

Untersuchungen zur Interaktion von *Leptoglossum retirugum* (Tricholomataceae, Basidiomycetes) mit *Brachythecium rutabulum* (Brachytheciaceae, Musci)

ANNETTE HASSEL & GERHARD KOST

Hassel, A. & G. Kost (1998): Analyses of the interaction between *Leptoglossum retirugum* (Tricholomataceae, Basidiomycetes) and *Brachythecium rutabulum* (Brachytheciaceae, Musci). Z. Mykol. 64/2: 207 – 215.

Key Words: *Leptoglossum retirugum*, *Brachythecium rutabulum*, fungus-moss-interaction, intrusion channels, defense structures.

Summary: The basidiomycete *Leptoglossum retirugum* fructificates on moss-species of different genera. The infected mosses often show clear damages, like partial chloroses of leaves or necroses of whole plant organs. To study the ontogenie of the fungus-moss-interaction more intensively, light- and electron-microscopical investigations were carried out. By this means, specific damages caused by the interaction between the fungus and the moss were detected. The hyphae of *L. retirugum* invade the moss cells through lytically produced intrusion channels. Because hyphae were never found in living moss cells with morphological defense structures, it is likely that death of the plant cells occurred prior to infection. For this mode of infection, *L. retirugum* could be regarded as a necrotrophic parasite.

Zusammenfassung: Der Basidiomycet *Leptoglossum retirugum* fruktifiziert im Freiland auf Laubmoosen verschiedener Gattungen. Die von diesem Pilz besiedelten Moospflanzen sind häufig deutlich geschädigt. Hierbei handelt es sich um lokale Chlorosen auf den Moosblättchen oder auch das Absterben ganzer Pflanzenteile. Um die Ontogenie dieser Pilz-Moos-Interaktion näher zu studieren, wurden licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt. Hierdurch wurden interaktionsspezifische Schädigungen der Moospflanze nachgewiesen. Die Pilzhyphe dringen durch lytisch gebildete Intrusionskanäle in die Mooszellen ein. Da interaktionsspezifische Abwehrstrukturen in lebenden Mooszellen ausnahmslos ohne Eindringen der Pilzhyphe beobachtet wurden, ist es wahrscheinlich, daß die besiedelten Zellen bereits vorgeschädigt waren. Dieses Infektionsverhalten von *L. retirugum* spricht für einen nekrotrophen Parasitismus.

Einleitung

Im Freiland läßt sich häufig beobachten, daß Pilze Moospolster besiedeln und dort fruktifizieren. Die Art der Beziehung zwischen den Pilzen und Moosen kann dabei sehr unterschiedlich sein. Zu Anfang dieses Jahrhunderts wurde von BRITTON (1911) das gemeinsame Auftreten einiger Pilze

mit Moosen beschrieben, ohne genauere Hintergründe des Zusammenlebens dieser verschiedenartigen Organismen aufzuzeigen. RACOVITZA (1959) und FELIX (1988) stellten später die bekannten Assoziationen zwischen Moosen und Pilzen zusammen. Mit morphologischen und ultrastrukturellen Methoden wurden die Interaktionsmechanismen verschiedener Pilz-Moos-Assoziationen näher untersucht und charakterisiert (ITZEROTT 1974; REDHEAD 1979; DÖBBELER 1978, 1979a, 1979b, 1986; KOST 1984; UNTIED & MÜLLER 1984; POCKOCK & DUCKET 1985; SIMON 1987; LIGRONE & LOPES 1989). Eine Zusammenstellung von moosbewohnenden Basidiomyceten stammt von KOST (1988). In einigen dieser Interaktionssysteme lebte der Pilzpartner eindeutig parasitisch (KOST 1988; REDHEAD 1979; UNTIED & MÜLLER 1984). Dabei lassen sich häufig morphologische Veränderungen bei beiden Organismen dieser Systeme beobachten.

Der Basidiomycet *Leptoglossum retirugum* (Bull.: Fr.) (Abb. 1a) lebt und fruktifiziert im Freiland auf den Stämmchen und Kapseln von Laubmoosen unterschiedlicher Gattungen. Die in den Luftraum erhöhte Position des Hymeniums optimiert, unter Umgehung einer energetisch aufwendigen Stielproduktion, die Sporenverbreitung.

In der Literatur wird die Lebensweise von *L. retirugum* unterschiedlich beschrieben. REDHEAD (1983), GULDEN & JENSSEN (1988) und HØILAND (1992) fanden Fruchtkörper dieser Pilzart von Frühling bis Herbst auf akrokarpen und pleurokarpen Moosarten z.B. der Gattungen *Polytrichum* und *Pleurozium*. REDHEAD (1983), GULDEN & JENSSEN (1988) geben weiterhin an, daß die Fruchtkörper vorwiegend auf Moospflanzen in Rasen, Polstern und auf Baumstümpfen gebildet werden, sowie auf hieran angrenzend liegender Kräuterstreu. In Bezug auf die Toleranz gegenüber schwankenden Feuchtigkeitsverhältnissen, weisen die Autoren auf eine weite ökologische Amplitude hin. Im Gegensatz hierzu beobachteten BAS et al. (1995) die Fruchtkörperbildung von *L. retirugum* ausschließlich auf pleurokarpen Moosen (z.B. *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Pseudoscleropodium*). Als Fruktifikationszeitraum wird von ihnen nur September bis November angegeben. Nach BAS et al. (1995), GULDEN & JENSSEN (1988), HØILAND (1992) und REDHEAD (1983) wurde das Vorkommen von *L. retirugum* auf der Nordhemisphäre bis nach Marokko nachgewiesen.

Bei den Untersuchungen der Interaktion von *L. retirugum* mit Bryophyta fanden wir sowohl an Moospolstern pleurokarper Laubmoose, als auch an benachbarter Kräuterstreu, gesellig wachsende Fruchtkörper dieses Pilzes. Zumeist traten sie an Moospflanzen auf, die an schrägen Unterlagen wuchsen. Hierdurch wird nochmals eine effektivere Sporenausbreitung bewirkt. Die Fruchtkörper von *L. retirugum* wurden bei Tauwetter im Februar bereits unter der Schneedecke angelegt. Im Jahresverlauf fruktifizierte der Pilz standortstreu. Dabei war zu beobachten, daß im Sommer die Fruchtkörperbildung durch Feuchtigkeitsperioden induziert wurde. November bis Mitte Dezember hatte der Pilz seine Hauptfruktifikationsphase.

Zum Zeitpunkt der Fruchtkörperbildung des Pilzes wurden an den Moospflänzchen häufig deutliche Schädigungen vorgefunden. Dabei waren rund um den Fruchtkörper lokale Chlorosen der Blättchen, beziehungsweise abgestorbene Stämmchen und Seitenästchen zu finden. Diese Schädigung konnte soweit gehen, daß manchmal um die Pilzfruchtkörper ein ausgebleichter Bereich im Moospolster zu erkennen war. Aus dieser Beobachtung läßt sich ableiten, daß die Schadensymptome von einem parasitischen Einfluß des Pilzes herrühren.

Ziel der Untersuchung war herauszufinden, in welcher Weise die Interaktion abläuft und welche morphologischen Veränderungen bei den beiden beteiligten Organismen auftreten. Das ge-

sammelte Freilandmaterial wurde lichtmikroskopischen und rasterelektronenmikroskopischen Analysen unterzogen. An anderer Stelle wird über transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen von Dualkulturen mit *L. retirugum* und Wirtsmoosen berichtet werden.

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an Freilandmaterial durchgeführt. Zur Untersuchung wurden zum einen Moospflanzen mit *Leptoglossum*-Fruchtkörpern, sowie mit Pilzmyzel bewachsene Pflänzchen in deren unmittelbarer Nähe verwendet. Dabei wurde darauf geachtet, daß in nächster Umgebung der Sammlungsorte keine anderen bryophilen Pilze fruktifizierten. Sämtliche Pilzfruchtkörper von *Leptoglossum retirugum* wuchsen auf Moospolstern von *Brachythecium rutabulum*.

Pilz: *Leptoglossum retirugum* (Bull.: Fr.) Ricken
= *Arrhenia retiruga* (Bull.: Fr.) Redhead
Fam. Tricholomataceae

Moos: *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) B.S.G.
Fam. Brachytheciaceae

Aufsammlungen:

- P5: Deutschland; Hessen; Marburg/Lahn; Lahnberge; aus der näheren Umgebung des Botanischen Instituts; 17.12.1997; bei Birke und Weide, neben Feuchtgebiet, auf Stein; leg. et det. A. Hassel.
P 11: Deutschland; Hessen; Marburg/Lahn; Lahnberge; aus der näheren Umgebung des Botanischen Instituts; 5.5.1995; bei Weide, neben Feuchtgebiet, auf Stein; leg. et det. A. Hassel.
P 12: Deutschland; Hessen; Marburg/Lahn; Lahnberge; aus der näheren Umgebung des Botanischen Instituts; 6.6.1995; am Wegrand, auf Beton; leg. et det. A. Hassel.
P 13: Deutschland; Hessen; Marburg/Lahn; Lahnberge; aus der näheren Umgebung des Botanischen Instituts; 7.6.1995; bei Birke und Weide, neben Feuchtgebiet, auf Stein; leg. et det. A. Hassel.
P 14: Deutschland; Hessen; Marburg/Lahn; Lahnberge; aus der näheren Umgebung des Botanischen Instituts; 16.6.1995; bei Weide, neben Feuchtgebiet, auf Stein; leg. et det. A. Hassel.

Lichtmikroskopie: Die Lichtmikroskopie erfolgte anhand von Hand-, Kryostat- und Semidünnschnitten (KOST 1984) in Hellfeld- und Interferenzkontrast. Die Kryostatsschnitte wurden zur Färbung und Aufbewahrung in einem Baumwollblau- oder Phloxin-Glyceringelatinegemisch eingelegt. Die Semidünnschnitte wurden an einem Ultra-Dünnschnitt-Mikrotom vom Typ OmU2 mit einer Dicke von ungefähr 0,5 mm angefertigt. Hier erfolgte die Kontrastierung und Färbung mit einer Lösung aus 1%igem Natriumtetraborat, Neufuchsin, Kristallviolett und Glycerinbidestillat in Aqua bidest. Weiterhin wurden zur mikroskopischen Beurteilung der Interaktionsstellen ganze Moospflanzen mit Fuchsin und Baumwollblau in Milchsäure angefärbt (WILLEMS & SCHLÖSSER 1994, verändert nach GÖLDNER 1994, mündliche Mitteilung). Durch diese Färbung werden durch das Säurefuchsin die in Pflanzenzellen liegenden Hyphen rosa gefärbt, während Baumwollblau die extrazellulären Hyphen blau färbt.

Rasterelektronenmikroskopie: Die Analyse im Rasterelektronenmikroskop erfolgte nach einer Aufbereitung des Untersuchungsmaterials durch Fixierung und CO₂-Trocknung. Probenvorbereitung für die Kritisch-Punkt-Trocknung: Es wurde bereits fixiertes und Frischmaterial verwendet. Das Frischmaterial wurde in 2%-igem Glutaraldehyd in 0,1 m Cacodylatpuffer fixiert. Nach 2h Wässern mit vier- bis sechsmaligem Austausch, verblieben die Proben über Nacht in

Ethylenglycolmonoethylether. Anschließend erfolgte die vollständige Entwässerung in über Kupfersulfat getrocknetem Aceton. Das Aceton wurde innerhalb von zwei Stunden vier- bis sechsmal gewechselt. Bei der Probenvorbereitung ist darauf zu achten, daß die Untersuchungsobjekte niemals trockenfallen, da empfindliche Strukturen, wie z.B. die Zellwände der Pilzhypen, leicht kollabieren. In der Apparatur zur Kritisch-Punkt-Trocknung vom Typ Polaron E 3000 wurde nun die Acetonlösung vollständig mit CO₂ ausgetauscht. Anschließend wurden die so getrockneten, vollständig wasserfreien Proben in einem Sputter coater mit einer feinen Goldschicht bedampft. Auf diese Weise wurde die Oberfläche elektrisch leitend gemacht. Die Auswertung erfolgte an einem Rasterelektronenmikroskop S-530, an welchem auch die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen gemacht wurden.

Ergebnisse

Lichtmikroskopie

Innerhalb der Interaktion von *L. retirugum* und *B. rutabulum* bildeten sich spezifische Veränderungen aus. Diese waren, wie in der Einleitung beschrieben, teilweise bereits am Habitus der Moospflänzchen erkennbar. So waren Moospflanzen, an welchen *L. retirugum* Fruchtkörper entwickelt hatte, häufig durch Chlorosen ausgebleichen (Abb. 1a). Lediglich oberhalb des Fruchtkörpers enthielten die uninfigierten Blättchen bei lichtmikroskopischer Analyse noch morphologisch intakt erscheinende Chloroplasten. Nach dem Vergehen der Pilzfruchtkörper blieben in den Moospolstern häufig kreisförmig ausgebleichene Stellen zurück.

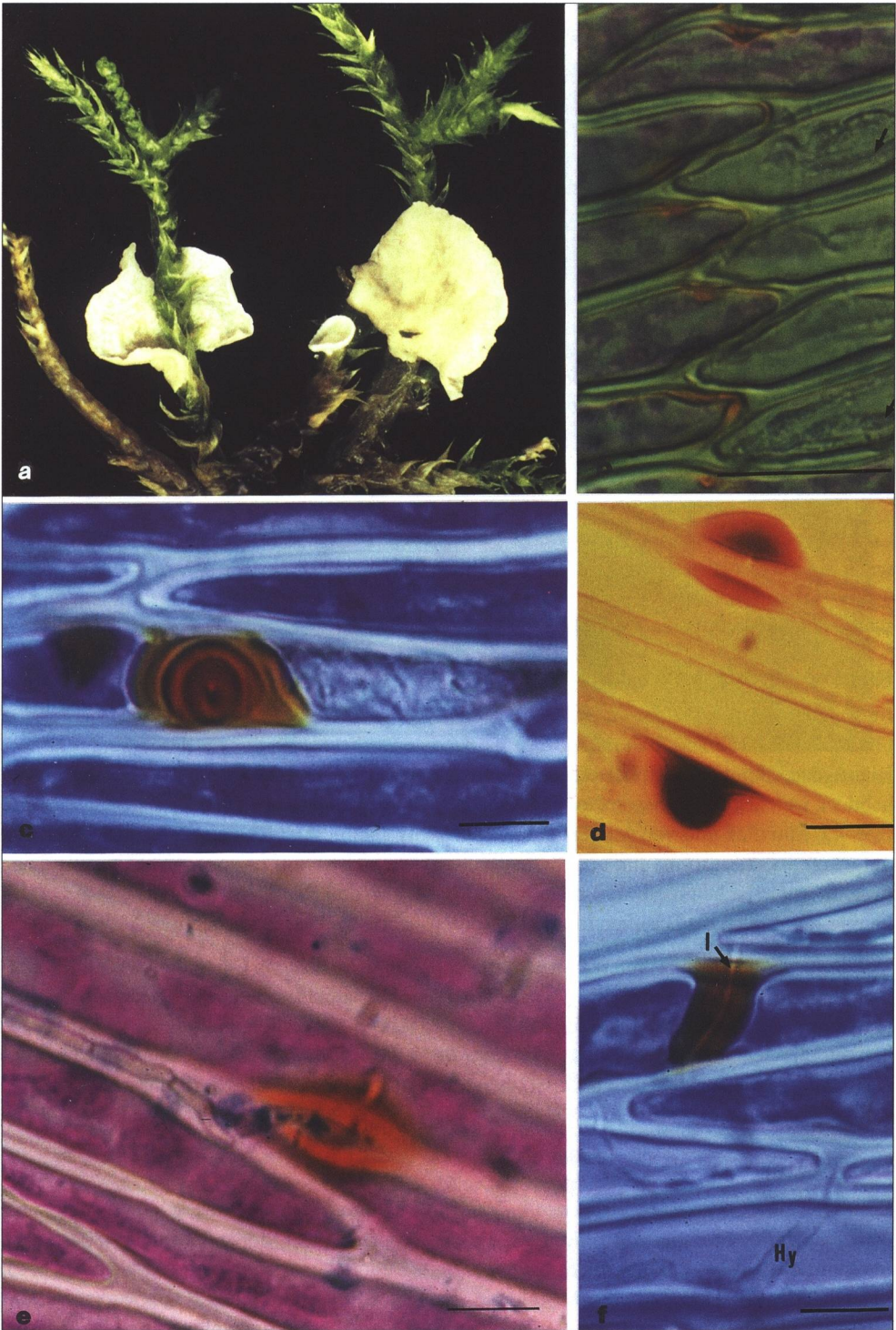
Bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen des Freilandmaterials konnten regelmäßig zelluläre Kontaktstellen zwischen Pilzhypen und Mooszellen gefunden werden. Bei Mooszellen, die keine chlorophyllhaltigen Chloroplasten mehr enthielten, waren intrazellulär liegende Hypen zu finden (Abb. 1b, 1f).

Drei verschiedene Intrusionstypen waren an Zellen der Moosstämmchen und -blättchen erkennbar. Die Penetration der Zellwand durch die Hypen erfolgte zum einen direkt über die Oberfläche des Pflänzchens in die Mooszelle. An anderen Stellen drangen die Hypen zunächst über die Interzellularen in die Pflänzchen ein und penetrierten anschließend, ausgehend vom Interzellularbereich, die Zellwand. War eine Mooszelle bereits infiziert, so konnten die Pilzhypen, von dieser ausgehend, die Wände der angrenzenden Zellen penetrieren.

Enthielten die Mooszellen lichtmikroskopisch intakt erscheinende Chloroplasten, so fand man bei Intrusionsversuchen des Pilzes Abwehrstrukturen an der Mooszellwand, welche die Hypen daran hinderten, in die Mooszellen einzudringen. Hierbei handelte es sich entweder um lignitüberähn-

Abb. 1 (rechte Seite): Infektion von *Brachythecium rutabulum* durch *Leptoglossum retirugum*; (LM); (Photos: A. Hassel).

a: Pilzfruchtkörper auf geschädigtem Moospflänzchen (P5); **b:** infiziertes Moosblättchen, Mooszellen mit Chloroplasten und Abwehrstrukturen (linke Bildhälfte), Mooszellen ohne Chloroplasten, mit eingedrungenen Pilzhypen (Pfeile) (rechte Bildhälfte); (bar = 30 µm); **c:** geschichtete Zellwandverdickung in Moosblättchenzelle, Aufsicht; (bar = 10 µm); **d:** Zellwandverdickungen an den Zellgrenzen, Seitenansicht; (bar = 10 µm); **e:** Zellwandverdickungen bei Intrusionsversuch einer Hyphe durch die Interzellulare, Seitenansicht; (bar = 10 µm); **f:** lignitüberähnliche Zellwandverdickung durchzieht die gesamte Zellbreite der Blättchenzelle; (I = Infektionskanal, H = Hyphe); (bar = 10 µm).



liche Zellwandauflagerungen (Abb. 1b–f) mit zentralem Perforationskanal oder um flächige Zellwandverdickungen. Der Versuch einer Penetration erfolgte in diesem Fall, ebenso wie bei der erfolgreichen Infektion der Mooszellen, durch die drei verschiedenen Penetrationstypen. Dabei waren die unterschiedlichen Intrusionsrichtungen an der Ausrichtung der lignitüberähnlichen Strukturen mikroskopisch erkennbar. Erfolgte der Angriff von der Oberfläche des Moosblättchens her, so waren die Abwehrstrukturen in der Aufsicht zu sehen (Abb. 1c). In Abb. 1c ist der geschichtete Aufbau der Abwehrstruktur zu erkennen. Bei dem Versuch einer Penetration von der Pflänzchenoberfläche durch die Interzellularen wurden von beiden benachbart liegenden Zellen Abwehrstrukturen gebildet (Abb. 1d, 1e). Diese waren dann lichtmikroskopisch in Seitenansicht abgebildet. Lebende Mooszellen verhinderten bei allen untersuchten Proben durch die Ausbildung von Zellwandverdickungen das Eindringen der Pilzhypen.

In Abb. 1b ist ein Moosblättchen zu sehen, dessen Zentrum (rechte Bildhälfte) mit Pilzhypen infiziert ist. Bei den befallenen Zellen lassen sich keine Anzeichen einer Abwehrmaßnahme durch Zellwandverstärkung erkennen. Demgegenüber bilden die chloroplastenhaltigen Blattspitzenzellen an den Zellwandgrenzen zu den infizierten Zellen zahlreiche lignitüberähnliche Strukturen (linke Bildhälfte). Die Moospflanze ist somit in der Lage, pilzinfizierte Zellen von lebenden Mooszellen abzugrenzen.

Lignitüberähnliche Wandverdickungen, die sich von einer Zellwand zur gegenüberliegenden Zellwand einer Mooszelle erstrecken, sind in Abb. 1f zu sehen. Die Infektionshyphe wurde dabei während ihres gesamten Verlaufs innerhalb der Wirtszelle eingemantelt und bekommt auf diese Weise keinen direkten Kontakt mit dem Cytoplasma ihrer Zielzelle.

Rasterelektronenmikroskopie

Im Rahmen der Rasterelektronenmikroskopie wurden die Oberflächenstrukturen der Interaktion untersucht. Es ist erkennbar, daß *L. retirugum* seine typisch cyphelloiden Fruchtkörper konsolenartig lateral mit der Hutoberseite an seinen Wirt anheftet. Hierzu wird ein dichtes Hyphennetz gebildet, welches die Moosgameto- und Sporophyten umspannt (Abb. 2 a, b, c). Jene Hyphen sind 2,5 - 4,0 mm dick und verzweigen sich rechtwinklig (Abb. 2d). Noch junge Fruchtkörper sind umgekehrt becherförmig und bilden eine kompakte Randstruktur (Abb. 1a, b). Älter werdende Fruchtkörper flachen mehr und mehr ab und lappen an den Randbereichen aus (Abb. 1c). Im Hymenium bilden die Basidien meist vier Sporen, selten sind sie fünfsporig.

Das gesamte Pilzmyzel von *L. retirugum* ist schnallenlos (Abb. 2d). Eindeutig mit dem Fruchtkörper in Kontakt stehende Hyphen wurden in ihrem Verlauf betrachtet. Sie bildeten den dichten Hyphenmantel um die Moospflänzchen aus. Die Pilzhypen verliefen häufig entlang der Zellgrenzen der Moosblättchen. Das Hyphennetz lag den Moospflänzchen dicht auf, so daß in der nächsten Umgebung des Fruchtkörpers keine Intrusionsstellen in die Moospflanze beobachtet werden konnten.

Diskussion

Der Pilz *L. retirugum* ist an ein Leben in Vergesellschaftung mit Moossubstraten gut adaptiert. Zum einen erleichtert die Ausbildung des Fruchtkörpers auf den Moospflanzen die Sporenverbreitung, da das Hymenium vom Substrat in den Luftraum abgehoben wird (Abb. 1a, 2a, b, c), ohne daß der Pilz Energie in die Ausbildung eines Stiels investieren muß (OBERWINKLER 1977; KOST 1988). Gleichzeitig nutzt *L. retirugum* das Moos auf ernährungsphysiologischer Ebene,

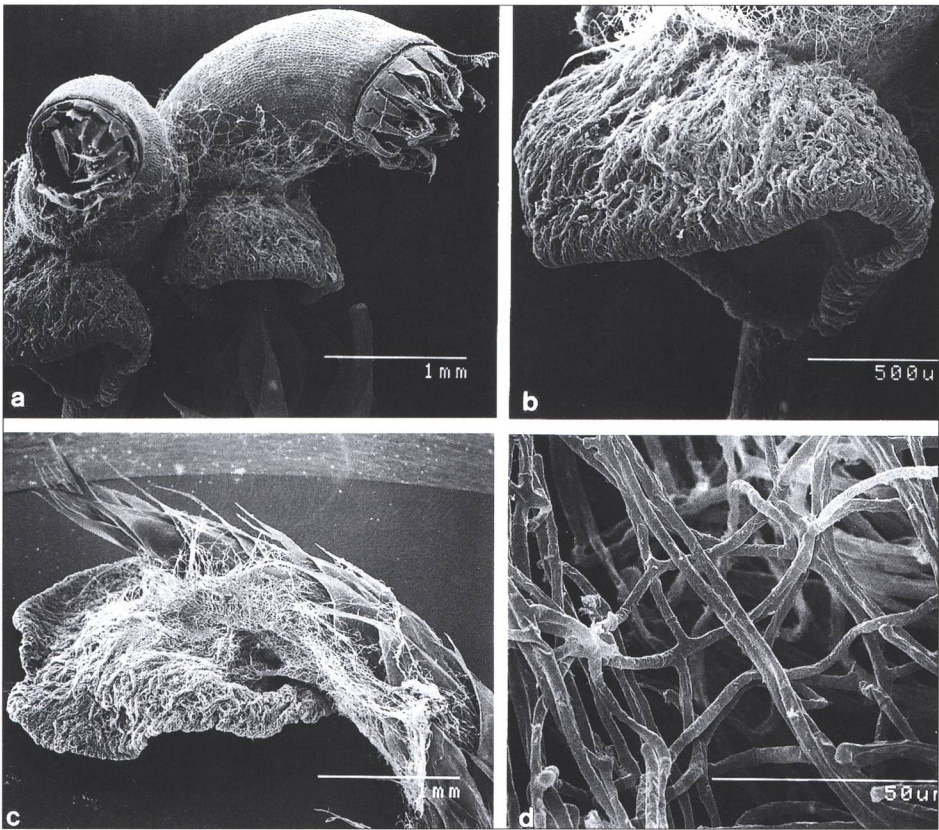


Abb. 2: Infektion von *Brachythecium rutabulum* durch *Leptoglossum retirugum*; (REM); (Photos: A. Hassel).

a: junge Fruchtkörper auf Moossporophyt; **b:** junger Fruchtkörper auf Moossporophyt; **c:** älterer Fruchtkörper auf Moosgametophyt; **d:** schnallenfreies Myzel mit rechtwinkligen Verzweigungen.

indem er es parasitiert. Als Folge dieses Parasitismus entstehen in den besiedelten Moospolstern oft begrenzte, stark nekrotische Bereiche, die eindeutig mit der Fruktifizierung des Pilzes assoziiert werden können. Derartige nekrotische Bereiche in der Umgebung der Fruchtkörper sind nicht nur für das beschriebene Interaktionssystem nachgewiesen worden. Beispielsweise wurden ähnliche flächig begrenzte Nekrosen bei der Assoziation von *Tephrocye palustris* mit Moosarten der Gattung *Sphagnum* beobachtet (KOST 1988).

Bei den meisten parasitischen Beziehungen werden zur Infektion der Wirtspflanze spezifische Interaktionsstrukturen vom Pilz ausgebildet. Dabei sind regelmäßig nachgewiesene parasitische Infektionsstrukturen die Appressorien (MENDGEN & DEISING 1993). Im Unterschied hierzu bildete *L. retirugum* bei der Infektion von *B. rutabulum* keine Appressorien aus. In diesem System penetrierten die Pilzhypen direkt die Zellwand und drangen unter Ausbildung eines schmalen Intrusionskanals in die Mooszellen ein. Die Besiedlung der Moospflänzchen erfolgte inter- und intrazellulär.

Um das Eindringen von Pilzhyphen abzuwehren, verstärken viele Höhere Pflanzen ihre Zellwände durch Auflagerungen. Dabei werden verschiedene Strategien verfolgt. Zum einen kann durch vollständige Zellwandverstärkung einer einzelnen Zelle oder aber eines begrenzten Gewebeabschnitts das Eindringen bzw. die Ausbreitung des Parasiten verhindert bzw. begrenzt werden. Gleichzeitig kann es dabei durch eine hypersensitive Reaktion zum Absterben der die Penetrationsstelle umgebenden Wirtszellen kommen (FREYTAG & HAHNBROCK 1992). Durch das flächige Absterben der Pflanzenzellen wird einem obligat biotrophen Pilz die Ernährungsgrundlage entzogen. Es wird dem Wirt ermöglicht, sich so gegen eine weitere Ausbreitung des Pilzparasiten zu wehren. Soll dagegen das Eindringen einer Pilzhyphe in eine Wirtszelle verhindert werden, ohne die Lebensfähigkeit dieser Zelle stark einzuschränken, so bildet die Wirtszelle eine lokale Zellwandverdickung um den Penetrationsbereich der Hyphe. Hierdurch wird der Intrusionsversuch der Hyphe gezielt erschwert oder unterbunden. Bei erfolgreicher Abwehr der Intrusion bleibt die betroffene Pflanzenzelle intakt. Die Auflagerungen, welche der Wirt zur Abwehr von pilzlichen Penetrationsversuchen bildet, werden bei höheren Pflanzen als Lignituber bezeichnet (AIST 1976). Solche Lignituber können unterschiedlich ausgeprägt sein. Ihre Struktur ist amorph oder geschichtet. Auch die chemische Zusammensetzung dieser Zellwandverdickungen ist sehr heterogen. In variierenden Zusammensetzungen sind dabei hauptsächlich Kallose, Lignin, Zellulose, Pektin und Suberin enthalten (AIST 1976). Im Zentrum der Lignituber befindet sich der Infektionskanal der Pilzhyphe.

Vergleichbare Abwehrstrukturen konnten auch in den Blättchen- und Stämmchenzellen von *B. rutabulum* bei einem parasitischen Angriff von *L. retirugum* beobachtet werden (Abb. 1b–f). KOST (1984) beschrieb lignituberähnliche Strukturen in Moosen, welche mit Arten der Basidiomycetengattung *Rickenella* interagieren. Da in Moosen kein Lignin nachgewiesen werden kann, müssen ihre Zellwandverdickungen eine andere chemische Zusammensetzung besitzen, als jene der höheren Pflanzen. GÖLDNER (1997) konnte nachweisen, daß die Abwehrstrukturen der Moose gegen Penetrationen von *Rickenella*-Arten Suberin enthalten. In den Untersuchungen von GÖLDNER (1997) wurde unter anderen das Moos *Eurhynchium praelongum* berücksichtigt, welches nahe verwandt mit *B. rutabulum* ist. In diesem Zusammenhang können die Ergebnisse über die chemische Zusammensetzung der Abwehrstrukturen bei einer Pilzinfektion vermutlich auch auf *B. rutabulum* in Assoziation mit *L. retirugum* übertragen werden. An anderer Stelle wird über die Ultrastruktur der lignituberähnlichen Zellwandauf lagerungen an den infizierten Moosblättchen berichtet werden.

Da keine Pilzhyphen gefunden wurden, die in lebende Mooszellen eingedrungen sind und mit Hyphen befallene Zellen keine Abwehrreaktion zeigten, liegt die Vermutung nahe, daß es sich bei der Interaktion zwischen *B. rutabulum* und *L. retirugum* um einen nekrotrophen Parasitismus handelt. Vermutlich wurde die Wirtszellen also bereits vor der tatsächlichen Besiedlung durch die Pilzhyphen, möglicherweise mit vom Parasiten abgegebenen Toxinen, abgetötet.

Die Ergebnisse der Untersuchungen bestätigen, daß es sich bei der Beziehung zwischen *L. retirugum* und seinem Wirt *B. rutabulum* um eine enge Interaktion handelt. Die Pilze fruktifizieren ausschließlich in Vergesellschaftung mit Moospolstern, an welchen dann zahlreiche erfolgreiche Infektionen, sowie auch morphologische Abwehrstrukturen innerhalb der Mooszellen nachgewiesen werden können.

Danksagung

Herzlichster Dank gilt Dr. K.-H. REXER (Marburg) und L. HENNEBERG (Marburg) für klärende Diskussionen, sowie Durchsicht und Korrektur des Manuskripts. Die Arbeiten wurden mit Förderung des Sonderforschungsbereichs 305 Ökophysiologie durchgeführt.

Literatur

- AIST, J.R. (1976) - Papillae and related wound plugs of plant cells. *Annual Rev. Phytopathol.* **14**: 154-163.
- BRITTON, E.G. (1911) - Fungi on mosses. *The Bryologist* **14**: 103.
- DÖBBELER, P. (1978) - Moosbewohnende Ascomyceten I. Die pyrenocarpen, den Gametophyten besiedelnden Arten. *Mitt. Bot. München* **14**: 1-360.
- (1979a) - Untersuchungen an moosparasitischen Pezizales aus der Verwandtschaft von *Octospora*. *Nova Hedwigia* **31**: 817-863.
 - (1979b) - Moosbewohnende Ascomyceten II. *Acrosporum adeanum*. *Mitt. Bot. München* **15**: 175-191.
 - (1986) - *Belonioscyphella hypnorum* (Helotiales, Ascomycetes), ein nekrotropher Parasit auf Laubmoosen. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **57**: 153-158.
- FELIX, H. (1988) - Fungi on bryophytes, a review. *Bot. Helv.* **98**: 239-269.
- FREYTAG, S. & K. HAHLBROCK (1992) - Abwehrreaktionen von Pflanzen gegen Pilzbefall. *Biol. Uns. Zeit* **22**: 135-142.
- GÖLDNER, C. (1997) - *In-vitro* Nachweis einer parasitischen Interaktion von Arten der Gattung *Rickenella* (Tricholomataceae, Basidiomycetes) mit Laubmoosen. Dissertation, Marburg, 1-170.
- GULDEN, G. & K. M. JENSSEN (1988) - Arctic and alpine fungi. Bd. 2. Soppkonsulenten, Oslo; 27-28.
- HØILAND, K. (1992) - *Arrhenia* Fr. In: HANSEN, L. & H. KNUDSEN (eds.) - Nordic Macromycetes; Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales. *Nordsvamp-Copenhagen* **2**: 98-99.
- ITZEROTT, H. (1974) - Scheibenpilze in Moosen. *Mikrokosmos* **10**: 293-297.
- KOST, G. (1984) - Moosbewohnende Basidiomyceten I. Morphologie, Anatomie und Ökologie von Arten der Gattung *Rickenella* Raitelh.: *Rickenella fibula* (Bull.: Fr.) Raitelh., *R. aulacomniophila* nov. spec., *R. swartzii* (Fr.: Fr.) Kuyp. *Z. Mykol.* **50**: 215-240.
- (1988) - Interactions between Basidiomycetes and Bryophyta. *Endocytobiosis & Cell Res.* **5**: 287-308.
- LIGRONE, R. & C. LOPES (1989) - Cytology and development of a mycorrhiza-like infection in the gametophyte of *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (Marchantiales, Hepatophyta). *New Phytol.* **111**: 423-433.
- MENDGEN, K. & H. DEISING (1993) - Tansley Review No.48. Infection structures of fungal plant pathogens - a cytological and physiological evaluation. *New Phytol.* **124**: 193-213.
- OBERWINKLER, F. (1977) - Das neue System der Basidiomyceten. In: FREY, W., H. HURKA & F. OBERWINKLER (eds.) - Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, 59-105.
- POCOCK, K. & J.G. DUCKETT (1985) - Fungi in hepatics. *Bryol. Times* **13**: 2-3.
- REDHEAD, S.A. (1983) - *Arrhenia* and *Rimbachia*, expanded generic concepts, and a reevaluation of *Leptoglossum* with emphasis on muscicolous North American taxa. *Can. J. Bot.* **62**: 865-892.
- SIMON, E. (1987) - *Lyophyllum palustre*, a parasite on *Sphagnum*. *Symp. Biol. Hung.* **35**: 165-175.
- UNTIED, E. & K. MÜLLER (1984) - Colonization of *Sphagnum* cells by *Lyophyllum palustre*. *Can. J. Bot.* **63**: 757-761.
- WILLEMS, G.H. & E. SCHLÖSSER (1994) - A new staining technique to differentiate fungal structures on upper leaf surfaces and within leaf tissue. Abstract, Tagung der Deutschen Gesellschaft für Mycologie und Lichenologie, Braunschweig; 1-6.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

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

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



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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [64_1998](#)

Autor(en)/Author(s): Hassel Annette, Kost Gerhard

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Interaktion von *Leptoglossum retirugum* \(Tricholomataceae, Basidiomycetes\) mit *Brachythecium rutabulum* \(Brachytheciaceae, Musci\) 207-215](#)