

Sydowia, Annales Mycologici Ser. II.

Vol. 38: 41–64 (1985)

Verlag Ferdinand Berger & Söhne Gesellschaft m.b.H., 3580 Horn, Austria

Ascomyceten auf Polytrichaceen

P. DÖBBELER

Institut für Systematische Botanik, Menzinger Str. 67, D-8000 München 19,
Deutschland

Summary. – Colonization of *Polytrichum*, *Dawsonia* and allied genera (Polytrichales, Musci acrocarpi) by fungi is a very common, or in some host species, even universal phenomenon. Presently there are more than 40 ascomycetes known to be (obligately) associated with the gametophytic stage of polytrichaceous mosses. They represent a heterogenous assemblage regarding their biological nature (saprophytic, parasitic, and gall-inducing species) and systematic position (members of at least six orders). All known species are listed, their hosts (about 20 species in all), with the infected organs indicated. Several morphological adaptations to the unique substratum are discussed. It is noteworthy that the microhabitats of the plants are often occupied by different specific fungi. The spaces between the leaf lamellae provide the most favourable niche. 21 ascomycetes have been demonstrated to inhabit these interspaces apparently without causing any symptoms. They offer striking examples of convergent evolution, e. g. extremely minute and reduced ascocarps.

Einleitung

In den letzten Jahren haben im Rahmen von Studien an muscicolen Ascomyceten die Bewohner von Polytrichaceen (einschließlich der Gattung *Dawsonia* R. BROWN; Polytrichales, Musci acrocarpi) besondere Beachtung gefunden (DÖBBELER, 1978; 1981; im Druck). Sehr bald zeigte sich nämlich, daß die beblätterten Gametophyten einiger Arten häufig, bisweilen sogar regelmäßig besiedelt sind und zwar von Saprophyten und Parasiten biologisch wie systematisch ganz verschiedener Zugehörigkeit. Mit ungefähr 25 vorkommenden Ascomyceten führt derzeit *Polytrichum* HEDW. das Feld der „besten“ Wirtsgattungen unter allen Bryophyten an, gefolgt von *Dawsonia* mit 21 Ascomyceten. Die hervorragende Eignung von *Polytrichum* und Verwandten als Wirte hat mehrere Ursachen.

Zunächst einmal zeichnen sich die Gametophyten der Polytrichaceen durch kompliziert gebaute Stämmchen und Blätter aus. Bezüglich der äußeren wie inneren Struktur sind sie von allen gametophytischen Landpflanzen am höchsten differenziert (G. L. SMITH, 1971: 5). Verbunden damit ist ihre Möglichkeit zum Riesenzwuchs. So stellen die Dawsonien mit einer Stämmchenlänge von bis zu 70 oder 80 cm (BURGES, 1949) die wohl größten gametophytischen Landpflanzen (HEBANT, 1976: 221). Polytrichaceen bieten folglich einerseits ein massenreiches Substrat, andererseits eine ganze Reihe von Kleinstandorten mit sehr abweichenden Bedingungen.

Des weiteren sind Polytrichaceen langlebig, unterliegen also keiner raschen Gametophytenenerneuerung. Sie haben damit eine weitere Voraussetzung erreicht, „gute“ Wirte zu sein. COLLINS & OECHEL (1974) fanden bis zu sechs Jahre alte Triebe bei *Polytrichum alpinum* HEDW. Nach LIMPRICHT (1890: 14) wurden bei *Polytrichum* 15jährige männliche Stämmchen beobachtet. Die Lebensdauer einer Pflanze von *Dawsonia superba* GREV. schätzt GOEBEL (1906: 4) auf in manchen Fällen wohl über 20 Jahre. GREEN & CLAYTON-GREENE (1981) berechnen für die Stämmchen derselben Art ein Alter bis zu 13 Jahren. Polster von *Polytrichum commune* HEDW. können nach SARAFIS (1971: 718) 20 oder mehr Jahre erreichen. Eine einmal geglückte Besiedlung erlaubt es dem Pilz, womöglich jahrelang auf derselben Wirtspflanze zu gedeihen und deren Wachstum zu folgen.

Einige polytrichale Gattungen und Arten sind über die ganze Erde verbreitet und wachsen auf großen Flächen in reinen oder fast reinen Beständen (HERZOG, 1926: 178). Bemerkenswert ist die weite ökologische Amplitude der Familie: vom Unterwuchs tropischer Bergwälder bis zu Schneetälchen in arktisch-alpinen Regionen, von Mooren und Sümpfen über Wegränder bis zu Heiden und Dünen. Schließlich mag das phylogenetische Alter einer Wirtsgruppe insofern bedeutsam sein, als die Besetzung gebotener Nischen mit Vorgängen der Artbildung verbunden sein kann, die langdauernde Zeiträume erfordern. Außer Frage steht, daß die Polytrichen uralte Typen umfassen. G. L. SMITH (1972) sieht ihren Ursprung in Gondwanaland vor dem Auseinanderdriften der Kontinente seit dem frühen Mesozoikum. Daß sich Polytrichales und Bryales auf gemeinsame Ahnen zurückführen lassen, hält VITT (1983: 718) für möglich. Erstere hätten eine Reihe ursprünglicher Merkmale beibehalten. FREY (1977: 132) stellt sogar *Polytrichum*-ähnliche Vertreter an die Basis der Laubmoose.

All diese Faktoren dürften den Reichtum an vorkommenden Pilzen erklären. Wie bei anderen Bryophyten setzt sich die Pilzflora der Gametophyten fast ausschließlich aus Ascomyceten und einigen Fungi Imperfecti zusammen. Letztere stellt RACOVITZA (1959) zusammenfassend dar, der auch sämtliche pyrenocarpen und imperfecten Sporophyten-Bewohner berücksichtigt. Die beiden einzigen Discomyceten, die von Seten und Kapseln der Gattung *Polytrichum* beschrieben worden sind, erwähnt DÖBBELER (1978: 37). Für Basidiomyceten auf Polytrichaceen liegen nur spärliche Hinweise vor. Einige wohl stets unspezifische Vertreter erwähnt NICOLAS (1932) in seiner Literaturübersicht. Wiederholt wurde *Cyphellostereum laeve* (Fr.) REID zwischen oder auf Moosen, insbesondere *Polytrichum*, beobachtet (BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1984; ERIKSSON & RYVARDEN, 1975; MAURER & al., 1983). Nach ERIKSSON & RYVARDEN (1973) parasiti-

tiert *Ceratobasidium bicornae* ERIKSS. & RYV. auf *Polytrichum formosum*.

Im folgenden wird der Versuch unternommen, unseren derzeitigen Kenntnisstand der Ascomyceten zusammenzufassen, die den Gametophyten von Polytrichaceen besiedeln. Die Betrachtung beruht auf der Auswertung der einschlägigen Literatur und eigenen Beobachtungen. Über 700 Aufsammlungen von Polytrichaceen wurden auf Pilzbefall hin durchgesehen. Die allermeisten Belege stammen aus (Mittel)Europa. In manchen Fällen ist mikroskopisches Absuchen einzelner Blätter unerlässlich. Allen Ergebnissen liegen morphologisch-anatomische Untersuchungen zu Grunde. Daß von den etwa 350 Arten der Gruppe (WALTHER, 1983) erst sechs Prozent als Wirte (oft nur an Hand einer oder weniger Aufsammlungen) nachgewiesen sind, zeigt am besten den vorläufigen und damit womöglich einseitigen und unausgewogenen Charakter der Darstellung. Dennoch dürften die häufigsten Pyrenomyceten auf *Dawsonia* und den europäischen Polytrichen erfaßt sein.

Die vorkommenden Ascomyceten, ihre Wirte und Kleinstandorte

[Soweit nicht anders angegeben nach DÖBBELER (1978; 1981; im Druck); Nomenklatur der Dawsonien nach VAN ZANTEN (1973), die der europäischen Polytrichen nach CORLEY & al. (1981).]

Dothideales

1. *Bryochiton heliotropicus* DÖBB.

Polytrichum sexangulare; unter der Cuticula der Lamina oder Rippe.

2. *Bryochiton perpusillus* DÖBB.

Polytrichadelphus grossidens (DÖBBELER, unpubl.); *Dawsonia beccarii*, *D. longiseta*, *D. polytrichoides*, *D. superba*; *Polytrichum alpinum*, *P. formosum*, *P. hyperboreum*, *P. juniperinum*, *P. piliferum*, *P. sexangulare*, *P. strictum*, *Polytrichum* sp.; Lebermoose wie *Ptilidium*; auf Polytrichaceen gewöhnlich unter der Cuticula der Lamina oder Rippe, selten oberflächlich oder interlamellär, bei alten *Dawsonia*-Blättern auch tief eingesenkt.

3. *Bryomyces microcarpus* DÖBB. var. *polytrichophilus* DÖBB.

Polytrichum formosum; zwischen den Lamellen gebildet und weit hervorragend, seltener oberflächlich.

4. *Bryorella complanata* DÖBB.

Dawsonia superba; zwischen den Lamellen.

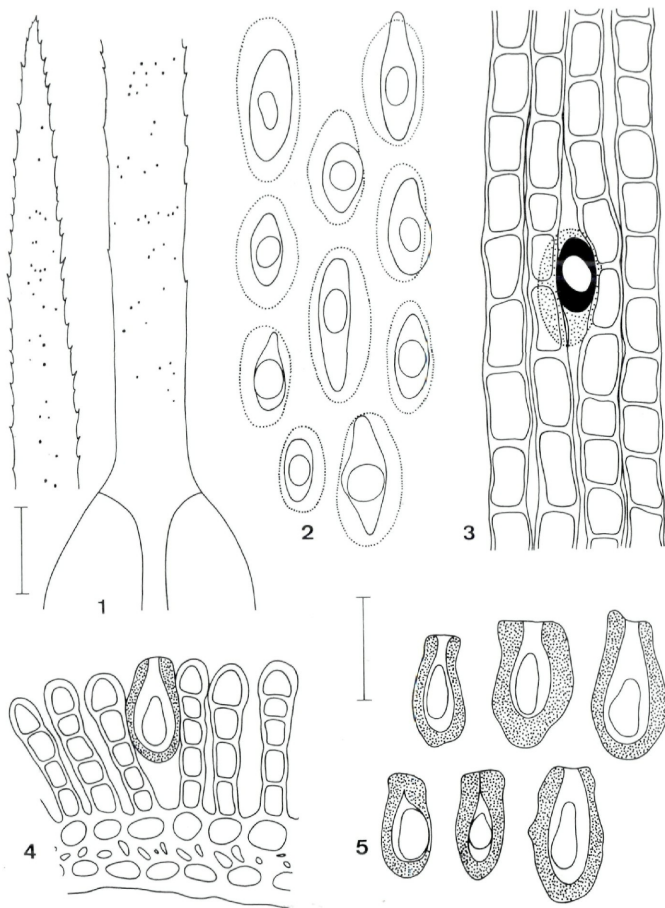


Abb. 1–5: *Bryorella compressa* auf *Dawsonia superba* (Australien, Queensland, Binna Burra Nationalpark, 1958, WALTER; M). – 1. Spitze und Basis eines befallenen Blattes (Maßstab = 1 mm). – 2. Ascocarpien von oben betrachtet im Umriß; die durchgehende Linie bezeichnet den Scheitel, die punktierte die breiteste Stelle der Fruchtkörper (so auch bei Abb. 7, 14, 16). – 3, 4. Zwischen den Blattlamellen gebildeter Fruchtkörper in Aufsicht bzw. im Längsschnitt. – 5. Längsgeschnittene Ascocarpien. – (Abb. 2–5 Maßstab = 30 µm).

5. *Bryorella compressa* DÖBB. – Abb. 1–5

Dawsonia grandis, *D. polytrichoides*, *D. superba*; zwischen den Lamellen.

6. *Bryorella conspecta* DÖBB.

Dawsonia polytrichoides; zwischen den Lamellen.

7. *Bryorella crassitecta* DÖBB.

Dawsonia grandis; zwischen den Lamellen, meist stärker hervorstechend.

8. *Bryorella cryptocarpa* DÖBB. – Abb. 6, 7

Polytrichadelphus grossidens, *Polytrichum formosum* (DÖBBELER, unpubl.); *Pogonatum urnigerum*; *Polytrichum alpinum*, *Polytrichum* sp.; zwischen den Lamellen.

9. *Dawsomyces mirabilis* DÖBB. – Abb. 8

Dawsonia superba; zwischen den Lamellen.

10. *Dawsomyces subinvisibilis* DÖBB. – Abb. 9, 10

Dawsonia grandis, *D. polytrichoides*; zwischen den Lamellen.

11. *Dawsophila callichroma* DÖBB.

Dawsonia grandis, *D. papuana*, *D. polytrichoides*, *D. superba*; zwischen den Lamellen.

12. *Dawsophila pygmaea* DÖBB. – Abb. 11–13

Dawsonia papuana, *D. superba*; zwischen den Lamellen.

13. *Epibryon bryophilum* (FUCKEL) DÖBB. coll., *E. casaresi* (BUB. & GZ. FRAG.) DÖBB.

Dieser schwierige Komplex bedarf der Klärung und Abgrenzung gegenüber *E. interlamellare*. Es handelt sich um „Unkraut“-Pilze, die zahlreiche Lebermoose, absterbende Sphagnen, veralgte pleurocarpe Laubmoose sowie Polytrichaceen (*Atrichum*, *Oligotrichum*, *Pogonatum*, *Polytrichum*) besiedeln (vgl. DÖBBELER, 1978). Ascocarpien entstehen zwischen oder auf den Lamellen oder auf der Blattunterseite.

14. *Epibryon cryptosphaericum* DÖBB.

Polytrichum commune, *P. formosum*, *P. longisetum*; zwischen den Lamellen (DÖBBELER, 1979a).

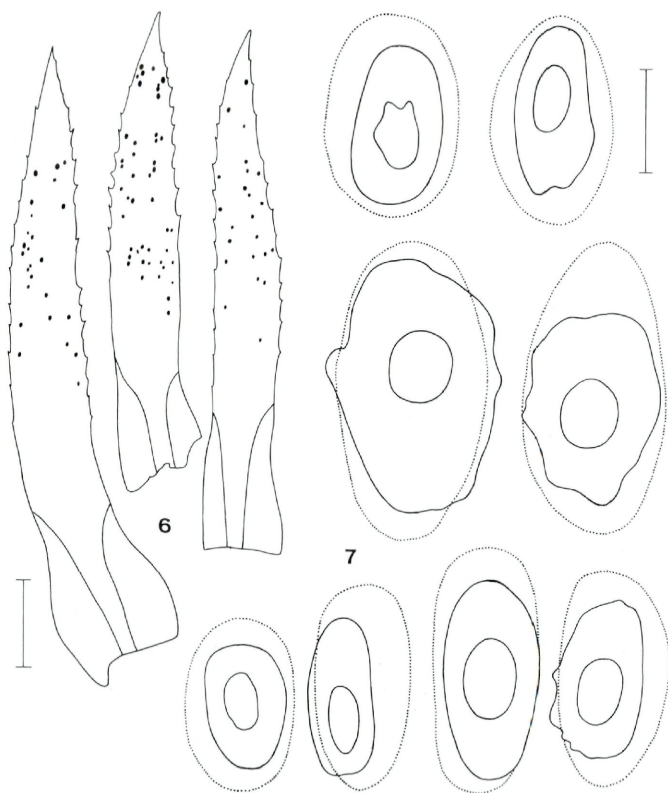


Abb. 6, 7: *Bryorella cryptocarpa* auf *Pogonatum urnigerum* (Österreich, Steiermark, Hochreichart, 1975, DÖBBELER, 2118, M). – 6. Befallene Blätter (Maßstab = 1 mm). – 7. Ascocarpien im Umriß (Maßstab = 30 µm).

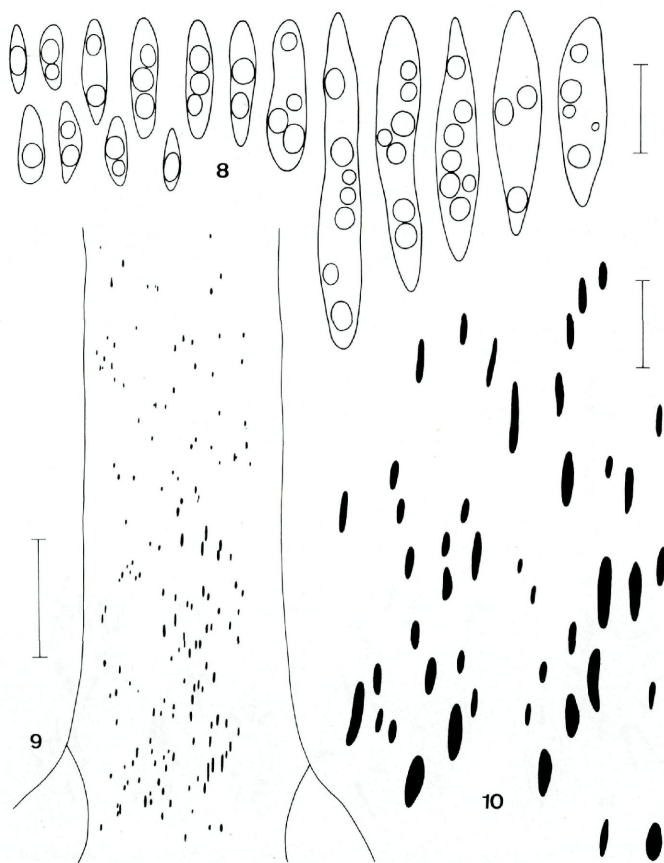


Abb. 8: *Dawsomyces mirabilis* auf *Dawsonia superba* (Tasmanien, N. W. Coast, Castra Road, 1891, com. BURCHARD; Holotypus, M). – Fruchtkörper im Umriß, Asci kreisförmig (Maßstab = 40 µm).

Abb. 9, 10: *Dawsomyces subinvisibilis* auf *Dawsonia grandis* (Neuguinea, Papua, Dist. Central, Ridge S. W. of Efogi Village, 1973, FOREMAN & al.; Holotypus, LAE 52490, M). – 9. Basis eines befallenen Blattes (Maßstab = 0,5 mm). – 10. Ascocarpien in ihrer natürlichen Lage (Maßstab = 100 µm).

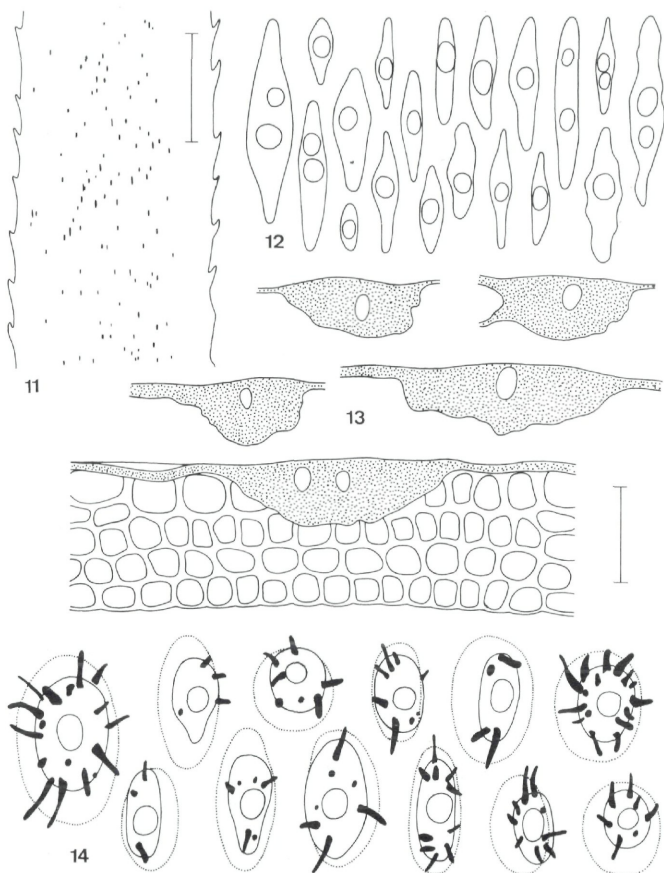


Abb. 11–13: *Dawsophila pygmaea* auf *Dawsonia superba* (Neuseeland, Süd-Insel, Westland, Taramakau; Holotypus, M). – 11. Ausschnitt eines befallenen Blattes (Maßstab = 0,5 mm). – 12. Fruchtkörper im Umriss, Asci kreisförmig. – 13. Ascocarpien von der Breitseite betrachtet, das untere mit anliegender Blattlamelle. – (Abb. 12, 13 Maßstab = 30 µm).

Abb. 14: *Epibryon interlamellare* auf *Polytrichum commune* (Deutschland, Bayern, Ebersberger Forst bei München, 1978, DOBBELER, 3077, M). – Fruchtkörper mit Borsten im Umriss (Maßstab wie Abb. 13).

15. *Epibryon dawsoniae* DÖBB.
Dawsonia superba; zwischen den Lamellen.
16. *Epibryon elegantissimum* DÖBB.
Dawsonia superba; auf den Lamellen oder dem Schwellgewebe.
17. *Epibryon interlamellare* (RACOV.) DÖBB. – Abb. 14
Dawsonia polytrichoides, *D. superba*; *Polytrichum alpinum*,
P. commune, *P. formosum*, *P. longisetum*, *P. pallidisetum*; zwischen
den Lamellen.
18. *Epibryon notabile* DÖBB.
Dawsonia grandis, *D. papuana*, *D. superba*; zwischen den La-
mellen, gerne hervorragend.
19. *Epibryon odontophilum* DÖBB.
Dawsonia grandis, *D. papuana*; auf den Lamellen.
20. *Epibryon pogonati-urnigeri* DÖBB. – Abb. 15, 16
Dawsonia beccarii, *D. grandis*, *D. longiseta*, *D. polytrichoides*,
D. superba; *Pogonatum urnigerum*; zwischen den Lamellen.
21. *Lizonia baldinii* (PIR.) DÖBB.
Oligotrichum aligerum (PARRIAT & MOREAU, 1954); *Polytrichum*
formosum, *P. longisetum*.
22. *Lizonia emperigonia* (CES. & DE NOT.) DE NOT.
Polytrichum commune.
23. *Lizonia polytrichi-pilosi* DÖBB.
Polytrichum piliferum.
24. *Lizonia sexangularis* DÖBB. & POELT
Polytrichum sexangulare.
25. *Lizonia* sp.
Oligotrichum hercynicum (DÖBBELER, unpubl.); *Pogonatum* sp.;
Polytrichum alpinum.
Fruchtkörperbildung der Lizonien jeweils in den männlichen
Gametangienhüllen, vereinzelt – jedoch wesentlich schwerer zu ent-
decken – auch im apikalen Bereich weiblicher Pflanzen.

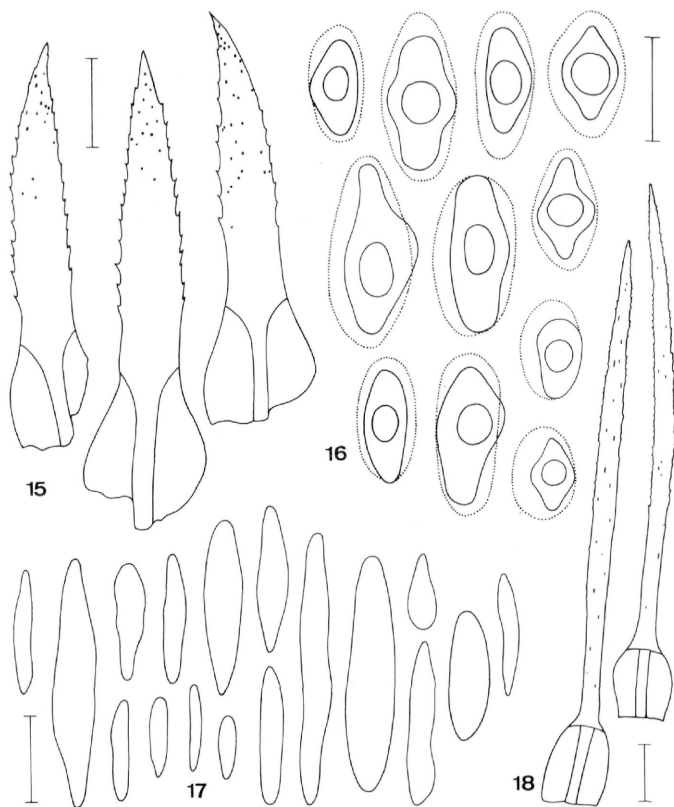


Abb. 15, 16: *Epibryon pogonati-urnigeri* auf *Pogonatum urnigerum* (Österreich, Salzburg, Weißpriachtal nördlich Mauterndorf, 1981, DÖBBELER, 5373, M). – 15. Befallene Blätter (Maßstab = 1 mm). – 16. Ascocarpi im Umriß (Maßstab = 30 µm).

Abb. 17, 18: *Dawsonicola neglecta* auf *Dawsonia superba* (Neuseeland, Süd-Insel, Westland, Taramakau; M). – 17. Fruchtkörper im Umriß (Maßstab = 40 µm). – 18. Befallene Blätter (Maßstab = 2 mm).

26. *Massarina immersa* DÖBB.

Polytrichum juniperinum, *P. piliferum*; aus der Blattrippe, der Lamina oder den Lamellen hervorbrechend.

Helotiales

27. *Bryoscyphus turbinatus* (FUCKEL) SPOONER (syn. *Leucoloma turbinata* FUCKEL)

SPOONER (1984) gelangt aufgrund von Typusstudien zur Ansicht, daß FUCKELS Angabe, die Art komme unter anderem auf *Polytrichum juniperinum* vor, der Bestätigung bedarf.

28. *Dasyscyphus polytrichi* VELEN.

Polytrichum commune, *Pleurozium schreberi* (VELENOVSKÝ, 1934).

29. *Dawsonia neglecta* DÖBB. – Abb. 17, 18

Daswonia grandis, *D. superba*; zwischen den Lamellen.

30. *Durella polytrichina* (KARST. & STARB.) RACOV. (syn. *Patinellaria* p. KARST. & STARB.; *Niptera* p. RACOV.)

Polytrichum commune (KARSTEN, 1887), *P. formosum* (RACOVITZA, 1940; 1946), *P. juniperinum* (DÖBBELER, 1978: 307); in den männlichen Hüllbechern.

31. *Eriopeziza polytrichi* VELEN.

Polytrichum sp. (VELENOVSKÝ, 1934).

32. *Gloeopeziza interlamellaris* DÖBB. sp. nov. (DÖBBELER, im Druck). – Abb. 19, 20

Polytrichum sexangulare; zwischen den Lamellen.

33. „*Helotium*“ *polytrichi* VELEN.

Polytrichum commune (VELENOVSKÝ, 1934).

34. *Hymenoscyphus erythropus* DÖBB.

Dawsonia grandis, *D. longiseta*, *D. polytrichoides*, *D. superba*; meistens auf den Lamellen.

35. *Hymenoscyphus norvegularis* DÖBB. sp. nov. (DÖBBELER, im Druck)

Polytrichum sexangulare; auf der Ober- oder Unterseite der Blätter.

36. *Pezizella polytrichi* DENNIS

Polytrichum sp. (DENNIS, 1962), *P. formosum*, *P. piliferum* (CLARK, 1980); auf den Blättern.

Hypocreales

37. *Calonectria biseptata* DÖBB.

Dawsonia grandis, *D. papuana*; *Polytrichum* sp.; meist auf den Lamellen.

Die wegen ihrer parallel-mehrzelligen Sporen formal zu *Calonectria* DE NOT. gestellte Art hat mit dem Gattungstypus wenig gemeinsam und ist auszuschließen (ROSSMAN, 1979a; 1979b). Sie bildet mit *Nectria cuneifera* und drei weiteren bryophilen Nectrien mit farblosen Gehäusen eine gut umgrenzte, Gattungsrang verdienende Gruppe.

38. *Nectria cuneifera* DÖBB. – Abb. 21, 22

Polytrichum commune (DÖBBELER, unpubl.), *P. formosum*; zwischen oder auf den Lamellen.

39. *Nectria cuneifera* var. *jamaicensis* DÖBB.

Polytrichadelphus flexuosus; auf den Lamellen.

40. *Nectria phycophora* (DÖBB.) ROSSMAN (syn. *Calonectria phycophora* DÖBB.)

Dawsonia grandis (und andere Bryophyten?); auf den Blättern (DÖBBELER, 1978; 1981; ROSSMAN, 1983).

Lecanorales

41. *Veizdaea dawsoniae* DÖBB.

Dawsonia beccarii, *D. grandis*; am Blattrand (DÖBBELER, 1979 b; 1981).

42. *Veizdaea obscura* DÖBB.

Dawsonia grandis, *D. superba*; zwischen den Lamellen. Bei beiden *Veizdaea*-Arten ist Lichenisierung unsicher.

Pezizales

Etwa fünf Arten aus der Verwandtschaft von *Octospora* HEDW. sind mit Polytrichaceen der Gattungen *Atrichum*, *Oligotrichum*, *Pogonatum* und *Polytrichum* vergesellschaftet (BENKERT, 1976; DENNIS & ITZEROTT, 1973; ITZEROTT, 1981; McLENNAN & HALSEY, 1936;

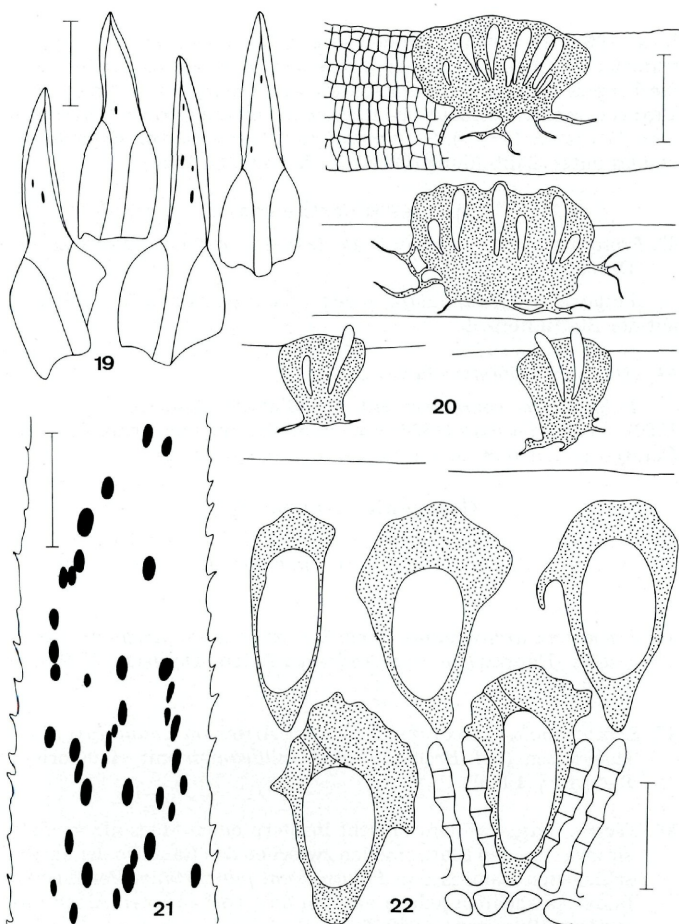


Abb. 19, 20: *Gloeopeziza interlamellaris* auf *Polytrichum sexangulare* (Österreich, Tirol, Furgler See über Serfaus, 1976, POELT & MOBERG; Isotypus, M). – 19. Befallene Blätter (Maßstab = 1 mm). – 20. Ascocarpi mit jeweils anliegender Blattlamelle, die beiden unteren mit vollreifen, das Hymenium überragenden Asci (Maßstab = 100 µm).

Abb. 21, 22: *Nectria cuneifera* auf *Polytrichum formosum* (Deutschland, Saarland, Battweiler, 1974, SEITZ; Isotypus, DÖBBELER, 2273). – 21. Ausschnitt eines befallenen Blattes (Maßstab = 0,5 mm). – 22. Fruchtkörper im Längsschnitt, rechts unten Blattlamellen eingezeichnet (Maßstab = 50 µm).

RIFAI, 1968). Vermutlich handelt es sich um Parasiten. Die Sippen bedürfen der Revision. Sicher wurde der Parasitismus nur bei zwei hierhergehörenden Arten nachgewiesen: *Octospora rutilans* (Fr.) DENNIS & ITZEROTT infiziert die Rhizoiden von *Oligotrichum hercynicum* (DÖBBELER, 1979 c), *O. humosa* (Fr.) DENNIS die von *Pogonatum aloides* unter Gallbildung (DÖBBELER & ITZEROTT, 1981).

Species incertae sedis

43. *Protothelenella polytrichi* DÖBB. & MAYRH. sp. nov. (DÖBBELER, im Druck)

Polytrichum sexangulare; meistens auf den Lamellen, seltener auf der Blattunterseite.

44. „*Helotium*“ *polytricola* CROUAN

Polytrichum commune; auf den Blättern (CROUAN & CROUAN, 1867). – Nach SPOONER (1984) könnte es sich um eine operculate, zu *Octospora* oder *Inermisia* RIFAI gehörende Art handeln.

Gelegenheitsparasiten

45. *Bryochiton monascus* DÖBB. & POELT auf *Polytrichum commune* und *P. piliferum* (Hauptwirte sind Grimmiaceen; DÖBBELER, 1978).
46. *Bryodiscus arctoalpinus* DÖBB. & POELT auf *Polytrichum sexangulare* (Hauptwirte sind *Andreaea*-Arten; DÖBBELER & POELT, 1974).
47. *Leptomeliola muscorum* RACOV. auf *Atrichum undulatum* ohne Haustorien (auf *Brachythecium mildeanum* mit Haustorien; RACOVITZA, 1959).
48. *Nectria indigens* REHM täuscht insofern einen Moospilz vor, als sie zwar auf den Blattlamellen zwischen den Rändern der eingeschlagenen Lamina von *Polytrichum juniperinum* Perithezien bildet, tatsächlich jedoch auf den dort vorhandenen Algen parasitiert (RACOVITZA, 1959: 90).

Weit über die Hälfte der auf Polytrichaceen bekannten Ascomyceten stellen die hier im weiten Sinn nach von ARX & MÜLLER (1975) aufgefaßten Dothideales. Sphaeriale Arten fehlen völlig. Bezüglich des Gehäusetyps überwiegen pyrenocarpe Vertreter gegenüber discocarpen. Die höhere Spezialisierung von Perithezien als xerophytischen Organen (ECKBLAD, 1968: 151) mag hier zum Ausdruck kom-

men. Es will aber bedacht sein, daß helotiale Discomyceten, von denen eine ganze Reihe unbeschriebener Sippen vorliegt, weniger gut bearbeitet sind.

Die vorstehende Übersicht bringt nicht zum Ausdruck, daß mehrere Arten nur ein oder wenige Male belegt sind (zum Beispiel *Bryorella complanata*, *B. conspecta*, *Massarina immersa*, *Durella polytrichina*). Anderen hingegen begegnet man so häufig, daß man fast an konstante Beziehungen zu den Wirten denken möchte. In Mitteleuropa dürfte es keine *Pogonatum urnigerum*-Population ohne *Epibryon pogonati-urnigeri* geben. *E. interlamellare* besiedelt ziemlich oft verschiedene Polytrichen. Außerordentlich häufig ist auch der vermutlich kosmopolitisch verbreitete *Bryochiton perpusillus* auf *Polytrichum piliferum* anzutreffen. Auf *Dawsonia superba* wächst so gut wie stets *Bryorella compressa*. Wenn schon das Vorhandensein von Fruchtkörpern pilzlicher Parasiten und Saprophyten zum normalen Aspekt eines *Polytrichum*- oder *Dawsonia*-Rasens gehört, wie gemein mögen dann erst sterile Myzelien sein! (Aufregend wäre gewesen, wenn SCHEIRER & DOLAN (1983) keine Hyphen auf der Blattoberfläche von *Polytrichum commune* gefunden hätten!) Im übrigen hat schon PAUL (1903: 242, 248) darauf hingewiesen, daß sich in jedem Moosrasen auf organischem Substrat Pilzhyphen befinden.

Die überwiegende Mehrzahl der rund 20 aufgeführten Wirtsarten gehört zu *Dawsonia* und *Polytrichum* (incl. *Polytrichastrum* G. L. SMITH). Helotiale Pilze wurden nur auf diesen beiden Gattungen angetroffen, arthoniale (*Dawsophila*) und lecanorale (*Vezeadaea*) lediglich auf *Dawsonia*. *Atrichum*, *Oligotrichum*, *Pogonatum* und *Polytrichadelphus* tauchen jeweils nur wenige Male als Wirte auf. Bei zwei Dritteln der 21 Genera der Polytrichaceen (VITT, 1984) ist Pilzbefall noch unbekannt.

Die heterogenen Wirtsspektren von Arten wie *Bryochiton perpusillus* oder *Epibryon bryophilum* mit Wirten unter den Polytrichaceen und Nicht-Polytrichaceen lassen nur zwei Erklärungen zu: Die Sippen sind entweder einheitlich und polyphag oder uneinheitlich und folglich enger zu fassen. Dasselbe gilt für *Epibryon pogonati-urnigeri*, das in Europa ausschließlich *Pogonatum urnigerum* befallt, gleichzeitig aber für mehrere Dawsonien, insbesondere *D. longiseta* und *D. polytrichoides* angegeben wird. Aus besser erforschten Parasitengruppen ist bekannt, daß sich im morphologisch-anatomischen Bereich nicht oder kaum trennbare Pilze durchaus im Infektionsverhalten unterscheiden können. Andererseits liegen Beispiele für einheitliche Sippen vor, die in ihrem Wirtskreis klare Schwerpunkte setzen. *Epibryon interlamellare* ist beispielsweise häufig auf *Polytrichum formosum* anzutreffen, während für *P. sexangulare* bisher kein Nachweis vorliegt.

Eignung der einzelnen Wirtsorgane

Abbildung 23 zeigt, daß sowohl oberirdische als auch unterirdische Pflanzenteile von Pilzen befallen werden. Für Protonemata als Wirtsorgane liegen bisher keine Hinweise vor, obwohl die Polytrichaceen einige Dauerprotonemabildner enthalten. Sämtliche Arten auf dem beblätterten Teil der Gametophyten sind Blattbewohner. Die Stämmchen hingegen scheinen als Substrat ungeeignet zu sein. Lediglich die Lizonien, die gedrängt zwischen den Hochblättern der männlichen Gametangienhüllen fruchten, zersetzen mit dichten, fast stromatischen Geflechten das Stämmcheninnere. Man mag einwenden, daß die dicht stehenden Blätter mit ihren teilweise mächtigen und sich deckenden Scheiden eine Fruchtkörperbildung am Stämmchen verhindern. Jedoch konnten auch an den basalen blattfreien oder nur mit kleinen Schuppenblättern besetzten Achsenabschnitten in keinem Fall Ascocarprien entdeckt werden.

Grundsätzlich gilt, daß im oberen grünen Teil der Pflanzen Parasiten (*Epibryon odontophilum*, *Gloeopeziza interlamellaris*) auftreten, während Saprophyten (*Hymenoscyphus erythropus*, *Vez-*

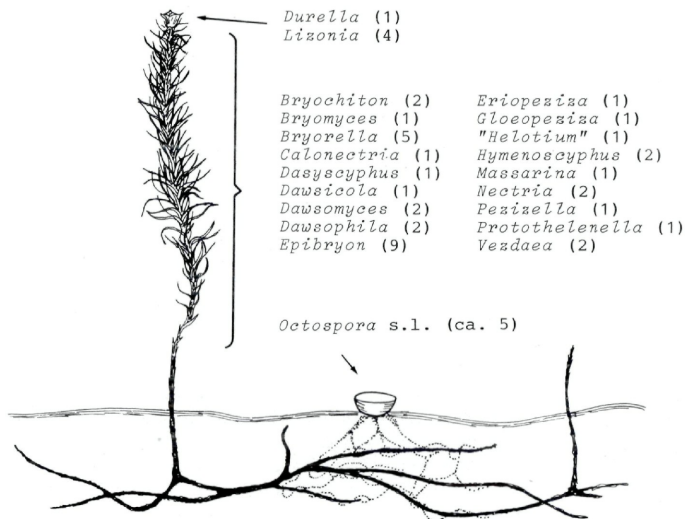


Abb. 23: Männliche Pflanze vom Typus einer Polytrichacee mit Angabe der Pilzgattungen, die auf den einzelnen Wirtsorganen auftreten; Zahl der Arten jeweils in Klammern.

daea obscura) die unteren durch Lichtentzug absterbenden oder toten Blätter besiedeln. Bei den meisten Arten ist freilich eine Zuordnung schwierig, zumal die Absterbezone in einem Rasen langsam nach oben wandert. Der Vegetationspunkt und seine Umgebung bleibt gewöhnlich frei von Ascocarpien mit Ausnahme der wenigen nekrotrophen Parasiten.

Die ausgedehnten unterirdischen Systeme lebender Rhizoiden, die den Polytrichen eine reiche vegetative Vermehrung ermöglichen (MEUSEL, 1935; SCHOFIELD, 1981: 154; WIGGLESWORTH, 1947), werden von Octosporen genutzt. Damit haben sie eine gewisse räumliche Unabhängigkeit von dem beblätterten Teil der Wirtspflanzen erreicht. Diese operculaten Discomyceten verstehen es so trefflich, terrestrische Pezizales zu imitieren, daß ihre Lebensweise bis in die jüngste Zeit hinein verkannt worden ist. Es handelt sich um echte, hochangepaßte Parasiten, die mit komplexen Infektionsapparaten die Rhizoiden vornehmlich akrokarper Laubmoose befallen. In mehreren Fällen werden sogar gallenartige Auftreibungen gebildet, die auf ein verfeinertes Verhältnis zwischen Wirt und Parasit schließen lassen.

Kleinstandorte der Blätter

Die Blätter der meisten Polytrichaceen sind scharf in Scheide und Spreite gegliedert. Die Blattspreite mit ihrem starken Rippenanteil weist im typischen Fall auf der adaxialen Oberseite zahlreiche, in Längsrichtung verlaufende, senkrecht stehende Zellbänder auf, die durch spaltenförmige Zwischenräume voneinander getrennt sind. Diese Assimilationslamellen mit ihren verdickten, abweichend gebauten Endzellen (nach GOEBEL, 1906: 18, eine Art Epidermis), sind ein spezialisiertes photosynthetisches Gewebe, ein Pseudomesophyll (G. L. SMITH, 1971: 27). Bei einigen xeromorphen Arten wie *Polytrichum juniperinum* oder *P. piliferum* wird die stark verbreiterte, einschichtige Lamina über die Lamellen geschlagen, so daß sich die Blattränder berühren oder leicht überlappen. Die Lamellen liegen wie in einem „miniature ,greenhouse“ (G. L. SMITH, l. c.). LORCH (1908: 476) vergleicht diese Blätter, deren Bau die Transpiration einschränkt, mit Rollblättern bei Spermatophyten.

Während im Bereich der Blattscheiden normalerweise keine Fruchtkörper gebildet werden, sind die Kleinstandorte der Spreiten von zahlreichen Pilzen besetzt. Das Befallsbild vieler Arten folgt zwei sich überschneidenden Differenzierungslinien, die am besten in Form einer Aufsicht auf die Blattfläche und eines Blattquerschnittes darzustellen sind (vgl. Abb. 24, 25). Im ersten Fall wird je nach Art die Spitze oder die Basis, der Rand oder die Mitte eines Blattes bevorzugt. Besonders bemerkenswert ist *Epibryon elegantissimum* auf *Dawsonia superba* mit immer nur wenigen Ascocarpien,

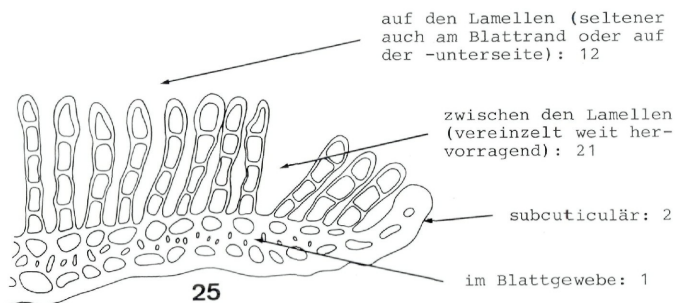
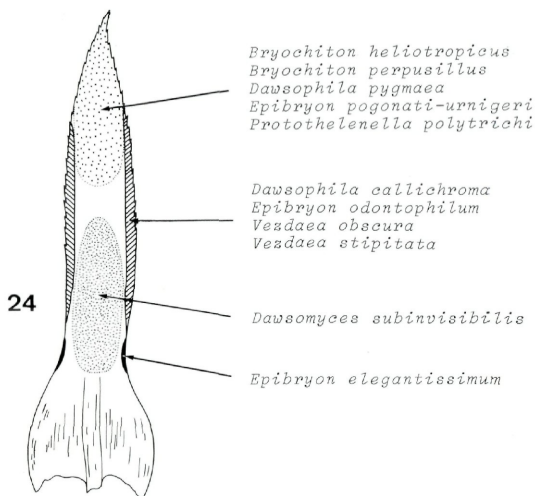


Abb. 24, 25: Kleinstandorte der Blätter. – 24. Basis/Spitzen- bzw. Rand/Mitte-Differenzierung einiger Arten an Hand einer Blattaufsicht. – 25. Außen/Innen-Differenzierung und Zahl der jeweils vorkommenden Arten an Hand eines Blattquerschnitts.

die streng lokalisiert sind auf den marginalen Übergangsbereich zwischen Scheide und Spreite. Hier werden Bruchteile eines Quadratmillimeters der bis zu drei Zentimeter langen Wirtsblätter zur Fruchtkörperbildung ausgewählt. Daneben treten aber auch Sippen wie *E. dawsoniae* auf, die gleichmäßig die ganze Blattfläche in Anspruch nehmen. Dieselben Pilze – gleichgültig ob sie einen bestimmten Ausschnitt einnehmen oder nicht – fruchten des weiteren oberflächlich, eingesenkt in die Lamellenzwischenräume, subcuticulär oder innerhalb des Blattgewebes.

Erstaunlich ist der hohe Anteil der meistens obligat zwischen den Lamellen eingesenkten Ascomyceten, die mit 21 von 36 Blattbewohnern über die Hälfte der Arten stellen. Von den 22 Pyrenomyceten wachsen sogar 14 Arten zwischen den Assimilationslamellen. Kein Kleinstandort bei Bryophyten ist regelmäßig von Pilzen besiedelt, hat eine quantitativ wie qualitativ reichere Ascomycetenflora aufzuweisen als diese Hohlräume! Allerdings sind sie nur dann ein Eldorado für Pilze, wenn sie frei liegen. Der eingeschlagene Blattsaum von *Polytrichum juniperinum* und Verwandten verhindert die Besiedlung. Anfliegende Sporen gelangen erst gar nicht in die Spalten. Hätten sich dennoch Ascocarpien gebildet, wäre eine Sporenabgabe in den freien Luftraum behindert. In zukünftigen Wirtsverzeichnissen werden solche Polytrichen sicherlich nicht die ersten Ränge einnehmen.

Naturgemäß sind die Ursachen der Besiedlung bestimmter Blatteile kaum zu ergründen. Bei den Lamellenzwischenräumen handelt es sich um geschützte, feuchtigkeitsbegünstigte und wohl nährstoffreiche Orte. Hier sammeln sich allerhand Detritus, Bakterien und Algen an. LORCH (1908: 478), der in den Hohlräumen der Lamellen sehr zahlreicher Polytrichaceen stets Algen fand, geht aber meines Erachtens zu weit, diese Vergesellschaftungen als den Flechten vergleichbare Symbiosen zu betrachten. Daß im übrigen die hier lebenden Ascomyceten keine bloßen Epiphyten sind, geht daraus hervor, daß sie durchwegs enge Wirtsspektren aufweisen und Arten mit Appressorien oder interzellulären Hyphen auftreten. Die Bevorzugung der apikalen Blattbereiche durch mehrere Arten fördert offensichtlich – wie etwa auch gewisse phototrope Reaktionen (vgl. unten) – eine wirkungsvolle Sporenverbreitung. Schließlich ist an die mannigfachen Blattbewegungen austrocknender Polytrichen (LORCH, 1906; 1908; VAN ZANTEN, 1973) zu denken, die womöglich das Ausbreitungsverhalten der Blattbewohner beeinflussen.

Adaptationen und Konvergenzen der Polytrichaceen-Bewohner

Das wohl charakteristischste Merkmal der Bryophilen, die Kleinheit der Ascocarpien, zeichnet auch die Pilze der Polytrichen aus. Nur etwa bei der Hälfte aller Pyrenomyceten werden die

Fruchtkörper größer als 100 μm . Die kleinsten Perithezien messen etwa 25 μm (*Bryochiton perpusillus*, *Epibryon pogonati-urnigeri*). Dagegen sind die Lizonien mit bis über 300 μm großen Perithezien geradezu riesig. Winzige Apothecien sind auch für die Discomyceten mit Ausnahme der Octosporen bezeichnend.

Mehrere Eigenschaften hängen offensichtlich mit der Wasserversorgung zusammen, die bei Bewohnern austrocknender Substrate besondere Bedeutung hat. Nicht selten treten (in LUGOLscher Lösung sich meistens rötende) Gallerten im Hymenium und/oder Gehäuse auf. Apothecien mit Rändern, die sich bei einsetzender Austrocknung zusammenneigen und das Hymenium schützen, wurden bei mindestens einer unbestimmbaren Art beobachtet. Hygroskopisch bewegliche Gehäuse bei Discomyceten sind wiederholt als Anpassungen an wechselfeuchte Standorte gedeutet worden (HAINES & MCKNIGHT, 1977; KROPP & CARPENTER, 1984; SHERWOOD & al., 1980: 483). Einen gewissen Schutz vor rascher Austrocknung verspricht auch die Einsenkung der Fruchtkörper ins Substrat. Die Lamellenbewohner, deren Fruchtkörper im typischen Fall in Höhe der Lamellenendzellen abschließen, genießen diesen Vorteil. Im Prinzip bleiben sie aber oberflächlich, da sie die Pseudomesophyllzellen nicht verletzen. Für echte Endophyten mit aus dem Wirtsgewebe hervorbrechenden Ascocarpien ist *Massarina immersa* das einzige Beispiel.

Phototrope Orientierung ganzer Fruchtkörper, ihrer Öffnungen oder der Ascusspitzen zeichnen fünf der sechs Ascomyceten auf *Polytrichum sexangulare* aus (DÖBBELER, im Druck). Da das Moos gerne in dichten Rasen wächst, ermöglichen diese Krümmungen zum einfallenden Licht die Sporenabgabe in den freien Luftraum.

Ein Vergleich der Polytrichaceen-Pilze lehrt des weiteren, daß die Wirte mit wenigen Ausnahmen nicht oder kaum Schaden nehmen. Symptomlose Infekte sind charakteristisch. Selbst systemisch befallene Dawsonien mit Hunderten von Ascocarpien auf einzelnen Blättern lassen sich von äußerst spärlich befallenen habituell nicht unterscheiden.

Schließlich sind bisher in keinem einzigen Fall Anamorphe bekannt geworden. Imperfecte Stadien findet man ohnehin vergleichsweise selten auf Polytrichen. Es mag damit zusammenhängen, daß die Wirte ein über längere Zeiträume verfügbares Substrat stellen, das keine rasche Besiedlung durch Konidienbildner erfordert. SHERWOOD (1981) erklärt auf diese Weise das Fehlen von Nebenfruchtformen bei den meisten lignicolen Discomyceten. Ein Hinweis RAPERS (1968: 679) verdient hier Beachtung, der am Beispiel der sich nur sexuell fortpflanzenden Coprophilen und Laboulbenien den selektiven Vorteil eines hohen Reproduktionsvermögens bei Bewohnern sehr stabiler Nischen in Frage stellt.

Mit die schönsten Beispiele für Konvergenzen bei Bryophilen stellen die Lamellenbesiedler (vgl. auch DÖBBELER, 1981: 402–404). Platzmangel in den Spalten zwischen den Assimilationslamellen erzwingt täuschend ähnliche Ascocarpien (und Pyknidien, DÖBBELER, unpubl.) bei Vertretern völlig verschiedener Ordnungszugehörigkeit. Die Vereinfachung geht bis zu gehäuselosen Formen. Im pyrenocarpen Bereich werden zuerst noch kugelige Perithezien durch den Druck der anliegenden Lamellen seitlich abgeflacht. Die Verformung ergreift in zunehmendem Maße die gesamte Organisation: Das Ostiolum wird im Umriss elliptisch, die Asci rücken in eine Ebene. Es entstehen am seitlichen Gehäuseteil fensterartige Öffnungen, an denen das Hymenium den Lamellen unmittelbar anliegt. Im Extremfall (zum Beispiel bei *Epibryon pogonati-urnigeri* auf *Dawsonia*) können plattenartige, in Aufsicht strichförmige Ascocarpien mit einem einzigen Ascus und wenigen sterilen Zellen resultieren. Bei Arten aus discocarpen Verwandtschaftskreisen wie *Dawsicola neglecta* sehen die Fruchtkörper wie Schnitte durch ein Apothecium aus: Reste des Gehäuses sind an den freiliegenden Schmalseiten und der Basis noch erhalten, während an den Breitseiten Asci und Paraphysen die Assimilationsbänder berühren. Strukturen des Wirtes übernehmen also Gehäusefunktion. Auch hier enthalten die reduziertesten „Apothecien“ nur einen einzigen Ascus und kaum 50 Gehäusezellen.

Die überwiegende Mehrzahl der Polytrichaceen-Pilze ist spezifisch für diese Familie. Das könnte auf die isolierte Stellung der Wirtes hindeuten, die in manchen Systemvorschlägen als Unterklasse Polytrichidae zum Ausdruck kommt (A. J. E. SMITH, 1978; WALTHER, 1983). Im Zusammenhang mit Überlegungen zur Co-Evolution weist HAWKSWORTH (1982) darauf hin, daß man für Wirtsgruppen, die eine größere Anzahl obligater Taxa insbesondere im Gattungsrang beherbergen, ein sehr hohes Alter annehmen darf. Solche Erwägungen, die allerdings mit dem Gattungskonzept stehen und fallen, sind für unsere Vergesellschaftungen verfrüht. Immerhin ist die Gattung *Lizonia* beschränkt auf *Polytrichum* (und *Oligotrichum*), die Genera *Dawsicola*, *Dawsomyces* und *Dawsophila* auf *Dawsonia*.

Mit der Beschreibung und Abbildung der Gattung *Octospora* lieferte HEDWIG (1789) die ersten eindeutigen und korrekten Darstellungen von Ascomyceten (MÜLLER, 1977: 43). Ein Moospilz – entdeckt durch den „Vater der Bryologie“ – steht also am Beginn der Kenntnis der Ascomyceten. Die fungi bryophili haben freilich sehr rasch ihren Vorsprung verspielt. Heute nach fast 200 Jahren systematischer Mykologie gibt es kaum eine ökologisch begrenzte Gruppe von Pilzen, die unzureichender bekannt wäre. Von der faszinierenden Vielfalt der ungemein häufigen Beziehungen zwischen Poly-

trichaceen und Ascomyceten war vor wenigen Jahren kaum etwas bekannt. Erstaunlicherweise hat selbst die Aufmerksamkeit, die seit jeher den Assimillationslamellen der Polytrichen entgegengebracht worden ist (LORCH, 1931: 113), kaum mykologische Früchte getragen. Zu hoffen bleibt, daß das in jüngerer Zeit wieder wachsende allgemeine Interesse an Polytrichaceen (HÉBANT, 1976: 221) endlich auch ihren Pilzen zugute kommt!

Für kritische Hinweise danke ich Herrn Prof. Dr. H. HERTEL (München), Herrn Prof. Dr. J. POELT (Graz) und Frau Dipl.-Biol. D. TRIEBEL (München).

Literaturverzeichnis

- ARX, J. A. von & MÜLLER, E. (1975). A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. – Stud. Mycol. 9: 1–159.
- BENKERT, D. (1976). Bemerkenswerte Ascomyceten der DDR. I. Zu einigen Arten der Gattung *Lamprospora* DE NOT. – Feddes Repert. 87: 611–642.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (1984). *Cyphellostereum laeve* (Fr.: Fr.) REID, ein interessanter Fund aus dem Raum Coburg. – Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleur. 1: 103–107.
- BURGES, A. (1949). The genus *Dawsonia*. – Proc. Linn. Soc. New South Wales 74: 83–96.
- CLARK, M. C. (1980). A fungus flora of Warwickshire. – Brit. Mycol. Soc., London.
- COLLINS, N. J. & OECHEL, W. C. (1974). The pattern of growth and translocation of photosynthate in a tundra moss, *Polytrichum alpinum*. – Can. J. Bot. 52: 355–363.
- CORLEY, M. F. V., CRUNDWELL, A. C., DÜLL, R., HILL, M. O. & SMITH, A. J. E. (1981). Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. – J. Bryol. 11: 609–689.
- CROUAN, P. L. & CROUAN, H. M. (1867). Florule du Finistère. – Paris, Brest.
- DENNIS, R. W. G. (1962). New or interesting British Helotiales. – Kew Bull. 16: 317–327.
- DENNIS, R. W. G. & ITZEROTT, H. (1973). *Octospora* and *Inermisia* in Western Europe. – Kew Bull. 28: 5–23.
- DÖBBELER, P. (1978). Moosbewohnende Ascomyceten. I. Die pyrenocarpen, den Gametophyten besiedelnden Arten. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 14: 1–360.
- (1979a). Moosbewohnende Ascomyceten. III. Einige neue Arten der Gattungen *Nectria*, *Epibryon* und *Punctillum*. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 15: 193–221.
- (1979b). *Vezdaea dawsoniae* (Lecanorales), ein neuer Moosbewohner aus Neuguinea. – Herzogia 5: 95–101.
- (1979c). Untersuchungen an moosparasitischen Pezizales aus der Verwandtschaft von *Octospora*. – Nova Hedwigia 31: 817–864.
- (1981). Moosbewohnende Ascomyceten. V. Die auf *Dawsonia* vorkommenden Arten der Botanischen Staatssammlung München. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 17: 393–473.
- Ascomycetes growing on *Polytrichum sexangulare*. – In: LAURSEN, G. A. & AMMIRATI, J. F. (eds.), Arctic and Alpine Mycology, The Second International Symposium on Arctic and Alpine Mycology (in press).
- & ITZEROTT, H. (1981). Zur Biologie von *Octospora libussae* und *O. humosa*, zwei im Moosprotonema wachsenden Pezizales. – Nova Hedwigia 34: 127–136.
- & POELT, J. (1974). Beiträge zur Kenntnis moosbewohnender Discomyceten. I. Die Gattung *Bryodiscus*. – Svensk Bot. Tidsk. 68: 369–376.

- ECKBLAD, F.-E. (1968). The genera of operculate Discomycetes. A re-evaluation of their taxonomy, phylogeny and nomenclature. – *Nytt Mag. Bot.* 15: 1–191.
- ERIKSSON, J. & RYVARDEN, L. (1973). The Corticiaceae of North Europe, Vol. 2. – *Fungiflora*, Oslo.
- (1975). The Corticiaceae of North Europe, Vol. 3. – *Fungiflora*, Oslo.
- FREY, W. (1977). Neue Vorstellungen über die Verwandtschaftsgruppen und die Stammesgeschichte der Laubmoose. – In: FREY, W., HURKA, H. & OBERWINKLER, F. (Herausg.), *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen*, pp. 117–139. – Stuttgart, New York: G. Fischer.
- GOEBEL, K. (1906). Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. – *Flora* 96: 1–202.
- GREEN, T. G. A. & CLAYTON-GREENE, K. A. (1981). Studies on *Dawsonia superba* GREV. II. Growth rate. – *J. Bryol.* 11: 723–731.
- HAINES, J. H. & MCKNIGHT, K. H. (1977). Notes on two American Hyaloscyphaceae on Aspen. – *Mycotaxon* 5: 423–431.
- HAWKSWORTH, D. L. (1982). Co-evolution and the detection of ancestry in lichens. – *J. Hattori Bot. Lab.* 52: 323–329.
- HÉBANT, C. (1976). Comparative anatomy of the gametophytes in *Dawsonia* (Polytrichales, Musci). – *J. Hattori Bot. Lab.* 40: 221–246.
- HERZOG, T. (1926). *Geographie der Moose*. – Jena: G. Fischer.
- ITZEROTT, H. (1981). Die Gattung *Octospora* mit besonderer Berücksichtigung der Pfälzer Arten. – *Nova Hedwigia* 34: 265–283.
- KARSTEN, P. A. (1887). *Ascomycetes novi fennici*. – *Rev. Mycol. (Toulouse)* 9: 159–165.
- KROPP, B. R. & CARPENTER, S. E. (1984). *Mytilodiscus*, a new genus of inoperculate Discomycetes. – *Mycotaxon* 20: 365–371.
- LIMPRICHT, K. G. (1890). Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. – In: Dr. L. RABENHORSTS *Kryptogamen-Flora*. 2. Aufl., Vol. 4, I. Abt. – Leipzig: E. KUMMER.
- LORCH, W. (1906). Einige Bewegungs- und Schrumpfungerscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. – *Flora* 97: 76–95.
- (1908). *Die Polytrichaceen. Eine biologische Monographie*. – München: K. B. Akad. Wissenschaften.
- (1931). Anatomie der Laubmoose. – In: LINSBAUER, K. (Herausg.), *Handbuch der Pflanzenanatomie*, II. Abt., 2. Teil, 7/1: 1–358. – Berlin: Gebr. BORN-TRAEGER.
- MAURER, W., POELT, J. & RIEDL, J. (1983). Die Flora des Schöckl-Gebietes bei Graz (Steiermark, Österreich). – *Mitt. Abt. Bot. Landesmus. Joanneum Graz* 11/12: 1–104.
- MCLENNAN, E. & HALSEY, F. (1936). Additions to the Australian Ascomycetes, No. 3. – *Proc. Roy. Soc. Victoria* 49: 51–61.
- MEUSEL, H. (1935). Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. – *Nova Acta Leop.*, N. F. 3 (12): 123–277.
- MÜLLER, E. (1977). Systemfragen bei Ascomyceten. – In: FREY, W., HURKA, H. & OBERWINKLER, F. (Herausg.), *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen*, pp. 43–57. – Stuttgart, New York: G. FISCHER.
- NICOLAS, G. (1932). Association des Bryophytes avec d'autres organismes. – In: VERDOORN, F. (ed.), *Manual of bryology*, pp. 109–128. – The Hague: M. NIJHOFF.
- PARRIAT, H. & MOREAU, C. (1954). Un champignon ascomycète bryophile *Lizonia imperigonia* f. *baldinii* sur *Oligotrichum aligerum*. – *Rev. Bryol. Lichénol.* 23: 215.
- PAUL, H. (1903). Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. – *Bot. Jahrb. Syst.* 32: 231–274.

- RACOVITZA, A. (1940). *Niptera polytrichina* n. sp. (champignon ascomycète) saprophyte sur *Polytrichum formosum* HEDW. – Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 23 (1): 24–27.
- (1946). Notes mycologiques. – Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 29 (1): 50–77.
- (1959). Étude systématique et biologique des champignons bryophiles. – Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. B, Bot. 10 (fasc. 1): 1–288; pl. 1–84.
- RAPER, R. J. (1968). On the evolution of fungi. – In: AINSWORTH, G. C. & SUSSMAN, A. S. (eds.), *The Fungi*, Vol. 3: 677–693. – New York, San Francisco, London: Acad. Press.
- RIFAI, M. A. (1968). The Australasian Pezizales in the herbarium of the Royal Botanic Gardens Kew. – Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Tweede Reeks 57 (3): 1–295.
- ROSSMAN, A. Y. (1979a). *Calonectria* and its type species, *C. daldiniana*, a later synonym of *C. pyrochroa*. – Mycotaxon 8: 321–328.
- (1979b). A preliminary account of the taxa described in *Calonectria*. – Mycotaxon 8: 485–558.
- (1983). The phragmosporous species of *Nectria* and related genera. – Mycol. Pap. 150: 1–164.
- SARAFIS, V. (1971). A biological account of *Polytrichum commune*. – New Zealand J. Bot. 9: 711–724.
- SCHERRER, D. C. & DOLAN, H. A. (1983). Bryophyte leaf epiflora: an SEM and TEM study of *Polytrichum commune* HEDW. – Amer. J. Bot. 70: 712–718.
- SCHOFIELD, W. B. (1981). Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte. – Bryologist 84: 149–165.
- SHERWOOD, M. A. (1981). Convergent evolution in Discomycetes from bark and wood. – Bot. J. Linn. Soc. 82: 15–34.
- , HAWKSWORTH, D. L. & COPPINS, B. J. (1980). *Skyttea*, a new genus of odontotre-moid lichenicolous fungi. – Trans. Brit. Mycol. Soc. 75: 479–490.
- SMITH, A. J. E. (1978). The moss flora of Britain and Ireland. – Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press.
- SMITH, G. L. (1971). Conspectus of the genera of Polytrichaceae. – Mem. New York Bot. Gard. 21 (3): 1–83.
- (1972). Continental drift and the distribution of Polytrichaceae. – J. Hattori Bot. Lab. 35: 41–49.
- SPOONER, B. M. (1984). Ascomycetes. – In: KIRK, P. M. & SPOONER, B. M., An account of the fungi of Arran, Gigha and Kintyre. – Kew Bull. 38: 503–597.
- VELENOVSKÝ, J. (1934). Monographia Discomycetum Bohemiae. – Praha.
- VITT, D. H. (1984). Classification of the Bryopsida. – In: SCHUSTER, R. M. (ed.), New Manual of Bryology, Vol. 2: 696–759. – Nichinan: Hattori Bot. Lab.
- WALTHER, K. (1983). Bryophytina, Laubmoose. – In: GERLOFF, J. & POELT, J. (Herausg.), A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien, 13. Aufl., V, 2. – Berlin, Stuttgart: Gebr. BORNTRAEGER.
- WIGGLESWORTH, G. (1947). Reproduction in *Polytrichum commune* L. and the significance of the rhizoid system. – Trans. Brit. Bryol. Soc. 1: 4–13.
- ZANTEN, B. O. VAN (1973). A taxonomic revision of the genus *Dawsonia* R. BROWN. – Lindberga 2: 1–48.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1985/1986

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Döbbeler Peter

Artikel/Article: [Ascomyceten auf Polytrichaceen. 41-64](#)