer *Crumenula* auf den kranken Arven und Bergföhren. Die damaligen

Assistenten Dr. E. A. Thomas und Dr. Ch. Terrier nahmen den Erreger in Reinkultur und führten an Topfpflanzen Infektionsversuche (Knospen- und Wundinfektionen) aus, die gelangen und zur Rückisolierung des Pilzes führten. Erste Bestimmungsversuche legten den Gedanken nahe, es handle sich bei der Davoser *Crumenula* um eine neue, von *Cr. abietina* Lgbg. abweichende Species. Im Frühjahr 1940 erhielt ich von Herrn Prof. Gäumann die Aufgabe, diesen Pilz näher zu untersuchen und zu beschreiben.

Inzwischen hatte die Krankheit weiter um sich gegriffen und im Sommer 1940, als ich die Aufforstung zum erstenmal besichtigte, wahrscheinlich ihren Höhepunkt erreicht. Oberhalb etwa 2000 m Höhe war es schwer, auch nur *eine* ganz gesunde Arve zu finden. Mehr als die Hälfte dieser Bäume war eingegangen, auch wenn die grünen Nadelspitzen frisch getöteter Exemplare noch Leben vortäuschten. Die Bergföhren wiesen ebenfalls Triebsterben-Symptome auf, litten aber weniger als die Arven. Weiter unten, wo die Arven schon stärker und höher gewachsen waren und auch im Mischungsverhältnis zurücktraten, zeigte die Krankheit eine weniger ernste Form; vor allem waren bei den größeren Exemplaren die Gipfeltriebe und obersten Zweige in der Regel pilzfrei.

Bei einer Besichtigung im folgenden Jahr hatte sich die Krankheit nicht mehr weiter ausgebreitet. Es waren offenbar keine neuen Fälle hinzugekommen, doch hatte sich das Aussehen bereits kranker Bäume eher verschlimmert. 1942 kam ich nicht nach Davos. 1943 bei einer letzten Besichtigung konnte man die Krankheit als erloschen bezeichnen. Der obere Teil der Aufforstung zeigte sich stark gelichtet, aber der ehemals so hervorstechende Farbton der geröteten Nadeln war nun völlig verschwunden. Nur noch die allenthalben verstreuten, entnadelten und pilzbedeckten Baumleichen erinnerten an die Epidemie. Es war mir trotz stundenlangen Suchens nicht möglich, auch nur einen einzigen Baum mit akutem Krankheitsbild aufzufinden. Wie sich die Aufforstung damals präsentierte, zeigt das vom gegenüberliegenden Hang aufgenommene Übersichtsbild (Tafel II). Am linken Bildrand, etwa in mittlerer Höhe, sieht man einen ganz kahlen Streifen, eine flache Mulde mit mastigem Graswuchs, die wohl früher dem Vieh als bevorzugte Lagerstätte gedient hat. Hier scheint sich der ursprüngliche Krankheitsherd zu befinden. Eine Ausbreitung der Krankheit von dieser Seite aus, wie sie von Beobachtern angegeben wird, glaubt man aus der Abbildung zu erkennen.

Bei der Diskussion über die Entstehungsgeschichte dieser Lokal-epidemie wird man m. E. kaum auf Fehler der Anlage hinweisen können. Daß die verwendeten Holzarten der Gegend und Höhenlage angemessen

waren, ist nicht zu bestreiten. Fichte und Lärche kommen im Aufforstungsgebiet selbst vor; spontane Legföhre findet sich im 2 km entfernten Schiatobel, wo sie an steilen, felsigen Hängen wächst; die Arve ist in der Landschaft Davos ebenfalls beheimatet, allerdings mehr in den südlichen Seitentälern des Landwassers, wo sie einen oberen Waldgürtel bildet, während sie auf der rechten Talseite mit vorwiegend südexponierten Hängen kaum vorkommt (vgl. die bei R i k l i [1909] wiedergegebene Waldkarte von Davos). Es sei aber in diesem Zusammenhang bemerkt, daß ich in einer Aufforstung oberhalb der Kleinen Scheidegg ebenfalls in Südostlage mitten unter uralten Wetterarven junge, gepflanzte Arven stark unter *Crumenula*-Triebsterben habe leiden sehen, also an einer Stelle, die sicher ursprünglich von dieser Baumart besiedelt war. Es liegt nahe, auf nachträgliche Veränderungen des Standortes hinzuweisen und zu fragen, ob es überhaupt möglich sei, auf einem durch jahrhundertelange Weidenutzung gründlich veränderten Boden in *einer* Generation den ehemaligen Klimax-Nadelwald wieder aufzubauen. — Zur Sortenfrage sei noch bemerkt, daß gerade bei der Arve, der am stärksten geschädigten Holzart, für Höhenlagen ungeeignete Standortsrassen nicht existieren dürften.

### c) Abweichende Merkmale des Davoser Krankheitserregers

Während die Krankheitssymptome der *Pinus*arten in der Alberti-Aufforstung in allen Einzelheiten zu dem wohlbekannten *Crumenula*-Triebsterben paßten, war der Krankheitserreger von Davos, wie gesagt, nicht ohne weiteres mit *Crumenula abietina* Lgbg. zu identifizieren. Die Hauptfruchtform stand zwar ganz gut in Einklang mit der Diagnose für *Cr. abietina*, hätte sich aber — je nach Autor — auch bei andern Species dieser Gattung einordnen lassen, wovon noch die Rede sein soll. Deutlich verschieden von *Brunchorstia pinea*, dem Konidienstadium von *Crumenula abietina*, zeigte sich aber die Nebenfruchtform der Davoser *Crumenula*. *Br. pinea* besitzt nämlich 4zellige Konidien, die der Davoser *Brunchorstia* waren dagegen meist 8zellig; außerdem waren sie länger, als für *Br. pinea* angegeben wird, und näherten sich, wenn man dieses Merkmal allein für sich betrachtet, schon *Br. gibbosa* Wr., einer seltenen Art, die später ebenfalls behandelt werden wird.

Nun ist allerdings zu sagen, daß die Literaturangaben über die Sporenänge von *Br. pinea* stark untereinander abweichen, wie die Zusammenstellung in Tabelle 1 zeigt. 40  $\mu$  Länge wird von vier Autoren als Mittelwert bezeichnet, bildet aber in sechs anderen Zitaten die obere Grenze der Sporengröße und fällt sogar in zwei weiteren Diagnosen außerhalb der Variationsbreite. Im Extremfall (D o r o g i n 1911, und

**Tab. 1** Literaturangaben über *Brunchorstia pinea*

Autor	Länge (μ)	Septierung (Zellen)
Karsten (1884, S. 58) . . . . .	— 22—40	4 —
Brunchorst (1888, S. 12) . . . . .	40 33—50	4 3—6
Brunchorst (1888, S. 14) . . . . .	— 30—40	4 3—6
Eriksson (1891, S. 298) . . . . .	— 33—50	— 4—5
Schwarz (1895, S. 61) . . . . .	— 24—40	4 2—6
Dorogin (1911, S. 106) . . . . .	— 22—30	— 2—4
Lagerberg (1912, S. 162) . . . . .	— 20—40	— 2—6
Lagerberg (1913, S. 201) . . . . .	— 22—43	4 2—6
Diedicke (1915, S. 755) . . . . .	— 22—43	— 3—5
Weir (1921, S. 168) . . . . .	— 23—38	— 4—6
Liese (1922, S. 227) . . . . .	— 30—40	4 —
Waldie (1926, S. 122) . . . . .	40 —	4 3—6
Van Luijk (1927, S. 53) . . . . .	— 22—50	— 4—5
Biourge (1928, S. 70) . . . . .	40 35—50	4 —
Jørstad (1929, S. 4) . . . . .	40 —	4 s. Text
Ferdinandsen und Jørgensen (1938, S. 199) . . . . .	— 25—40	4 —

Biourge (1928) berühren sich die Variationsbereiche nicht einmal mehr, obwohl sie sich doch auf die gleiche Species beziehen sollen! Ohne statistische Hilfsmittel konnte man hier nichts entscheiden.

Bei der Septierung dagegen besteht Einstimmigkeit, indem nach allen Autoren 4zellige (=3septierte) Sporen die Hauptfraktion von *Br. pinea* bilden. Als obere Grenze der Variabilität gelten 5 bis 6 Zellen je Spore. Der einzige, der noch höher septierte Sporen gesehen hat, ist Jørstad. Er schreibt: « Sporen gewöhnlich mit 3, doch auch nicht selten 5 Septen (selten weniger als 3 oder mehr als 5) » (1929, S. 4). Interessant ist auch seine Fig. 3 mit a) Sporen auf *Pinus montana* neben b) Sporen auf *Pinus Cembra*; die Sporen auf *P. montana* sind vier- bis sechszellig abgebildet, während die von *P. Cembra* unter 6 Exemplaren auch zwei siebenzellige aufweisen und im Durchschnitt etwas länger erscheinen; im Text wird hierüber aber nichts erwähnt. — Es war also recht auffällig, wenn im Davoser Material die achtzelligen Sporen vorherrschten, eine Septierungsklasse, die bei *Brunchorstia pinea* noch nirgends beobachtet oder jedenfalls erwähnt worden ist.

Ein Vergleich zwischen authentischem *Crumenula*-Material und solchem aus Davos wurde durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. C. A. Jørgensen, Kopenhagen, ermöglicht, der selbst gesammelte Herbarproben aus Dänemark zur Verfügung stellte. Die Sendung umfaßte *Crumenula abietina* Lgbg., Haupt- und Nebenfruchtform, *Cr. pini-*

*cola* (Rebent.) Karst. und *Cr. sororia* Karst. Nähere Angaben finden sich weiter unten in einer Zusammenstellung des untersuchten Herbarmaterials (S. 28 f.).

In Abb. 1 und 2 sind Konidien von *Brunchorstia* aus Dänemark (17)<sup>5</sup> solchen aus Davos (22) gegenübergestellt. Abgesehen von Länge und Septierung sind sie in der Form einander recht ähnlich. Das Ergebnis einer Messung bzw. Auszählung von je 200 Exemplaren ist in Tabelle 2 zusammengefaßt und in Abb. 3 und 4 dargestellt.

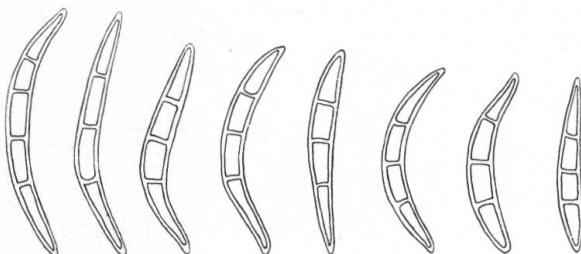


Abb. 1  
Konidien von  
*Crumenula abietina* aus Däne-  
mark (17). Vergr. 730mal.

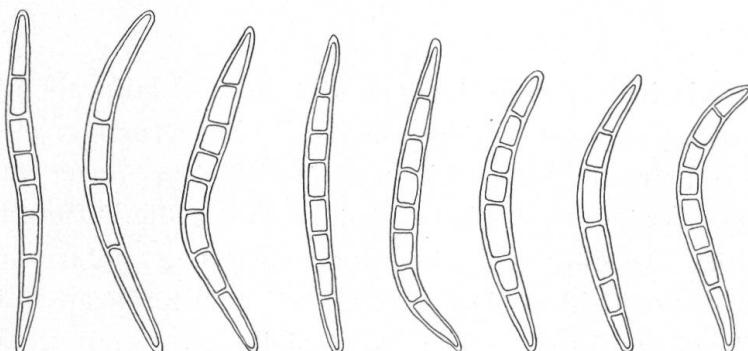


Abb. 2  
Konidien von  
*Crumenula abietina*  
aus Davos (22).  
Vergr. 730mal.

Zur Berechnung wurden folgende Formeln benutzt :

$$M = A + b \text{ Spielräume}; b = \frac{\Sigma pa}{n}; \sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2};$$

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}; \text{Diff} = M_1 - M_2; m_{\text{Diff}} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}; \text{ wobei}$$

A = Ausgangspunkt für die Mittelwertberechnung; a = Abweichung einer Variante von A in Spielräumen ausgedrückt; p = Frequenz; (vgl. J o h a n n s e n 1926, S. 723—725).

<sup>5</sup> Die eingeklammerten Zahlen bedeuten hier und im folgenden die Laufnummern der mikroskopischen Präparate; sie verbinden zwischen Belegmaterial, Text, Tabellen und Abbildungen.

**Tab. 2** Vergleich zwischen Konidien von *Crumenula abietina* aus Dänemark und aus Davos.

n	Lf. Nr. . . . . Herkunft . . . . . Anzahl beobacht. Sporen	(17) Dänemark 200	(22) Davos 200
	Merkmal . . . . .		Sporen-Länge
$M \pm m$ $Diff \pm m_{Diff}$	Mittelwert ( $\mu$ ) . . . . . Differenz der Mittelwerte	$31,6 \pm 0,30$ $13,3 \pm 0,44$	$44,9 \pm 0,32$
	Merkmal . . . . .		Septierung
$M \pm m$ $Diff \pm m_{Diff}$	Mittelwert (Zellen je Spore) . . . . . Differenz der Mittelwerte	$4,07 \pm 0,03$ $3,50 \pm 0,07$	$7,57 \pm 0,07$

Der Unterschied zwischen zwei Mittelwerten kann erst dann als gesichert betrachtet werden, wenn er mindestens drei- bis viermal größer ist als sein mittlerer Fehler. Im Vergleich von *Brunchorstia pinea* aus Dänemark mit *Brunchorstia* aus Davos beträgt nach Tab. 2 die Differenz bei der Sporenlänge das Dreißigfache, bei der Septierung sogar das Fünfzigfache ihres mittleren Fehlers. Die beobachteten Differenzen sind also « bedeutsam ». Über ihre Natur ist damit aber nichts ausgesagt, denn sie können ebensowohl genotypisch als auch phänotypisch bedingt sein; für die Systematik dürfen aber selbstverständlich nur erbliche Eigenschaften herangezogen werden. — Beide Möglichkeiten seien im folgenden kurz diskutiert.

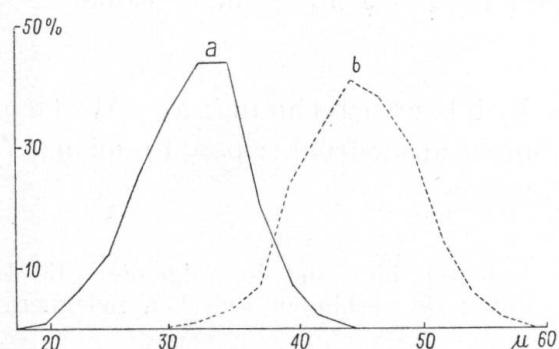


Abb. 3  
Länge der Konidien von  
*Crumenula abietina*. a aus Dänemark (17), b aus Davos (22).

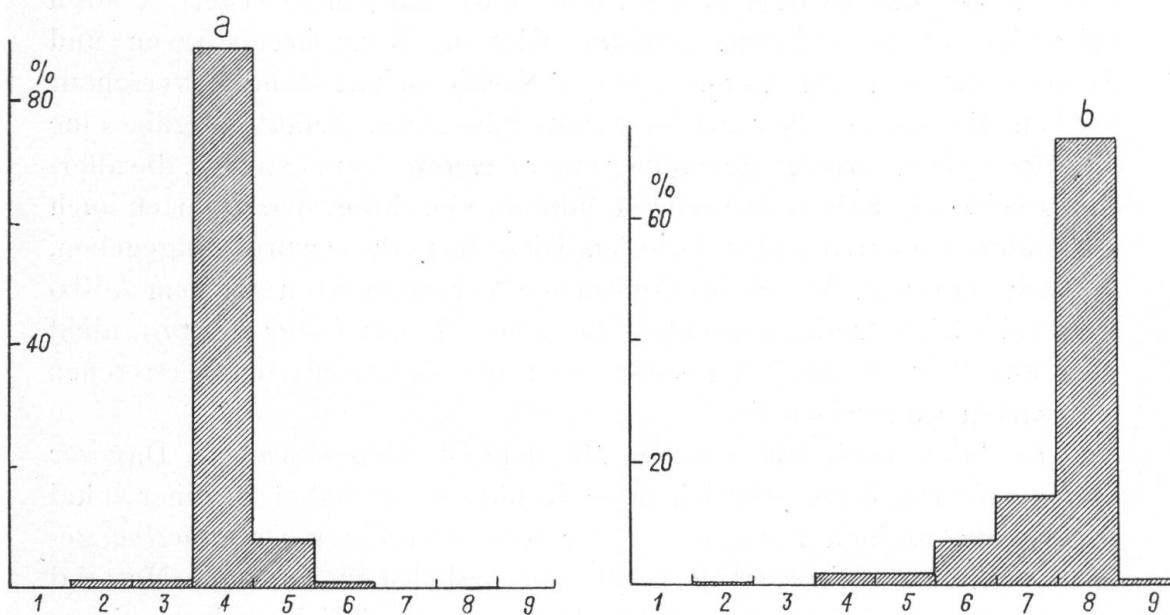


Abb. 4

Septierung der Konidien von *Crumenula abietina*. *a* aus Dänemark (17),  
*b* aus Davos (22).

#### d) Verbreitung in der Schweiz

Das Nächstliegende dürfte sein, an einen Unterschied im Reifegrad zu denken, daß also die achtzelligen Konidien entwickelter wären als die vierzelligen und daher sowohl größer als auch stärker septiert. Dann sollte aber auch eine enge Korrelation bestehen zwischen Größe und Septierung, was nicht der Fall ist (s. u.). Außerdem sind alle Septierungsklassen keimfähig, selbst schon unseptierte Sporen. Schließlich müßte es ein großer Zufall sein, wenn alle bisherigen Autoren nur Material eines ganz bestimmten Reifezustandes beobachtet hätten.

Auch Unterschiede im Substrat könnten Verschiedenheiten der Sporen verursachen, etwa verschiedene Wirtsarten oder verschiedene Organe, auf denen sich die Fruchtkörper bilden. Solche Unterschiede sind aber im obigen Vergleich zwischen dänischem und schweizerischem Material ausgeschaltet, da die Fruchtkörper in beiden Fällen auf der Rinde dünner Zweige von *Pinus silvestris* gewachsen waren.

Nun zeigte sich anderseits schon zu Beginn dieser Untersuchung, daß auch die «echte» *Brunchorstia pinea* in der Schweiz vertreten ist. Aus einem Privatpark in Winterthur wurden im Sommer 1940 triebsterbenkranke Zweige von *Pinus austriaca* zur Bestimmung an unser Institut eingesandt mit Pyknidien, deren Sporen (6) in Länge und Septierung gut mit dem dänischen Vergleichsmaterial übereinstimmten. Auf-

fallend war, daß in dem Winterthurer Park nur einige Österr. Föhren erkrankt waren, während gemeine Kiefern, Bergföhren, Arven und Stroben, die zum Teil in unmittelbarer Nachbarschaft standen, verschont blieben. Es wurde daher die Möglichkeit ins Auge gefaßt, es gäbe eine *austriaca*-Form (4zellig) gegenüber einer *Cembra*-Form (8zellig), die allerdings beide die Fähigkeit besitzen müßten, von ihren Spezialwirten auch auf andere *Pinus*arten überzugreifen. Diese Hypothese wurde aufgegeben, als sich bei einem Besuch im Forstlichen Versuchsgarten auf dem Adlisberg bei Zürich 4zellige, «echte» *Br. pinea* (7) auf *Pinus Cembra*, nicht aber auf *P. austriaca* noch sonst einer der dort zahlreich vertretenen *Pinus*arten nachweisen ließ.

Es blieb noch die weitere Möglichkeit, daß etwa die Davoser *Crumenula* mit ihren abweichenden Konidienmerkmalen zu einer lokal begrenzten, alpinen Form neben der weitverbreiteten *Cr. abietina* gehörte. Um dies nachzuprüfen, mußte an möglichst vielen Orten Material gesammelt und untersucht werden. Dabei war natürlich auch die Frage von Interesse, ob die Schäden der Alberti-Aufforstung einen vereinzelten Sonderfall darstellten, oder ob ähnliches auch anderswo zu beobachten sei. Schließlich wollten wir versuchen, einige in der Literatur erwähnte Aufforstungsschäden, deren Ursache nicht restlos abgeklärt schien, nachträglich auf *Crumenula* zurückzuführen; es handelte sich dabei um folgendes :

In einer Monographie, auf die uns Herr Direktor B u r g e r hinwies, «Beiträge zur Kenntnis der Bergkiefer mit besonderer Berücksichtigung ihrer Erkankung in Aufforstungen» berichtet F. F a n k h a u s e r (1926) über Verheerungen an aufgeforsteten *Pinus montana* im Gebiet der Selibühlkette 1914/15. Ähnliche Erscheinungen seien auch andernorts aufgetreten. Er führt sie auf zu große Bodenfeuchtigkeit zurück, und die ausführlich geschilderten Krankheitssymptome (S. 50 u. 54 ff.) haben gewiß nichts mit dem Triebsterben zu tun. Weiter unten (S. 62) heißt es dann aber, daß «auch an der Selibühlkette neben den infolge übermäßiger Bodennässe zugrunde gegangenen Pflanzen solche vorkommen, die, wie die völlig abgestorbenen ein- und mehrjährigen Trieben mit eingetrockneten Knospen und am Zweigesitzen bleibenden Nadeln erkennen lassen, entschieden durch ein anderes Übel getötet wurden. Da die Meereshöhe hier 1500 bis 1650 Meter nur ausnahmsweise übersteigt, so war diese wohl weniger ausschlaggebend als der große Unterschied zwischen dem kontinentalen Klima des Münstertales als Herkunftsland des Saatgutes und dem ozeanischen Klima der niederschlagsreichen Selibühlkette.» Worin dieses tödliche «andere Übel» bestand, als welches ozeanisches Klima und falsche Standorttrasse allein wohl kaum in Frage kommen, wird

nicht ausgeführt. Daß die beschriebenen Symptome auf die Knospen- und Zweigdürre der *Pinus*-arten passen, ist nicht von der Hand zu weisen.

Im Sommer 1940 wurden neben den Davoser Pflanzungen Alberti-Tobel, Schatzalp und Schiahorn-Dorfberg an folgenden Orten Aufforstungen besucht: Selibühl mit Girisberg und Heitihubel; Alp Bustiglen und benachbarte bei der Kleinen Scheidegg; Schynige Platte; Einzugsgebiet des Lamm- und Schwanderbachs bei Brienz; Teufimattalp bei Flühli; Gruonbachgebiet ob Flüelen; Alp Grüm ob Cavaglia; außerdem im Sommer 1942 eine ältere Arvenpflanzung beim Hotel Riggi-Scheidegg.

An allen diesen Orten konnte *Crumenula abietina* und das Triebsterben der *Pinus*-arten nachgewiesen werden; hie und da recht bösartig, so am Brienzer Rothorn, auf der Kleinen Scheidegg, auf der Alp Grüm. Nirgends aber war ein ähnlich epidemisches Auftreten festzustellen, wie in der Alberti-Aufforstung ob Davos. Nun sind ja die meisten der besuchten Aufforstungen älter als diese, und es ist nicht ausgeschlossen, daß mancherorts ähnliche Epidemien in früheren Jahren stattgefunden haben. Spuren früherer Schäden waren vielfach vorhanden, über deren Ursache sich aber nachträglich keine sicheren Feststellungen mehr machen lassen.

Über Standortsunterschiede können daher auch nur Vermutungen geäußert werden. So scheint sich die Krankheit mit zunehmender Meereshöhe zu verschlimmern. Südexposition scheint am meisten der Krankheit ausgesetzt. Bodennässe scheint zumindest nicht krankheitsfördernd zu wirken; jedenfalls waren in den feuchtesten Lagen (Gruonbach und Teufimatt) die Arven am wenigsten von *Crumenula* befallen. Fast pilzfrei zeigte sich auch die jüngste Aufforstung, Schiahorn-Dorfberg ob Davos (beg. 1924).

Das Vorkommen auf spontan gewachsenen Bäumen kann ich mit *Pinus silvestris* und *Pinus montana* auf der Schynigen Platte belegen; der Nachweis von *Crumenula abietina* auf Arve in natürlichen Beständen steht vorläufig noch aus. Bei einer Begehung des Stazerwaldes zwischen Surovas und Pontresina fand ich zwar einige Zweige mit Symptomen wie beim Triebsterben, aber keine Fruchtkörper. Gleiches gilt für Zweigproben, die ich freundlicherweise zugesandt erhielt, so von Herrn Kreisförster Campelli aus Waldungen des linken Talhanges bei Celerina und St. Moritz (24. 8. 1940), Herrn Prof. Dr. Leibundgut aus dem Gotthardgebiet (Sommer 1941), Herrn Kantonsoberförster Dr. Öchslin aus dem Aletschwald (23. 7. 1941) und Herrn Kantonsforstinspektor Loreta aus Aufforstungen oberhalb Verbier (13.8.1941).

### e) Morphologische Untersuchungen

Bei den beschriebenen Exkursionen konnte ein reichhaltiges Fruchtkörpermaterial für morphologische Untersuchungen gesammelt werden. In der folgenden Liste sind die im Herbar der Eidg. Techn. Hochschule aufbewahrten Exsiccata zusammengestellt.

Belegmaterial im Herbar E. T. H.

#### *Crumenula abietina* Lagerberg

##### 1. Hauptfruchtform :

###### a) auf *Pinus Cembra*.

- Kt. Graubünden, Davos. Verbauungen oberhalb Schatzalp. 9.9.1938. leg. E. Gäumann.  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Schatzalp II (beim Skilift) 7.8.1940 (!).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 14.8.1940 (!).  
 Kt. Graubünden. Aufforstung Alp Grüm. 22.8.1940 (!).  
 Kt. Bern. Aufforstung Selibühl. 22.9.1940 (!) (mit *Pineus sibiricus*).  
 Kt. Schwyz. Kleine Arvenaufforstung auf Rigi-Scheidegg. 14.6.1942 (!).

###### b) auf *Pinus montana*.

- Kt. Graubünden, Davos. Beim Sanatorium Schatzalp. 7.8.1940 (!) (56).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 14.8.1940 (!) (73).  
 Kt. Bern. Aufforstung Girisberg SE Selibühl. 22.9.1940 (!) (auf Verbänderung) (51) (52).  
 Kt. Bern. Aufforstung Selibühl. 22.9.1940 (!) (mit Krebsstellen).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 29.7.1941 (!).

###### c) auf *Picea excelsa*.

- Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Schatzalp am Weg nach Lochalp. 13.8.1943 (!) (Haupt- und Nebenfruchtform unmittelbar nebeneinander) (49).

###### d) auf *Pinus nigra* var. *austriaca*.

- Dänemark. Tisvilde Hegn. 15.5.1931. leg. C. A. Jørgensen sub nom. *Crumenula pinea* (Karst.) C. A. J. n. comb.

##### 2. Nebenfruchtform :

(= *Brunchorstia pinea* [Karst.] v. Höhnel.)

###### a) auf *Pinus silvestris*.

- Dänemark. Rudeskov. 3/1931. leg. C. A. Jørgensen (16) (17).  
 Kt. Graubünden. Davos. Beim Sanatorium Schatzalp. 17.8.1940 (!) (auf Nadeln)  
 Kt. Bern. Schynige Platte (spontan). 24.9.1940 (!) (auf Nadeln und Zweigen) (13).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 29.7.1941 (!) (Nadeln und Zweige).

###### b) auf *Pinus Cembra*.

- Kt. Graubünden, Davos. Verbauungen oberhalb Schatzalp. 9.9.1938. leg. E. Gäumann (auf Zweigen) (11).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 24.6.1940. leg. E. Gäumann (auf Nadeln) (8).  
 Kt. Uri. Aufforstung Gruonbach ob Flüelen. 1.8.1940 (!) (auf Zweigen und Nadeln) (4) (5) (19).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Schatzalp I. 10.8.1940 (!) (auf Nadeln).  
 Kt. Graubünden, Davos. Kurpark. 12. u. 17.8.1940 (!) (auf Nadeln und Knospen).  
 Kt. Graubünden. Aufforstung Alp Grüm. 22.8.1940 (!) (auf Nadeln) (20).

- Kt. Zürich. Forstlicher Versuchsgarten Adlisberg/Zürich. 4.9.1940 (!) (auf Nadeln und Knospen) (7).  
 Kt. Bern. Aufforstung Selibühl. 22.9.1940 (!) (auf Nadeln) (14) (12).  
 Kt. Bern. Kleine Scheidegg. Aufforstung Burstiglen. 23.9.1940 (!) (auf Nadeln).  
 Kt. Luzern. Aufforstung Teufimatt. 27.9.1940 (!) (auf Nadeln) (15).  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 27.10.1940 (!) (auf Nadeln) (9).  
 Kt. Schwyz. Kleine Arvenaufforstung auf Rigi-Scheidegg. 14.6.1942 (!) (auf Nadeln).  
 Kt. Schwyz. Kleine Arvenaufforstung auf Rigi-Scheidegg. 21.9.1943 (!) (auf Nadeln).

c) auf *Pinus montana*.

- Kt. Graubünden, Davos. Verbauungen oberhalb Schatzalp. 9.9.1938. leg. E. G a u m a n n (auf Zweigen).  
 Kt. Bern. Schynige Platte (spontan). 24.9.1940 (!). Auf Zweigen.  
 Kt. Graubünden, Davos. Aufforstung Alberti-Tobel. 14.8.1940 (!) (auf Nadeln) (3).

d) auf *Pinus nigra* var. *austriaca*.

- Kt. Zürich, Winterthur. Zur «Eichholtern», Rosenberg. 6. u. 7.1940 (!) (auf Nadeln) (6).  
 Kt. Zürich, Winterthur. Zur «Eichholtern», Rosenberg. 7.1940 (!) (auf Zweigen).

e) auf *Pinus strobus*.

- Kt. Bern. Brienzer Rothorn. Aufforstung Lamm- und Schwanderbach. 25.9.1940 (!) (auf Zweigen) (18).

f) auf *Picea excelsa*

- s. Hauptfruchtform (50).

Zur M e t h o d i k sei bemerkt : Präparate wurden hergestellt durch Zerdrücken eines ganzen Fruchtkörpers (Apothecium oder Pyknidie) auf dem Objektträger in einem Tropfen Baumwollblau in Milchsäure (Bleu lactique nach D o p und G a u t i é [1928], S. 31). Nach Auflegen des Deckglases wurde mit einem Streichholz bis zum Erscheinen von Kochblasen erhitzt. Die Wahl des Objektivs richtete sich nach der zu messenden Größe; so wurde z. B. die Konidien-Länge mit Zeiß Trockenobj. D, 40  $\times$  (1 Teilstrich des Okulars = 2,45  $\mu$ ) gemessen, die Konidien-Breite mit Reichert Ölimmersion 1,5 mm, 124  $\times$  (1 T. = 0,81  $\mu$ ). Entsprechendes gilt für die Ablesegenauigkeit (ganze oder halbe Teilstriche). Alle vergleichbaren Größen (also z. B. die Länge aller Konidien) wurden aber auf die gleiche Art gemessen. Es wurden nur ungekeimte, heile Sporen berücksichtigt. Es wurden nur solche Ascii gemessen, die schon und noch alle acht entwickelten Sporen enthielten. Für die Berechnung der Angaben vgl. S. 23. Wo nicht etwas anderes vermerkt ist, wurden je 200 Individuen ausgezählt oder gemessen.

Die Messungen der Konidien sind in Tab. 3—5, die der Ascii und Ascosporen in Tab. 20—24, S. 49 f., zusammengefaßt. Das Material ist jeweils nach steigenden Mittelwerten angeordnet.

**Tab. 3** Länge der Konidien von *Crumenda abietina* (in  $\mu$ )

Herkunft	Nr.	12,3	14,7	17,2	19,6	22,1	24,5	27,0	29,4	31,9	34,3	36,8	39,2	41,7	44,1	46,6	49,0	51,5	53,9	56,4	58,8	61,3	63,7	$M \pm \sigma$
Selbühl	(14)	1	2	6	8	21	26	30	28	17	19	7	4	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29,8 $\pm$ 6,4
Rudeskov (Dm.)	(16)	—	—	1	4	19	40	45	32	32	20	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30,6 $\pm$ 4,2
Rudeskov (Dm.)	(17)	—	—	—	1	6	12	25	36	44	21	8	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31,6 $\pm$ 4,3
Selbühl	(12)	—	—	—	—	—	8	23	47	62	40	13	5	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	31,7 $\pm$ 3,5
Zürich	(7)	—	1	—	1	1	11	16	24	42	48	32	16	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—	33,0 $\pm$ 4,6
Winterthur	(6)	—	—	—	2	3	5	9	18	32	36	43	28	13	7	4	—	—	—	—	—	—	—	34,9 $\pm$ 5,2
Davos	(8)	—	—	—	—	1	1	13	9	30	26	39	45	21	9	5	1	—	—	—	—	—	—	36,4 $\pm$ 4,9
Davos	(9)	—	—	—	1	3	4	7	9	14	13	29	35	23	21	5	3	2	2	—	—	—	—	36,6 $\pm$ 6,8
Brienz Rothorn	(18)	—	—	—	—	—	—	8	12	23	53	43	36	17	8	—	—	—	—	—	—	—	—	38,0 $\pm$ 4,0
Gruonbach	(4)	—	—	—	—	1	—	1	1	5	13	20	33	46	30	24	18	6	2	—	—	—	—	42,0 $\pm$ 5,1
Teufimatt	(15)	—	—	—	—	—	—	1	2	11	22	32	48	40	24	12	5	3	—	—	—	—	—	42,2 $\pm$ 4,5
Davos	(50)	—	—	—	—	—	—	1	1	4	7	21	31	44	43	27	13	3	4	1	—	—	—	42,3 $\pm$ 4,7
Gruonbach	(19)	—	—	—	—	—	—	1	5	12	19	36	35	44	23	18	4	2	1	—	—	—	—	42,3 $\pm$ 4,8
Alp Grüm	(20)	—	—	—	—	—	—	1	5	6	19	40	38	37	35	14	4	1	—	—	—	—	—	44,8 $\pm$ 4,4
Davos	(22)	—	—	—	—	—	—	1	3	7	24	33	41	38	30	15	6	2	—	—	—	—	—	44,9 $\pm$ 4,5
Schynige Platte	(13)	—	—	—	—	—	—	1	1	4	4	10	14	30	30	35	14	3	1	2	1	—	—	45,0 $\pm$ 5,3
Davos	(1)	—	—	—	—	—	—	—	1	2	11	13	30	49	42	30	16	4	2	—	—	—	—	45,2 $\pm$ 4,4
Gruonbach	(5)	—	—	—	—	—	—	—	3	5	10	17	20	37	37	31	19	8	6	3	—	1	—	45,6 $\pm$ 5,9
Davos	(3)	—	—	—	—	—	—	—	3	8	23	28	37	35	22	20	16	4	3	1	—	—	—	45,9 $\pm$ 5,4

**Tab. 4** Septierung der Konidien von *Crumenula abietina* (Zellen je Spore)

Herkunft	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mittel	Mode
Selibühl . . .	(14)	3	35	13	128	12	5	3	1	—	—	3,7	4
Zürich . . .	(7)	—	9	5	182	3	—	1	—	—	—	3,9	4
Rudeskov (Dm.)	(17)	—	2	2	178	16	2	—	—	—	—	4,1	4
Rudeskov (Dm.)	(16)	—	2	3	169	20	5	1	—	—	—	4,1	4
Winterthur . .	(6)	—	1	1	112	36	31	10	9	—	—	4,8	4
Selibühl . . .	(12)	—	3	1	98	47	28	19	4	—	—	4,8	4
Brienzer Rothorn	(18)	11	13	6	42	41	64	20	3	—	—	4,9	6
Davos . . . .	(3)	4	22	3	78	8	12	27	46	—	—	5,1	4
Gruonbach . .	(5)	2	18	7	55	26	21	30	41	—	—	5,4	4
Teufimatt . . .	(15)	25	21	2	29	3	6	14	95	5	—	5,7	8
Schynige Platte .	(13)	5	11	—	68	8	4	16	87	1	—	5,9	8
Alp Grüm . . .	(20)	2	10	4	33	10	36	59	46	—	—	6,1	7
Gruonbach . . .	(19)	—	5	—	50	8	36	36	65	—	—	6,2	8
Davos . . . . .	(11)	—	—	—	52	12	32	33	71	—	—	6,3	8
Davos . . . . .	(8)	10	10	1	14	6	32	46	81	—	—	6,4	8
Davos . . . . .	(10)	3	4	2	26	9	29	43	84	—	—	6,5	8
Davos . . . . .	(50)	2	7	—	16	11	27	43	94	—	—	6,7	8
Davos . . . . .	(9)	—	1	—	39	12	18	14	114	2	—	6,8	8
Gruonbach . . .	(4)	—	—	1	11	15	21	47	105	—	—	7,1	8
Davos . . . . .	(1)	1	1	—	8	7	16	35	132	—	—	7,3	8
Davos . . . . .	(2)	—	2	3	13	2	11	23	121	21	4	7,5	8
Davos . . . . .	(22)	—	1	—	4	3	14	29	147	2	—	7,6	8
Total %		1,5	4,0	1,2	31,9	7,2	10,2	12,5	30,6	0,7	0,1	—	—

**Tab. 5** Breite der Konidien von *Crumenula abietina* (in  $\mu$ )

Herkunft	Nr.	2,42	2,83	3,23	3,64	4,04	$M \pm \sigma$
Rudeskov (Dm.) . . .	(17)	37	100	60	3	—	$2,89 \pm 0,29$
Rudeskov (Dm.) . . .	(16)	8	78	106	8	—	$3,06 \pm 0,26$
Davos . . . . .	(41)	16	54	118	12	—	$3,08 \pm 0,29$
Winterthur . . . . .	(6)	—	7	122	66	5	$3,37 \pm 0,24$
Alp Grüm . . . . .	(20)	1	9	113	76	1	$3,37 \pm 0,24$

Wie man aus der Längenmessung an Sporen aus 19 verschiedenen Pyknidien (Tab. 3) sieht, ergibt sich eine gleichmäßige Übergangsreihe von einem Extrem zum anderen. Während die Standardabweichung im Durchschnitt  $4,9 \mu$  beträgt, ist der Abstand zwischen zwei benachbarten Mittelwerten nie größer als  $4,0 \mu$ . Eine Trennungslinie könnte nirgends gezogen werden. Entsprechendes gilt für die Septierung (Tab. 4), wo

von annähernd rein vierzelligen bis zu annähernd achtzelligen Serien alle Zwischenstufen vertreten sind<sup>6</sup>.

Bemerkenswert ist, wie übrigens auch innerhalb einzelner Serien gezeigt werden könnte, daß Sporengröße und Septenzahl nicht parallel gehen müssen; so nehmen zum Beispiel die Reihen (3) und (5) bei der Länge den obersten Rang ein, während sie bei der Septierung an mittlerer Stelle erscheinen und 4zellige Hauptfraktionen aufweisen. Die Gruppierung ist also je nach Kriterium eine andere.

Zieht man schließlich noch die Legende (Liste des Belegmaterials) zum Vergleich heran, die 15 Lokalitäten, 6 verschiedene Matrices (zur Hälfte Nadeln, zur Hälfte Rinde als Substrat), 6 verschiedene Jahrgänge und 6 verschiedene Monate des Jahres umfaßt, so ergeben sich keine Aufschlüsse oder Anhaltspunkte. Einzig das folgende läßt sich mit allem Vorbehalt feststellen: In beiden Tabellen (Länge und Septierung) stehen die gleichen sechs Laufnummern an erster Stelle, nämlich (6), (7), (12), (14), (16) und (17). Der Herkunft nach sind das neben dem dänischen Vergleichsmaterial die Proben aus dem Schweizerischen Mittelland (Winterthur 500 m ü. M., Adlisberg 600 m ü. M.) sowie aus dem Selibühlgebiet (1400—1600 m ü. M.); alle übrigen stammen aus alpinen Lagen mit mindestens 1700 m Meereshöhe. Sollte also doch eine alpine Form existieren? Aber wie wäre sie abzugrenzen? (Bei der Hauptfruchtform [Tab. 20—24] sind ja auch keine größeren Differenzen sichtbar.) Oder sollten Faktoren, die mit steigender Meereshöhe wirksam werden, Änderungen in der Gestaltung der Sporen hervorbringen?

Zur Entscheidung dieser Fragen reicht unser Material nicht aus; zudem wäre es fruchtbarer, sie experimentell zu untersuchen. Für *Fusarium* liegen entsprechende Arbeiten ja bereits vor, die eine Abhängigkeit der für die Systematik dieser Formgattung besonders wichtigen Sporenmerkmale von Außenfaktoren erbracht haben. So konnte H a r t e r (1939) nachweisen, daß Kulturen von *Fusarium*-arten, die im Dunkeln aufbewahrt wurden, kleinere und weniger septierte Konidien hervorbrachten als entsprechende Kulturen am Licht. Mit *Brunchorstia*

<sup>6</sup> Es sei hier bemerkt, daß Mittelwert und Streuung für die *Septierungskurven* wenig aussagen. Wie nämlich sowohl aus jeder Einzelserie wie auch besonders aus der prozentualen Verteilung aller Messungen auf die einzelnen Septierungsklassen (Tab. 4, unterste Reihe) ersichtlich ist, gruppieren sich die Klassenfrequenzen nicht nach dem Schema der Glockenkurve symmetrisch um einen Mittelwert, sondern die Kurven sind hier asymmetrisch und mehrgipflig. Die Klassen mit 2, 4 und 8 Zellen je Spore, also die Zweierpotenzen, sind nämlich gegenüber ihren Nachbarwerten deutlich bevorzugt. Das ist wohl so zu deuten, daß die Septierung normalerweise symmetrisch und in Teilungsschritten erfolgt, während jede andere Septenverteilung eine Abweichung von der Regel darstellt und entsprechend seltener vorkommt. Charakteristischer als der Mittelwert dürfte für die Septierung die *Lage des Häufigkeitsmaximums* (Mode) sein, die jeweils angegeben wurde.

könnte man ähnliche Versuche anstellen, da es nach v. L u i j k (1928, S. 54) Mittel geben soll, die Fruktifikation dieses Pilzes in Kultur anzuregen.

Eigene Versuche in dieser Richtung wurden nicht unternommen, doch können noch Sporenmessungen von 3 Pyknidien mitgeteilt werden, die in Kultur entstanden sind. Die eine lieferte *Crumenula abietina* Lgbg. aus dem Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, eine Isolierung von J ø r g e n s e n aus Dänemark, die anderen beiden stammen von Davoser Isolierungen. Da die Fruktifikation hier zufällig erfolgte, sind Wachstumsbedingungen und Alter der Kulturen nicht dieselben; dennoch sind sie besser vergleichbar als die unkontrollierbaren Entstehungsbedingungen in der Natur. Es ist interessant, daß sich in Kultur bei beiden Stämmen ähnliche Unterschiede in Sporengroße und Septierung (Tab. 6—7) ergaben, wie die oben behandelten. Dazu kommen noch im folgenden zu beschreibende Unterschiede in Wachstumsgeschwindigkeit und Farbe der Kulturen.

**Tab. 6** Länge der Konidien zweier Stämme von *Crumenula abietina* in Kultur (in  $\mu$ )

Stamm	Nr.	14,7	17,2	19,6	22,1	24,5	27,0	29,4	31,9	34,3	36,8	39,2	41,7	44,1	46,6	49,0	51,5	53,9	56,4	n	$M \pm \sigma$
Dänemark . . . (60)		2	—	2	3	5	9	14	26	25	37	22	18	15	11	7	3	1	—	200	$36,6 \pm 7,0$
Davos . . . (62)		—	—	—	—	1	3	4	11	17	24	32	29	15	7	3	2	2	—	150	$39,1 \pm 5,3$
Davos . . . (61)		—	—	—	—	—	5	8	18	22	34	41	31	23	8	5	5	5	200	$43,7 \pm 5,3$	

**Tab. 7** Septierung der Konidien zweier Stämme von *Crumenula abietina* in Kultur (Zellen je Spore)

Stamm	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	n	M	Mode
Dänemark . . . (60)		3	101	18	78	—	—	—	—	—	200	2,9	2
Davos . . . (61)		—	—	2	30	34	78	35	21	—	200	5,9	6
Davos . . . (62)		—	—	—	15	15	23	29	66	2	150	6,8	8

(60) = Stamm J ø r g e n s e n /Dänemark, Malzagar 4 %, Kolleschale, 11 Monate in Thermostat 6° gewachsen.

(61) = Stamm Davos (Gewebeisolierung), Malzagar 4 %, Schrägagar, 3 Monate im Laboratorium gewachsen (bei schwachem, diffusem Licht).

(62) = Stamm Davos (Gewebeisolierung), Malzagar 4 %, Kolleschale, 23 Monate in Thermostat 6° gewachsen.

Zusammenfassend ist etwa folgendes zu sagen: *Crumenula abietina* aus alpinen Aufforstungen zeigt gewisse Abweichungen gegenüber anderen Provenienzen (beurteilt nach dänischem Vergleichsmaterial und den Literaturangaben). Diese Abweichungen gehen aber nicht über das Maß von Rassenunterschieden hinaus. Vor allem war es nicht möglich, sie morphologisch klar zu fassen, und die Frage, ob sie erblich oder umweltbedingt seien, wurde nicht beantwortet. Richtiger als die Aufstellung einer neuen systematischen Einheit dürfte es daher sein, die Diagnose von *Brunchorstia pinea* (Karst.) v. H. so zu erweitern, daß sie Sporen 17—57  $\mu$  lg., 0—9 sept. (meist 3 oder 7) umfaßt.

#### f) Physiologische Untersuchungen

Zur Gewinnung von Kulturen wurden verschiedene Methoden benutzt. Zuverlässig und äußerst einfach ist die Ascosporen-Schleudermethode (z. B. Zogg 1943, S. 311): Gut angefeuchtete Apothecien werden mit dem Discus nach unten in den Deckel von Petrischalen geklebt. Sie schleudern ihre Sporen auf den Nährboden im Unterteil. Durch Boden und Agarschicht der umgekehrten Petrischale hindurch kann man Reinheit und Wachstum der Kulturen unter dem Mikroskop kontrollieren. — Einsporkulturen wurden aus Konidien und Ascosporen mit Hilfe eines Mikromanipulators hergestellt. Im übrigen führten auch Gewebeisolierungen aus frisch erkranktem Material mit größter Regelmäßigkeit zu Reinkulturen von *Crumenula*: Zweig- oder Nadelstücke von der Grenze gesund—krank werden einige Zeit (Minuten) in Sublimat 1% $\text{oo}$  getaucht, mit sterilem Wasser gewaschen und auf Nährböden übertragen<sup>7</sup>.

Infektionsversuche, die ich in Zürich in großer Zahl und mit verschiedenem Material ansetzte, sind durchwegs nicht gegückt.

Es wurde das Flächenwachstum von *Crumenula abietina* in Abhängigkeit von der Temperatur untersucht. Als Parallelen wurden hierfür zwei Stämme, der dänische Stamm und ein Stamm aus Davos (Gewebeisolierung) gleichzeitig verwendet. Die Methode war die in unserem Institut übliche :

Kolleschalen von 180 mm Durchmesser wurden mit 150 cc Malzagar (4 % Malzextrakt von Wander AG., Bern und 2 % Agar zu aq. dest.) beschickt und dreimal 1<sup>h</sup> im strömenden Dampf sterilisiert. Geimpft wurde mit einem Mycelstückchen von ca. 2 mm Durchmesser in die Mitte

<sup>7</sup> Ich danke der Direktion des *Sanatoriums Schatzalp* und insbesondere Herrn Dr. Maurer, daß sie mir im Sommer 1940 die Verarbeitung frischen Materials in ihrem Laboratorium ermöglichten.

des Nährbodens. Die beimpften Kulturen wurden zunächst eine Woche im Laboratorium aufbewahrt, bis sie angewachsen waren. Dann wurden sie auf 15 verschiedene Thermostaten verteilt, die in Abstufungen von  $3^{\circ}$  auf einen Bereich von  $-6$  bis  $+36^{\circ}\text{C}$  eingestellt waren. Die Temperaturschwankungen betrugen maximal  $\pm 1^{\circ}$ . Von jedem Stamm wurden für jede Temperatur je 10 Kolleschalen bereitet. Während des Versuchs mußten jedoch hin und wieder einzelne Schalen ausgeschaltet werden, bei denen sich störende Sekundärzentren gebildet hatten. Nach neun Wochen im Thermostat wurden von jeder Kultur größter und kleinster Durchmesser gemessen und das Mittel notiert (Tab. 8 u. Abb. 5).

**Tab. 8** Wachstum zweier Stämme von *Crumenula abietina* während 9 Wochen bei verschiedener Temperatur (Dm. in mm)

$^{\circ}\text{C}$	$M \pm m$ Stamm Baarn	$M \pm m$ Stamm Davos
$-5,8$	kein Wachstum <sup>1</sup>	$5 \pm 0,2$
$-3,0$	$9 \pm 0,7$	$18 \pm 0,3$
$-0,5$	$17 \pm 0,6$	$30 \pm 0,7$
$2,8$	$24 \pm 2,3$	$44 \pm 1,2$
$5,8$	$32 \pm 0,9$	$68 \pm 1,7$
$9,0$	$36 \pm 1,7$	$83 \pm 4,5$
$12,7$	$55 \pm 2,5$	$90 \pm 1,5$
$15,5$	$59 \pm 2,1$	$93 \pm 0,8$
$18,9$	$61 \pm 1,5$	$98 \pm 0,6$
$21,5$	$47 \pm 2,2$	$80 \pm 2,2$
$24,9$	kein Wachstum <sup>1</sup>	$28 \pm 2,4$
$27,9$	kein Wachstum <sup>2</sup>	kein Wachstum <sup>2</sup>

nach 9 Wochen zur Labortemperatur gebracht:

<sup>1</sup> wuchs weiter,  
<sup>2</sup> wuchs nicht mehr.

Wie man sieht, ist die Wachstumsgeschwindigkeit von *Crumenula abietina* in Kultur recht gering.

(Es sei bemerkt, daß auf anderen Nährböden, z. B. sterilisierten Koniferenzweigen, kein lebhafteres Wachstum als auf Malzagar festzustellen war.)

Dabei unterscheiden sich beide Stämme insofern, als der Davoser Stamm bei allen Temperaturen fast doppelt so große Kulturen lieferte als der dänische Stamm in der gleichen Zeit. Qualitativ stimmen die

Temperaturkurven beider Stämme dagegen sehr gut überein, da ihre Kardinalpunkte, Minimum, Maximum und Optimum auf die gleiche Temperatur entfallen. (Wenn die Kurve des dänischen Stamms bei  $24^{\circ}$  endigt, die des Davoser Stamms dagegen erst bei  $27^{\circ}$ , so wird diese Differenz dadurch verkleinert, daß nach den neun Wochen ohne Wachstum im Thermostat die dänischen Kulturen von  $24^{\circ}$  bei Labortemperatur wieder weiterwachsen, die Davoser Kulturen von  $27^{\circ}$  dagegen nicht mehr.)

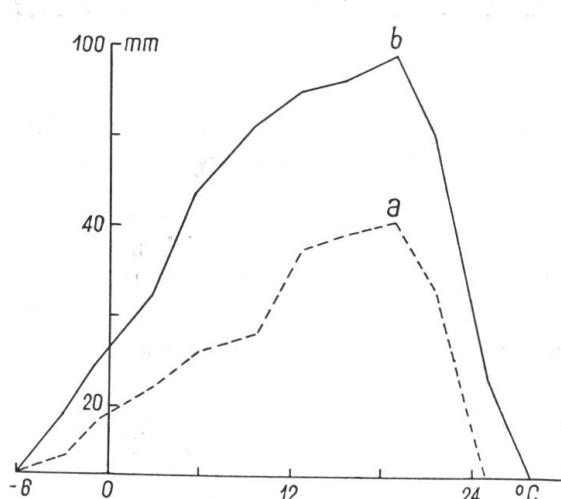


Abb. 5  
Flächenwachstum von  
*Crumenula abietina* bei ver-  
schiedener Temperatur.  
a Däniischer Stamm, b Davoser  
Stamm.

Je nach Wachstumstemperatur zeigten die Kulturen auch ein verschiedenes Aussehen. So ist zu sagen, daß bei kälteren Temperaturen mehr Luftmycel gebildet wurde als bei wärmeren, was aber vielleicht auch auf größere Luftfeuchtigkeit zurückzuführen ist. Das gleiche gilt für die vor allem bei kalten Temperaturen ausgeschiedenen Flüssigkeitströpfchen. Bei höheren Temperaturen ist der Rand der Kulturen nicht gerade, sondern dendritisch gefranst. Schließlich waren auch Farbunterschiede zu beobachten, wobei ganz allgemein die Kulturen in kälterer Temperatur hellere Farbtöne aufwiesen. Daneben ergaben sich auch Farbunterschiede zwischen den beiden Stämmen, die im folgenden für alle Wachstumstemperaturen gemeinsam mit den Vergleichsfarben des «Code universel des couleurs» von Séguy (1936) angegeben werden:

Stamm Däne mark : 261 (vert bistré); 216 (vert bronzé clair); 276 (vert mousse passé); 336—338 (bure, ocre, cannelle); 435; 296; 427.

Stamm Davos : 299; 330 (gris perle); 405 (vert glauque); 375; 208; 209 (gris de plomb); 310.

Das Grün des dänischen Mycels spielt also mehr ins Oliv-Braune, das des Davoser Stamms mehr ins Blau-Graue.

Zur Diskussion der Temperaturkurve sei noch bemerkt, daß die ermittelten Temperaturansprüche von *Crumenula abietina* gut zu ihrer vorwiegend nordisch-alpinen Bedeutung passen. Wenn der Pilz bei Temperaturen über 24° seine Lebenstätigkeit einstellt oder sogar Schaden erleidet, ist eine Ausbreitung in Gebieten mit warmen Sommern nicht möglich. Seine parasitische Tätigkeit fällt nach allen Beobachtungen in die Ruheperiode der Bäume, also in die kalte Jahreszeit. Wenn seine Wachstumsgeschwindigkeit dabei nicht wesentlich rascher ist als in Kultur, wird zur Durchwucherung ganzer Jahrestriebe eine längere Zeitspanne benötigt. Dafür dürfen die Wintertemperaturen wiederum nicht zu niedrig sein. In alpinen Verhältnissen ist die Zeitspanne zwischen Schneeschmelze und dem Austreiben der Bäume bekanntlich sehr kurz; da das Mycelwachstum in Kultur bei 0° noch annähernd ein Viertel der Optimalgeschwindigkeit betrug, halte ich es für möglich, daß der Pilz hier unter dem Wärmeschutz der Schneedecke seine Tätigkeit auch im Winter fortsetzen kann.