Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 60 (1950)

Artikel: Einige Aspekte zur Systematik pseudosphärialer Ascomyceten

Autor: Müller, Emil / Arx, J. Adolf von

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-42132

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: 21.10.2025

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

Einige Aspekte zur Systematik pseudosphärialer Ascomyceten

Von *Emil Müller* und *J. Adolf von Arx*

Eingegangen am 21. April 1950

Inhalt

Seite

I. Allgemeine Betrachtungen 330
1. Bau der Fruchtschicht 331
2. Das Stroma 332

II. Einzeluntersuchungen 334
A. Der Wettsteininatyp 334
1. Die Primitivtypen 334
2. Die Leptosphaeria-Entwicklungsreihe 337
3. Die Pleospora-Entwicklungsreihe 345
4. Die Didymosphaeria-Entwicklungsreihe 349
5. Die Mycosphaerella-Entwicklungsreihe 351
6. Die Dothideaceen 358
7. Die Venturia-Gibbera-Entwicklungsreihe 363
B. Der Dothioratyp 371
1. Die Bagnisiella-Botryosphaeria-Entwicklungsreihe 372
2. Die Dothioraceen 377
3. Die Hysteriaceen 380
4. Die Phacidiaceen 382
C. Die Myriangiales 383

III. Diskussion und vorläufige Schlußfolgerungen 385

Summary 392
Verzeichnis der untersuchten Pilze 393
Literaturverzeichnis 397

Mit den folgenden Ausführungen, die das Ergebnis zahlreicher Einzeluntersuchungen darstellen, möchten wir unsere Auffassung über die verwandtschaftlichen Verhältnisse von einigen Gruppen *pseudosphärialer* Pilze diskutieren. Unsere Betrachtungen stützen sich dabei auf Formen im Stadium der Ascusreife. Zytologische Untersuchungen konnten nicht durchgeführt werden, und über den Großteil der Formen ist in dieser Hinsicht auch noch zu wenig bekannt. Die Bearbeitung umfaßt in erster Linie mitteleuropäische und besonders alpine Arten, während nur

wenige tropische Formen berücksichtigt wurden. Die betrachteten Pilze werden zur Hauptsache den *Pseudosphaeriales* (Nannfeldt, 1932; Gäumann, 1940, 1949) zugeteilt; nur wenige der untersuchten Arten gehören zu den *Myriangiales* u. *Hemisphaeriales* der genannten Autoren.

I. Allgemeine Betrachtungen

Bei den aus sexueller Kopulation hervorgegangenen Fruktifikationsorganen, den Hauptfruchtformen der nach dem *pseudosphärialen* Typus gebauten Formen, haben wir zwischen der *vegetativen* Partie, dem Stroma, bzw. dem Gehäuse, und der *sexuellen* Partie, der im reifen Stadium die Asci und Sporen enthaltende Fruchtschicht entspricht, zu unterscheiden. Das *pseudosphäriale* Stroma ist entweder ein parenchymatisches Gewebe, das aus einer prädestinierten Zelle durch Teilung in allen drei Richtungen hervorgegangen ist, oder wir müssen es als pseudoparenchymatisches Geflecht auffassen, entstanden aus einem sich verdichtenden Hyphenknäuel. In dessen Innern spielen sich nun die Sexualvorgänge ab, deren Ergebnis die Entwicklung dikaryontischer, ascogener Hyphen ist. In den aus diesen hervorgegangenen Asci wickelt sich nach erfolgter Karyogamie die Reduktionsteilung ab, wobei im Laufe von normalerweise drei Teilungsschritten acht Tochterkerne entstehen. Ihnen entsprechend erfolgt durch Bildung von eigenen Wänden die Differenzierung in acht zunächst einzellige Ascosporen (Gäumann, 1949).

Ein natürliches System innerhalb dieser Pilzgruppe muß daher in erster Linie auf die Gestaltung und Entwicklung der sexuellen Phase, also auf den Bau der Fruchtschicht, auf Lagerung, Gestaltung und Raumerfüllung der Asci, auf Form, Größe und Farbe der Sporen und auf Art und Mechanismus der Sporenentleerung Rücksicht nehmen. Erst in zweiter Linie kann auch der Bau des Stromas mit seinen Bauelementen und dessen Lage im Wirtssubstrat zur Gliederung herangezogen werden.

Es ist vor allem von Höhnels Untersuchungen (z. B. 1907, 1918) zu verdanken, daß wir heute auf dem Wege sind, auch die Ascomyceten in ein natürliches System einteilen zu können. Seine zahlreichen Arbeiten waren richtunggebend und haben auch auf andere Forscher wie Theissen, Sydow, Petrak und Arnaud anregend gewirkt, den wahren Verwandschaftsverhältnissen nachzugehen. Nach diesen zahlreichen Einzeluntersuchungen hat es dann Nannfeldt (1932) unternommen, die Ascomyceten, wenigstens in groben Zügen, in ein einigermaßen natürliches System zu gliedern.

Für unsere Untersuchungen war wegleitend, nach Möglichkeit die volle Entwicklung und alle Bauelemente im Auge zu behalten. Das Herausschälen der Verwandtschaftsverhältnisse konnte dann aber nur auf der Kenntnis der Primitivtypen und auf den erkennbaren Entwicklungs-

tendenzen beruhen. In den folgenden kurzen Ausführungen möchten wir auf die allgemeinen Gesichtspunkte eingehen, um dann im II. Teil die einzelnen Entwicklungsreihen im Detail zu besprechen.

1. Bau der Fruchtschicht

Wie schon oben erwähnt, wickelt sich bei den *pseudosphärialen* Pilzen die sexuelle Kopulation im Innern von vegetativen Stromata ab. In den meisten bis heute untersuchten Fällen entstehen dabei Ascogone, von denen aus zunächst ascogene Hyphen und von diesen aus Asci gebildet werden. Als primitivsten Fall betrachten wir die Bildung eines einzigen Ascogons, aus dem ein einziger Ascus entsteht. Entsprechend geht die Höherentwicklung in Richtung einer Vermehrung der Ascuszahl, was theoretisch durch Vermehrung der Ascogone, durch Vermehrung der aus einem Ascogon entstehenden Asci oder durch Kombination beider Fälle möglich ist. Leider fehlen gerade im Bereich der Primitivtypen zytologische Untersuchungen vollständig.

Entsteht in einem Stroma nur ein einziger Ascus, so muß dieser mehr oder weniger kugelig sein, da er während seinem Wachstum von der Stromabasis her allseitig auf denselben Widerstand stößt. Eine Vermehrung der Asci zwingt diese, sich stärker scheitelwärts zu strecken; sie werden daher zunächst eiförmig oder sackartig, bleiben aber in der Form und oft auch in der Größe unkonstant. Je größer ihre Zahl wird, desto mehr müssen sie sich strecken; sie werden zylindrisch oder keulig.

Die Vermehrung und die Formgestaltung der Asci wirkt sich in der Folge aber auch auf das vegetative, aus zartwandigen Hyphen gebildete Stromainnere aus. Während ihrer Entwicklung wachsen die Asci in dieses Geflecht hinein, wobei sie es zum Teil resorbieren, zum andern Teil aber einfach zwischen sich zusammendrängen. Je nach der Zahl und der Form der Asci ist der Grad dieser mechanischen Einwirkung sehr verschieden. Bei wenigen, rundlichen Asci erkennt man noch deutlich den zelligen Charakter des ursprünglichen Stromas, bei vielen und zylindrischen Asci bleiben zwischen ihnen nur noch fädige Reste, die man, weil sie in vielen Fällen den ganz anders entstehenden Paraphysen der *Sphaeriales* und *Discomyceten* ähneln, als *Paraphysoiden* bezeichnet. Entsprechend nennen wir das ursprüngliche Stromageflecht paraphysoid. Bei einigen Gruppen kann dieses aber auch während der Ascusentwicklung vollständig resorbiert werden, die Asci lehnen sich bei diesem Typ eng aneinander (z. B. *Mycosphaerella*, sect. *Eu-Mycosphaerella*).

Im Zusammenhang mit ihrer Entstehung und der Sporenentleerung stimmen die Asci der *pseudosphärialen* Pilze in einem Merkmal, das natürlich in den Einzelheiten erheblich variieren kann, überein. Die Ascuswand ist besonders am Scheitel ausgeprägt dickwandig und besteht eigentlich aus zwei Häuten. Das Eindringen in das paraphysoide Ge-

flecht kann deshalb viel kräftiger erfolgen als bei zartwandigen Schläuchen. Außerdem können die reifen Asci sich bei der Wasseraufnahme stark strecken, was zunächst zu einem Reißen der äußern Haut führt. Die gespannte innere Haut schnellt nun plötzlich weit vor und reißt am Scheitel durch, worauf mit Hilfe des von den benachbarten Asci ausgeübten Druckes die Sporen ausgeschleudert werden.

Die in Frage kommenden Formen besitzen meist achtsporige Asci. Man kann in der Literatur oft Angaben finden, daß die Sporenzahl im Ascus bei primitiven Arten unkonstant ist. Diese Ansicht vermögen wir, was die *Pseudosphaeriales* anbelangt, nicht zu teilen. Erfolgt die Reduktionsteilung nach dem normalen Schema in drei Teilungsschritten, so entstehen acht, seltener nur vier Ascosporen. Ist nun die Zahl eine andere, zum Beispiel fünf, so müssen durch irgendwelche Störungen einige der acht ursprünglichen Kerne degeneriert sein. Eine größere Zahl von Sporen läßt sich dadurch erklären, daß sich die durch die Reduktionsteilung entstandenen acht Kerne weiter teilen, bevor sie zur Bildung von Zellwänden schreiten. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß viele Formen mehrkernige Zellen besitzen, bei denen die Sporenbildung natürlich nach einem viel komplizierteren Vorgang stattfinden muß. Derartige Erscheinungen sind aber eher als sekundär denn als primär zu deuten; sie hängen vielfach mit andern Rückbildungstendenzen zusammen.

Die Ascosporen sind innerhalb dieser Pilzgruppe außerordentlich vielgestaltig. Sie sind häufig gefärbt und in zahlreichen Fällen unterteilt, oft nur durch Querwände, oft teilen sie sich aber auch in zwei oder drei Richtungen. Aber die ursprünglichen Sporen der *pseudosphärialen* Pilze sind einzellig, und alle Sporen durchlaufen in ihrer Entwicklung ein Einzellstadium. Doch schon bei relativ primitiv gebauten Formen erkennt man früh die Tendenz zur Unterteilung.

Die uns bekannten primitiven Formen besitzen verhältnismäßig große, von einem inhaltreichen, oft öligen Plasma erfüllte, selten durchsichtig hyaline, meistens milchige oder etwas trübe Sporen, deren Entwicklung nur sehr langsam vor sich geht. Die Höherentwicklung schlägt verschiedene Wege ein, auf die wir später im Zusammenhang mit den verschiedenen Gruppen eingehen möchten. Kleine, von klarem Plasma erfüllte Sporen betrachten wir als abgeleitet.

2. Das Stroma

Das *pseudosphäriale* Stroma ist bei primitiven Typen in der Form noch unkonstant und wenig differenziert. Nach außen wird es durch eine dunkle Kruste von dickwandigen Zellen abgegrenzt, nach innen folgen allmählich heller werdende bis hyaline, plasmareiche Zellen, die den ganzen Innenraum erfüllen. Mit der Höherentwicklung erhält das Stroma

eine bestimmte Form und beginnt sich zu differenzieren, indem zum Beispiel Wandschichten mit eigener Struktur entstehen. Größere stromatische Formen scheiden sich in sterile und fertile Partien, die sich in der Gewebestruktur unterscheiden.

Die mannigfachen Stromaformen sind aber für die phylogenetischen Beziehungen oft von geringer Bedeutung, da sie sich nach der Wachstumsweise und nach dem Substrat richten. Eingesenkt wachsende Fruchtkörper nehmen häufig Kugelgestalt an; das heranwachsende Stroma stößt ja in diesem Fall allseitig auf denselben Widerstand. Sind aber einmal die deckenden Schichten (Epidermis, bzw. Periderm) durchbrochen, so entsteht eine Stelle geringern Widerstandes; der sich erweiternde Fruchtkörper vermag sich deshalb nach oben schneller auszudehnen. Auch wird dadurch die freie Entfaltung von Mündungsorganen (Ostiolum) ermöglicht. Bei einigen Formen führt diese Möglichkeit zur Ausbildung eines scheitelständigen, meist über dem Substrat sich erhebenden Ringwulstes oder eines sich weiter ausbreitenden Stromadeckels (Clypeus). Bei andern Formen bricht der ganze Fruchtkörper hervor, indem die bedeckenden Schichten weggesprengt werden. Der Fruchtkörper nimmt dann eine kissenförmige, halbkugelige oder pustelförmige Gestalt an (zum Beispiel *Dothiora, Systremma, Dothidella*), oder die fertilen Stromateile sprossen aus einem sterilen, als Basalstroma ausgebildeten Teil als freie Konzeptakel heraus (zum Beispiel *Cucurbitaria, Botryosphaeria, Myriangium*). Wieder bei andern Formen entsteht die Fruchtkörperanlage subkutikulär oder ganz oberflächlich (zum Beispiel *Coleroa, Stigmatea*). Sie stoßen beim Heranwachsen nach unten auf den größten Widerstand und erhalten daher eine halbkugelige, linsenförmige oder schildförmige *(hemisphäriale)* Gestalt.

Diese Ausführungen sind aber nicht so zu verstehen, daß die verschiedenen Stromaformen reine Anpassungserscheinungen wären, denen keinerlei systematischer Wert zukomme. Wir wollen damit nur andeuten, wie eng die Stromaformen doch mit dem Ort ihrer Bildung im Zusammenhang stehen, worauf eine stammesgeschichtliche Ableitung unbedingt Rücksicht zu nehmen hat.

Neben der Ausgestaltung der äußeren Form läßt sich noch in zwei weiteren Bereichen eine Entwicklung verfolgen, nämlich im Öffnungsmechanismus und im paraphysoiden Geflecht. Beide stehen mit einer nachträglichen Streckung der Fruchtkörper im Zusammenhang. Dieser Entwicklungsablauf soll später am Beispiel der Gattung *Leptosphaeria* eingehender besprochen werden, wobei zu bemerken ist, daß er auch in andern Entwicklungsreihen beobachtet werden kann (zum Beispiel *Pleospora, Botryosphaeria, Hysteriaceen*).

Nach diesen Ausführungen läßt sich ein primitiv gebauter, *pseudosphärialer* Pilz folgendermaßen charakterisieren :

« Stromata in ihrer Gestalt unbestimmt, sklerotienartig, von einheitlicher Struktur, ein oder nur wenige monasce Loculi enthaltend, ohne vorgebildete Mündung. Asci derbwandig, von kugeliger oder sackartiger Gestalt. Ascosporen groß, einzellig, von milchig-öligem Plasma erfüllt. »

II. Einzeluntersuchungen

Unsere Ergebnisse beruhen auf der Untersuchung von Pilzkollektionen, die wir größtenteils selbst gesammelt haben. Ein Teil der Pilze stammt auch aus dem Herbar der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich; für die Erlaubnis zu dessen Benützung danken wir dem Institutsvorsteher, unserem Lehrer Herrn Prof. Dr. E. Gäumann, recht herzlich. Sofern wir die Art einwandfrei determinieren konnten oder bestimmt fanden, so wird sie in der Folge unter ihrem Namen angeführt, gelang uns aber die Artbestimmung nicht, so wird nur die Gattung genannt, zum Beispiel *Pleospora* spec.

A. Der Wettsteininatyp

1. Die Primitivtypen

Diesem oben charakterisierten Primitivtyp am nächsten kommen Vertreter der Gattung *Wettsteinina* von Höhnel (Typus *W. gigaspora* v. H.). Bei *W. mirabilis* (Niessl) v. H., die sich im wesentlichen wohl nur durch etwas kleinere Sporen vom Gattungstypus unterscheidet, erkennt man deutlich den stromatischen Bau des Fruchtkörpers mit einer aus verdicktwandigen Zellen bestehenden Außenkruste, die allmählich in Schichten von dünnwandigeren und zuinnerst zartwandigen Zellen übergeht. Am Scheitel, aber weder in der Form noch in der Lage fixiert, besteht eine von zartwandigeren Zellen gebildete schwache Stelle, die später durch Ausbröckeln der Zellen zu einer Öffnung wird. Die wenigen Asci sind groß und breit elliptisch oder eiförmig. Sie entwickeln sich nicht alle gleichzeitig. Neben solchen mit ausgebildeten Sporen, deren dicke, gelatinöse Wände in Auflösung begriffen sind, sieht man noch ganz junge mit noch nicht differenzierten Sporen. Zwischen ihnen erkennt man noch deutliche, allerdings schwach langgestreckte Zellen des paraphysoiden Stromageflechtes. Die Asci enthalten acht 60—85 μ lange und 20—26 μ breite elliptische Sporen, die ziemlich lange einzellig bleiben. Später bildet sich, meist etwas über der Mitte, eine Querwand und im so entstehenden obern Teil eine, im untern Teil zwei weitere Einschnürungen. Die Sporen sind von körnigem, oft mit großen Öltropfen durchsetzten Plasma erfüllt und von einer deutlich begrenzten Schleimhülle umgeben. Wahrscheinlich werden die von den aufgelösten Asci befreiten Sporen durch den Druck der jungen Asci ins Freie gestoßen, wo sie eine Nachreife durchmachen. Dabei bilden sich die schon früher durch die

Einschnürungen angedeuteten sekundären Querwände, und die Sporen färben sich braun (Petrak, 1947; Müller, 1950).

Nur wenig weiter entwickelt scheint uns *W. eucarpa* (Karsten) comb. nov. (Syn. *Sphaerella eucarpa* Karsten), von der wir auf *Polygonum viviparum* L. prächtig entwickeltes Material zur Verfügung hatten. Das Stroma entspricht im Bau demjenigen von *W. mirabilis,* ist aber im Durchschnitt etwas kleiner und enthält 1—5 fast kugelige oder, je nach dem zur Verfügung stehenden Raum, eiförmige Asci, die ebenso wie die acht Sporen, kleiner sind als bei *W. mirabilis.* Die 40—45 μ langen und

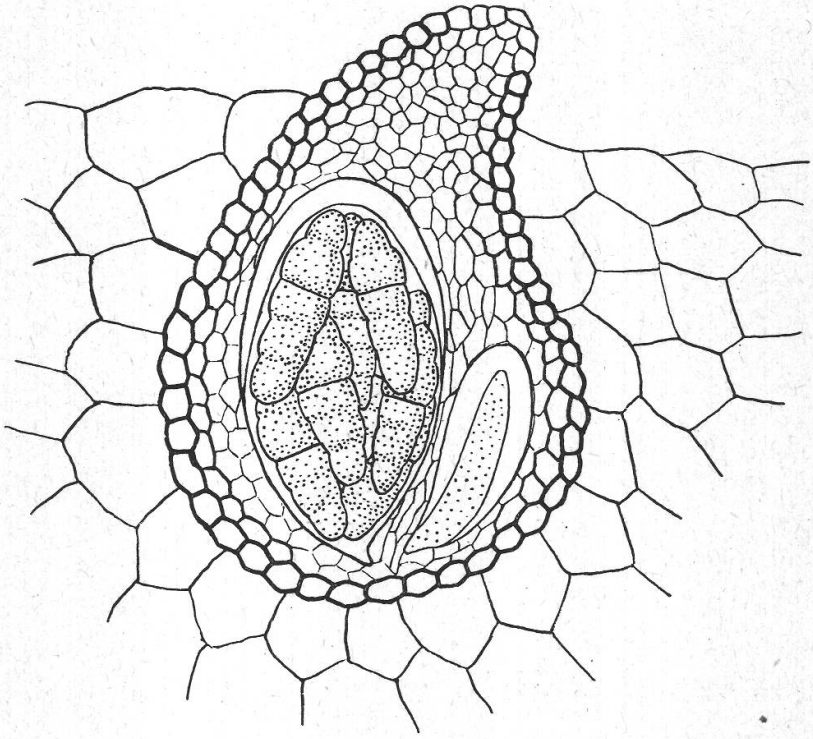

Abbildung 1
Medianschnitt durch einen Fruchtkörper von *Wettsteinina mirabilis.* Vergr. 250mal

14—16 μ breiten Sporen bilden nur je eine Querwand in oder über der Mitte aus, wobei der obere Teil etwas breiter als der untere ist. Es fehlen auch die für *W. mirabilis* so charakteristischen Einschnürungen nicht, nur sind sie etwas undeutlicher.

Von *Wettsteinina* ausgehend lassen sich sehr viele Arten ableiten, welche in mehrere Entwicklungsreihen zusammengefaßt werden können. Diese weisen neben gleichartigen Entwicklungstendenzen auch viele Unterschiede auf, was zu einer starken Aufspaltung in Gattungen geführt hat. Aus den erkennbaren Entwicklungsreihen sollen in der Folge eine Anzahl herausgegriffen werden.

Kaum höher entwickelt als *Wettsteinina,* aber wahrscheinlich doch von ihr abgeleitet, ist die Gattung *Monascostroma* von Höhnel, deren seltener Typus, *M. innumerosa* (Desm.) v. H. wir auf dürren *Juncus*-halmen in reichlichem Maße und schön entwickelt gefunden haben. Die Stromata entwickeln sich in den Spaltöffnungen in Form von rundlichen oder wenig gestreckten, kleinzellig parenchymatischen Gewebeballen

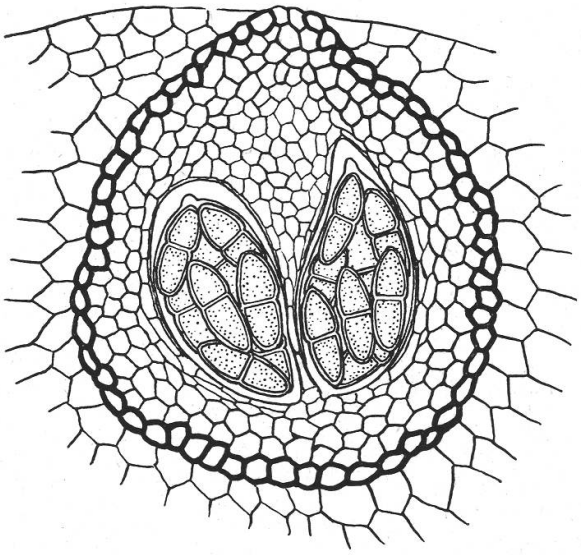

Abbildung 2
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Wettsteinina eucarpa.* Vergr. 250mal

von 35—100 μ Durchmesser. Im Innern entwickeln sich wenige, in sehr kleinen Stromata nur ein, in größeren bis sechs Asci, die bei der Reife gelatinös werden und durch Quellung das Stroma am Scheitel auseinanderdrücken. Die acht zweizelligen, 20—26 μ langen und 6—8 μ breiten, etwas bogig-gekrümmten, spindeligen, stumpfendenden, gelblichgrünen Sporen besitzen ein derbes Epispor.

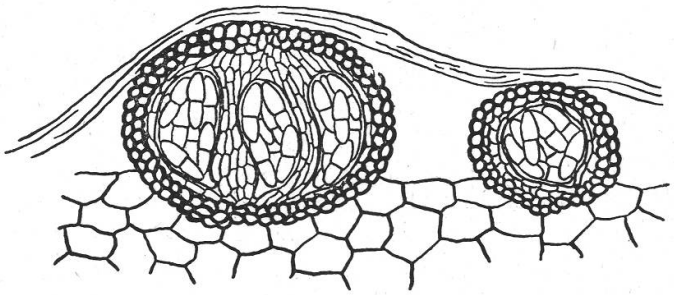

Abbildung 3
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Monascostroma innumerosa.* Vergr. 250mal

Schon Petrak (1923) hat darauf hingewiesen, daß einige Formen der Gattung *Leptosphaeria* Ces. et de Not., Untergattung *Scleropleella* (v. H.) E. Müller, *Monascostroma* sehr nahe stehen. *L. Sowerbyi* (Fckl.) Sacc. (Abbildung bei Müller, 1950) besitzt 60—120 μ große, kugelige oder hochgestellt elliptische Stromata, die wenige, meist nur ein bis vier dickwandige, breit elliptische Asci enthalten. Die in den Asci zusammen-

geballten Sporen sind spindelförmig, mit stumpfen Enden, und besitzen 6—7 Querwände.

2. Die Leptosphaeria-Entwicklungsreihe

Schon innerhalb der Gattung *Wettsteinina* läßt sich eine Tendenz zur Abkürzung der Sporenreifung erkennen. *W. pachyasca* (Niessl) Petr. erhält schon innerhalb der Asci alle Querwände, nur die Färbung der Sporen erfolgt erst außerhalb der Fruchtkörper, während bei *W. engadinensis* E. Müller auch die Färbung der Sporen innerhalb der Asci beginnt. All diese abgeleiteten Formen weichen aber im Bau der Asci und des vegetativen Stromas kaum von *W. mirabilis* ab.

Ähnlich wie die Sporen von *Wettsteinina* verhalten sich diejenigen von *Leptosphaeria grandispora* Sacc., einer seltenen Art, die auf dürren Grashalmen gefunden werden kann. Die großen, bis 50 μ langen, breit spindelförmigen und bis zwölfmal septierten Sporen bleiben lange hyalin und färben sich erst später goldgelb. Die Schleimhülle bleibt aber auch hier erhalten. Daneben aber nimmt gegenüber *Wettsteinina* die Zahl der Asci zu, und diese beginnen sich auch zu strecken. Das zwischen ihnen verbleibende paraphysoide Geflecht wird fädig ausgebildet und erscheint in Form von Paraphysoiden. Das Gehäuse läßt aber mit dicken, pseudoparenchymatischen Wänden den stromatischen Charakter noch deutlich erkennen. Bei *L. phaeospora* E. Müller, dem Typus der Untergattung *Massariosphaeria* E. Müller, reifen die Sporen rasch aus. Gegenüber *L. grandispora* hat die Zahl der Asci noch mehr zugenommen, und sie haben sich auch noch mehr gestreckt, während, wie bei *L. grandispora*, die Größe der Asci noch der Sporen verändert erscheint.

Wir betrachten die Formen der Untergattung *Massariosphaeria* als Übergangstypen zur Gattung *Massaria* de Not. *Massaria argus* (B. et Br.) Fres. besitzt große, 1 mm im Durchmesser messende, sehr dickwandige Gehäuse. Das Ostiolum ist als kegelförmig vorstehende Scheitelpartie deutlich ausgebildet, und von ihm aus strahlt ein stromatischer Deckel, ein Clypeus, in das Wirtsgewebe aus. Im Innern werden zahlreiche große, keulige Asci angelegt, in denen acht breit-spindelförmige, 50 bis 60 μ lange und 15—20 μ breite Sporen heranreifen. Wie bei *Massariosphaeria* zeichnen sich diese durch die breite Schleimhülle aus; sie besitzen mehrere Querwände, und die Sporenwand, das Epispor, ist sehr dick.

Während bei *Massaria* die Vermehrung der Asci hauptsächlich in der Vergrößerung der Fruchtkörper gesucht wird, wobei Asci und Sporen in ihrer Größe gegenüber den Primitivtypen kaum wesentlich verändert werden, läßt sich anderseits auch eine Verkleinerung der Asci und Sporen beobachten, die dem gleichen Zwecke dient.

Leptosphaeria personata Niessl besitzt kleine, nur zirka 100 μ große Stromata, in deren Innern sich wenige eiförmige Asci entwickeln, die in einem paraphysoiden Geflecht von langgestreckten Zellen sitzen. Sie enthalten acht oblonge, dreimal septierte und in der Mitte tief eingeschnürte, 20—27 μ lange und 6—7 μ breite Sporen, welche von einer deutlichen, wenn auch ziemlich schmalen Schleimhülle umgeben sind. Gegenüber *Wettsteinina engadinensis* kann im Bau kaum etwas wesentlich anderes beobachtet werden; einzig die Sporen sind bedeutend kleiner. Wir betrachten *L. personata* als Übergangsform von *Wettsteinina*

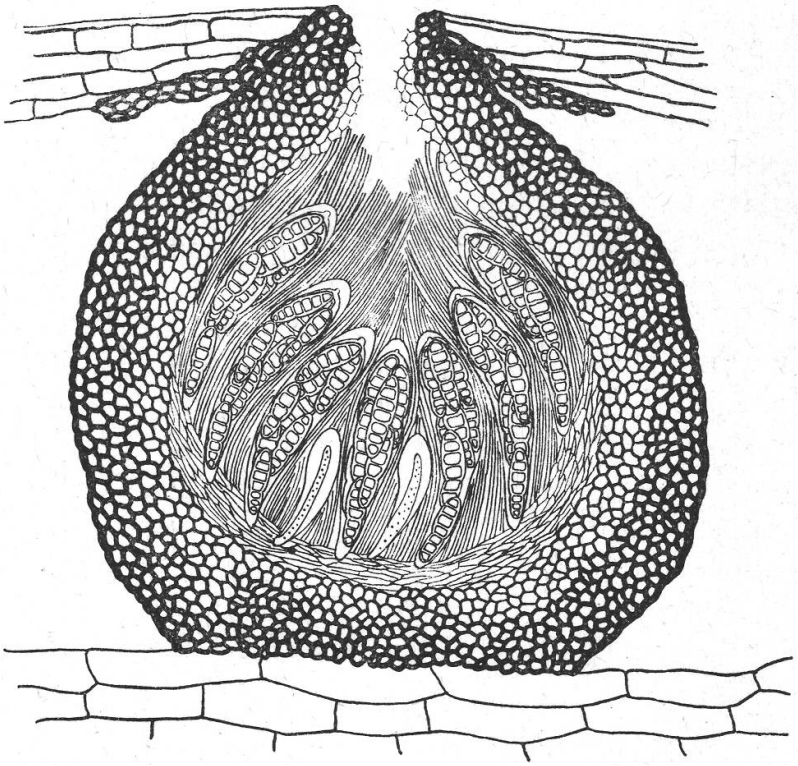

Abbildung 4
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Massaria argus*.
Vergr. 125mal

zur Untergattung *Scleropleella* (siehe oben), deren Typus, *L. salebricola* Sacc. B. et R. sich von *L. personata* neben unwesentlichen Merkmalen im innern Bau hauptsächlich in den Sporen unterscheidet, die keine Schleimhülle mehr besitzen (Abbildung 6). In der Untergattung *Scleropleella* wird also der erste Schritt zur Vermehrung der Asci, die Verkleinerung der Asci und der Sporen, verwirklicht. Der innere Bau entspricht aber immer noch dem *Wettsteinina*typ.

Ein weiterer Schritt dieser Entwicklung beginnt sich bei *L. culmorum* Auerswald abzuzeichnen. Die Zahl der Asci wird vermehrt, wobei sich diese gleichzeitig strecken, was zu einem stärkeren Zusammenpres-

sen des paraphysoiden Geflechtes zu Paraphysoiden führt. Bei *L. nigrans* (Desm.) Ces. et de Not. hat sich die Zahl der Asci nochmals stark vermehrt; sie sind zylindrisch geworden und im Verhältnis zur Länge relativ schmal. Damit ist die Stufe der Untergattung *Eu-Leptosphaeria* erreicht, die eine außerordentlich große Aufspaltung in Formen erfahren hat.

Innerhalb der Gattung *Leptosphaeria* fallen die vielen Formen auf, deren Sporen in der gegen den Ascusscheitel orientierten Hälfte eine gegenüber den andern verdickte Zelle besitzen. Es ist schon mehrmals versucht worden, dieses Merkmal zur Einteilung der Gattung heranzuziehen (von Höhnel, 1918; Wehmeyer, 1946). Es ist aber zu beachten, daß diese Eigentümlichkeit sich schon bei *Wettsteinina mirabilis* bemerkbar macht. Der obere Teil der Spore ist bei dieser Art etwas breiter. Ganz deutlich wird dies bei *W. engadinensis*. Wir betrachten diese Asymmetrie als der ganzen Gattung, ja, noch weitergehend, als der ganzen Gattungsgruppe eigentümlich. Wo sie fehlt, muß sie verlorengegangen sein. Trotzdem möchten wir auf eine sich abzeichnende Entwicklungslinie eintreten, innerhalb deren sie sich wohl am deutlichsten und treuesten bemerkbar macht.

Leptosphaeria Nitschkei Rehm (Abbildung vgl. Müller, 1950) ist ein typischer Vertreter der Untergattung *Eu-Leptosphaeria*. In einem pseudoparenchymatischen, außen von einer deutlichen Kruste begrenzten Fruchtkörper entwickeln sich zahlreiche, schwach keulenförmige, achtsporige Asci. Die meist vierzelligen, 30—40 μ langen und 4—5 μ breiten, nur ganz schwach gefärbten, spindelförmigen und schwach gekrümmten Sporen besitzen eine zweite, deutlich verdickte Zelle. Wir haben schon mehrmals darauf hingewiesen, daß bei den primitiven Formen die Gestaltung des paraphysoiden Geflechtes von der Zahl und der Form der Asci abhängt. Bei *Leptosphaeria Nitschkei* ist diese Entwicklung so weit fortgeschritten, daß sich zwischen den Asci deutlich fädige Paraphysoiden ausgebildet haben. Über den Asci gehen die Paraphysoiden aber wieder in das ursprüngliche, stromatische Geflecht über. Aber nun beginnt sich bei *L. Niessleana* Rbh. eine weitere Entwicklungsmöglichkeit abzuzeichnen. Man beobachtet bei dieser Art eine fädige Ausbildung des paraphysoiden Geflechtes schon bevor überhaupt die Asci erscheinen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß sich die Fruchtkörper während ihrer Entwicklung in Richtung gegen die Substratoberfläche bedeutend stärker strecken, wobei das paraphysoide Geflecht, von der Basis ausgehend, mitgenommen wird. Gleichzeitig werden auch die äußeren Stromateile erfaßt, und das Gehäuse verliert seinen pseudoparenchymatischen Charakter; es wird prosenchymatisch.

Ein weiterer Bereich, der dabei erfaßt wird, ist die Mündung. Bei *Wettsteinina* besteht einfach ein aus schwächern Stromazellen gebildeter, später ausbröckelnder, scheitelständiger Porus. Bei *L. Nitschkei* ist der

Unterschied zwischen Gehäusezellen und Mündungszellen größer; das Ausbröckeln kann deshalb früher und vor allem intensiver stattfinden. Prinzipiell besteht aber kein Unterschied. Erst bei *Leptosphaeria Niessleana* wird durch die Streckung der Fruchtkörper auch die Mündung erfaßt. Die innern Ostiolumzellen dehnen sich und werden letztendlich auseinandergezogen. Nur am äußersten Scheitel besteht ein Deckel von annähernd normal ausgebildeten Zellen, während die mit ihr nahe verwandte *L. modesta* (Desm.) Auerswald eine schon früh vollständig offene Mündung besitzt, in die hinein im obern Teil sekundär noch dunkle, borstige Hyphen wachsen.

L. Niessleana wie auch *L. modesta* haben gegenüber *L. Nitschkei* nur wenig veränderte, 30—40 μ lange, fünfzellige Sporen mit einer vor-

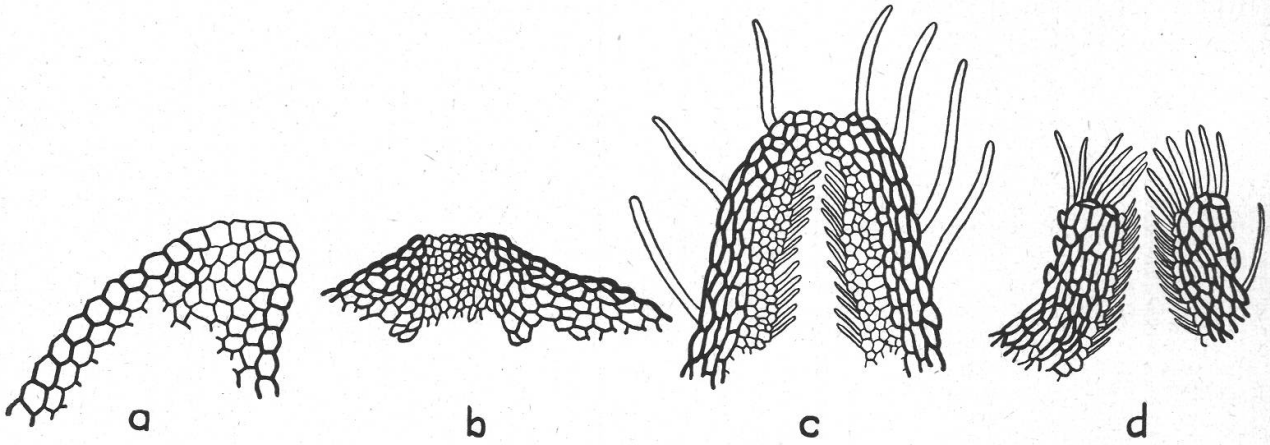

Abbildung 5
Die Entwicklung im Bereich der Mündungen
a) *Wettsteinina mirabilis*; b) *Leptosphaeria macrospora*;
c) *Leptosphaeria Niessleana*; d) *Leptosphaeria modesta*

stehenden zweiten Zelle. Die im übrigen wie *L. modesta* gebaute *L. derasa* (B. et Br.) Auersw. hat 40—50 μ lange, sieben- bis zehnzellige Sporen. Bei *L. epilobii* E. Müller werden sie schon 55—65 μ lang und besitzen bis 12 Querwände. Mit *L. megalospora* Niessl mit 75—85 μ langen und bis 15mal septierten Sporen wird dann eine Übergangsform zur Gattung *Ophiobolus* Rbh. erreicht. *Ophiobolus* selber, zum Beispiel *O. acuminatus* (Sow.) Duby, entspricht im wesentlichen der *Leptosphaeria*-Untergattung *Nodulosphaeria* (Typus *L. derasa*), besitzt aber fädige, nur zirka 3 μ breite, gewöhnlich aber mehr als 100 μ lange, vielfach septierte Sporen.

Leptosphaeria ebenfalls sehr nahestehend und von *Wettsteinina* ableitbar sind die Gattungen *Rebentischia* Karsten und *Buergenerula* Sydow (Müller, 1950).

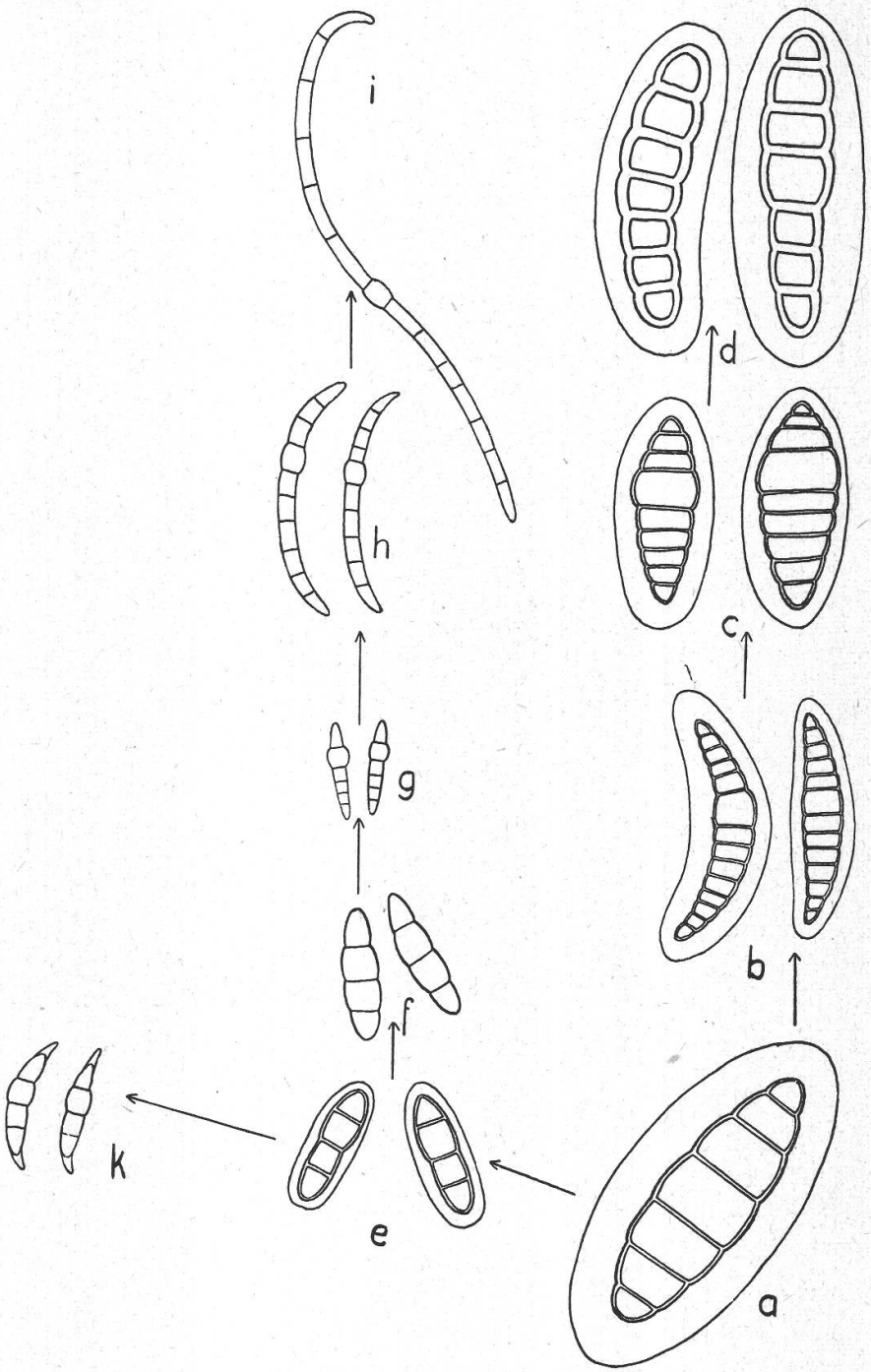

Abbildung 6
Sporenformen in der Leptosphaeria-Entwicklungsreihe:
a) *Wettsteinina pachyasca*; b) *Leptosphaeria grandispora*;
c) *L. phaeospora*; d) *Massaria argus*; e) *L. personata*;
f) *L. salebricola*; g) *L. nigrans*; h) *L. derasa*; i) *Ophiobolus cirsii*;
k) *Rhopographus pteridis*. Vergr. 500mal

Rhopographus Nitschke, zum Beispiel *R. pteridis* (Sow.) Winter, zeichnet sich durch die in großer Zahl reihenweise miteinander verwachsenen Einzelstromata aus, die sich subepidermal bilden und dem Sub-

strat beinahe schildförmig aufsitzen. In den einzelnen Fruchtkörpern entwickeln sich nicht sehr viele, oblonge oder breit zylindrische, achtsporige Asci, die in einem aus rundlichen Zellen bestehenden Basalgeflecht sitzen und von faserigem, undeutlich zelligem, paraphysoidem Geflecht umgeben sind. Die braunen Sporen sind spindelförmig und vier- bis sechszellig, wobei die zweiten Zellen schwach vorstehen. An beiden Enden besitzen sie überdies stumpf-kegelförmige, hyaline Anhängsel.

Es ist offensichtlich, daß dieser Pilz nahe mit *Leptosphaeria* verwandt ist. Vergleichen wir ihn mit der oben angeführten *Leptosphaeria personata*. Schon bei dieser Art erkennen wir die Tendenz, Fruchtkörper miteinander verwachsen zu lassen; denn häufig findet man neben einzelstehenden Stromata solche, bei denen zwei oder drei miteinander ver-

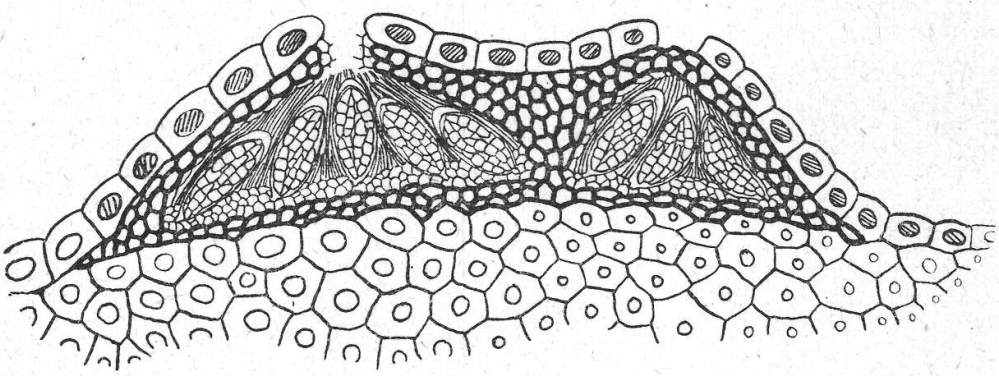

Abbildung 7
Schnitt durch ein Stroma von *Rhopographus pteridis* (senkrecht zur Längsrichtung). Vergr. 250mal.

wachsen sind. Darüber hinaus beginnt sich auch das an der Basis stehende Stroma zu reduzieren, was bei *Rhopographus* noch weiter geführt wird. Die Schleimhülle der *Leptosphaeria personata*-Sporen ist bei *Rhopographus* bis auf die endständigen Anhängsel reduziert, eine Entwicklung, die innerhalb der Gattung *Leptosphaeria* mehrmals beobachtet werden kann, auf die wir aber später, bei der Entwicklungsreihe von *Pleospora* etwas eingehender zurückkommen möchten.

Trematosphaeria Fuckel kann ebenfalls als mit *Leptosphaeria* sehr nahe verwandt betrachtet werden. *T. megalospora* Fckl. zum Beispiel besitzt derbe, von dickwandigen, braunen, schwach gestreckten, 10 bis 12 μ großen Zellen aufgebaute Gehäuse, die zuerst eingesenkt wachsen, später aber durch Abheben der Epidermis frei werden. In ihrem Innern bilden sich ziemlich viele keulige Asci, die von fädigen Paraphysoiden umgeben sind. Die sieben- bis neunzelligen Sporen sind 30—40 μ lang und 8 μ dick und besitzen ein ziemlich derbes Epispor. Der Bau dieser Pilze würde es rechtfertigen, solche Formen einfach als holzbewohnende

*Leptosphaeria*arten zu betrachten, deren Gehäuse etwas derber geworden sind.

Trematosphaeria pertusa Fckl., der Typus der Gattung, weicht im Bau nicht wesentlich von *T. megalospora* ab. Hingegen sind die Sporen meist nur vierzellig, wobei sie eine mittlere Einschnürung besitzen. Neben den vierzelligen Sporen gibt es aber auch solche, bei denen nur die mittlere Querwand ausgebildet wird. *T. pertusa* kann deshalb als Übergangsform zur Gattung *Amphisphaeria* Ces. et de Not. aufgefaßt

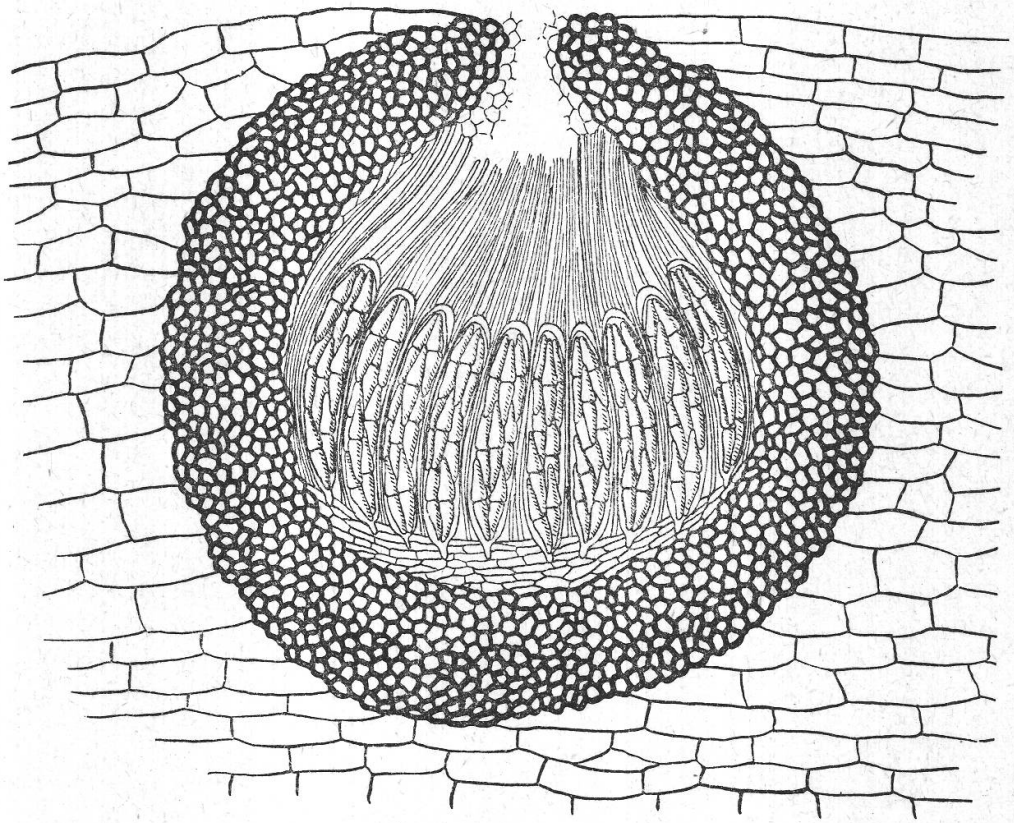

Abbildung 8
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Amphisphaeria latericolis*
Vergr. 250mal

werden, die wie *Trematosphaeria* gebaut ist, aber durchwegs nur zweizellige Sporen besitzt.

Ebenfalls sehr nahe verwandt ist die Gattung *Herpotrichia* Fuckel. Sie unterscheidet sich von *Trematosphaeria* zur Hauptsache durch den dichten Besatz des Fruchtkörpers mit wirren, braunen Hyphen (Petrak, 1923). Aber all diese Gattungen haben leider noch keine zusammenfassende Bearbeitung erfahren, so daß die Abgrenzung vorläufig kaum als definitiv angenommen werden kann.

Auch *Melanomma* Fuckel können wir von *Leptosphaeria* ableiten. *M. Pulvys-pyrius* (Pers.) Fckl. hat Gehäuse aus kleinen, rundlichen, sehr

dickwandigen Zellen, die, dicht gedrängt, oft größere Flächen überziehend, beieinander stehen. Im Innern finden sich schmal-zylindrische Asci mit einreihig gelagerten, vierzelligen, spindelförmigen, braunen Sporen.

Eine Entwicklung ganz anderer Art hat die Gattung *Lophiostoma*

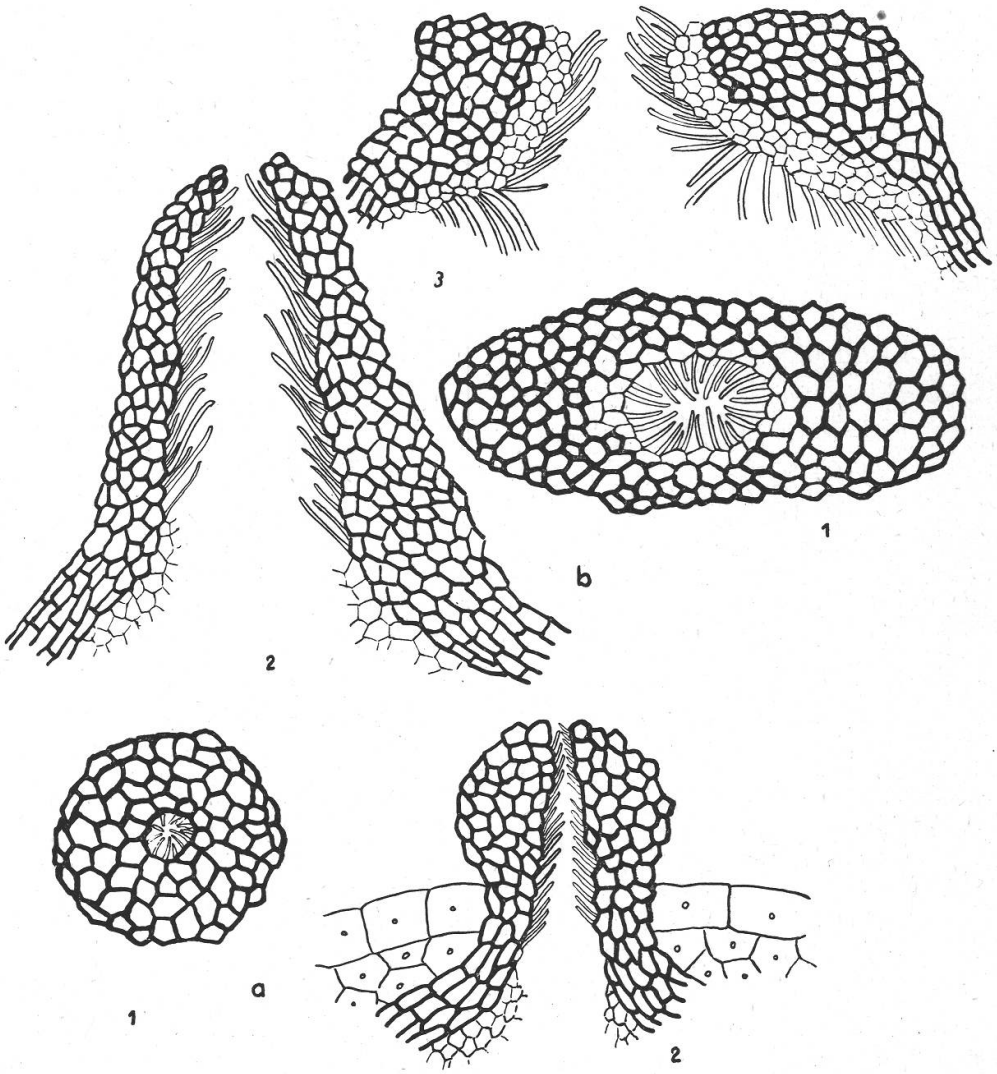

Abbildung 9
Vergleich der Mündungen von: a) *Leptosphaeria clavata*; b) *Lophiostoma collinum*. 1 von oben, 2 Querschnitt, 3 Längsschnitt. Vergr. 250mal

Ces. et de Not. durchgemacht. Grundsätzlich unterscheidet sie sich von *Leptosphaeria* durch die nicht mehr halbkugelige, zylindrische oder kegelförmige, sondern in einer Richtung auseinandergezogene Mündung. In den andern Merkmalen stimmen diese Formen aber weitgehend mit Vertretern der Gattung *Leptosphaeria* überein, und nicht selten findet man auch Übergangsformen zwischen beiden Gattungen. So besitzt *L. clavata*

Guyot ein sehr stark ausgeprägtes Ostiolum, das sich über die Epidermis erhebt. Im Substratinnern ist es halsartig eingeengt. Ähnlich wie bei den andern Arten der Untergattung *Nodulosphaeria* ist der Mündungssporus mit nach oben divergierenden hyalinen Hyphen ausgekleidet. *Lophiostoma collinum* Speg. zeigt im Schnitt eine schwach elliptische, fast kreisrunde Mündung, in die hinein ebenfalls periphysenartige Hyphen wachsen. In einer Richtung ist aber die Mündungswand viel stärker ausgebildet, was den eigenartigen Charakter der Fruchtkörper bedingt. Ganz entsprechend sind auch die Mündungen von *Lophidium compressum* (Pers.) Sacc. Sie unterscheidet sich von den Formen der Gattung *Lophiostoma* durch die nicht nur quergeteilten, sondern auch mit Längswänden versehenen Sporen.

3. Die Pleospora-Entwicklungsreihe

Analog der Entwicklungsreihe mit spindelförmigen, mehrfach querseptierten Sporen, und mit diesen in mancher Hinsicht überstimmend, besteht auch eine solche mit mauerförmig geteilten Sporen, die ebenfalls auf den *Wettsteinina*typ zurückgeführt werden kann.

Pyrenophora Fries stellt von *Wettsteinina* aus den ersten Entwicklungsschritt dar. Nach Petrak (1928) kann diese Gattung allerdings nicht generisch von *Pleospora* getrennt werden. Dies ist insofern richtig, als eine Gattung, die nur einfach die behaarten oder an der Mündung mit Borsten versehenen *Pleospora*arten umfaßt, nicht aufrechterhalten werden kann. Nach dem Typus *Pyrenophora phaeocomes* Fries, mit dem die verbreitete *P. trichostoma* (Fr.) Fuckel bis auf die Sporen übereinstimmt, umfaßt die Gattung aber Arten, die im stromatischen Bau, in der primitiven, allerdings mit einigen Borsten versehenen Mündung und in den breit elliptischen Asci mit *Wettsteinina* vollständig übereinstimmen. Nur die ziemlich großen, mit Querwänden versehenen und einer deutlichen Schleimhülle umgebenen, schwach olivgrün oder gelblich gefärbten Sporen unterscheiden sich von *Wettsteinina* darin, daß sie überdies auch noch in einer mittleren Zelle eine Längswand besitzen.

Die Gattung *Pseudoplea* von Höhnel (Typus *P. trifolii* [Rostr.] Petr.) entspricht in den Asci und Sporen sowie in der Ausbildung des paraphysoiden Geflechtes *Pyrenophora*. Das Stroma hat sich aber gegenüber dieser Gattung weitgehend reduziert; die Gehäuse sind aus zartwandigen, schwach gestreckten Zellen aufgebaut. Wir fassen *Pseudoplea* als eine der Untergattung *Scleropleella* bei *Leptosphaeria* entsprechende Gruppe auf, wobei zu erwähnen ist, daß es sich um Blattparasiten handelt.

Der weitere Entwicklungsgang innerhalb dieser Gruppe vollzieht sich analog *Leptosphaeria*. Auch hier erkennt man die Tendenz, die Zahl der Asci zu vermehren, wobei auch die Stromata eine ähnliche Ausgestaltung erfahren wie bei *Leptosphaeria*. Besonders schön läßt sich

im Bereich der Gattung *Pleospora* Rbh. die Entwicklung der Sporen verfolgen. Ausgehend von *Wettsteinina engadinensis,* deren Sporen eine an den Enden kappenartig erweiterte Schleimhülle besitzen, beobachten wir bei *Pleospora pileata* (Volkart) comb. nov. (Syn. *Pyrenophora pileata* Volkart) diese Endkappen zu großen kugeligen Anhängseln erweitert, während die Hüllen an den Flanken der Sporen ziemlich schmal bleiben. Bei

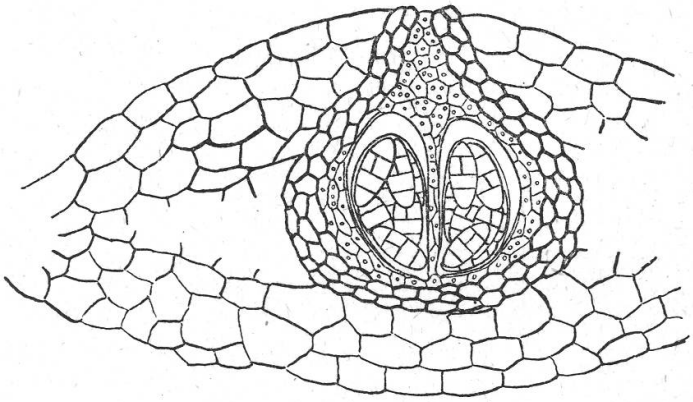

Abbildung 10
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Pseudoplea trifolii.* Vergr. 250mal

Pleospora spec., die wir auf *Moeringia ciliata* (Scop.) Dalla Torre gesammelt haben, bleiben die großen kugeligen Anhängsel erhalten, sind aber von den sich der Sporenflanke entlang zeigenden Hüllenteilen deutlich getrennt, womit eine Reduktion eingeleitet wird. Ein nächster Schritt führt zu einem vollständigen Verschwinden der Schleimhülle an den

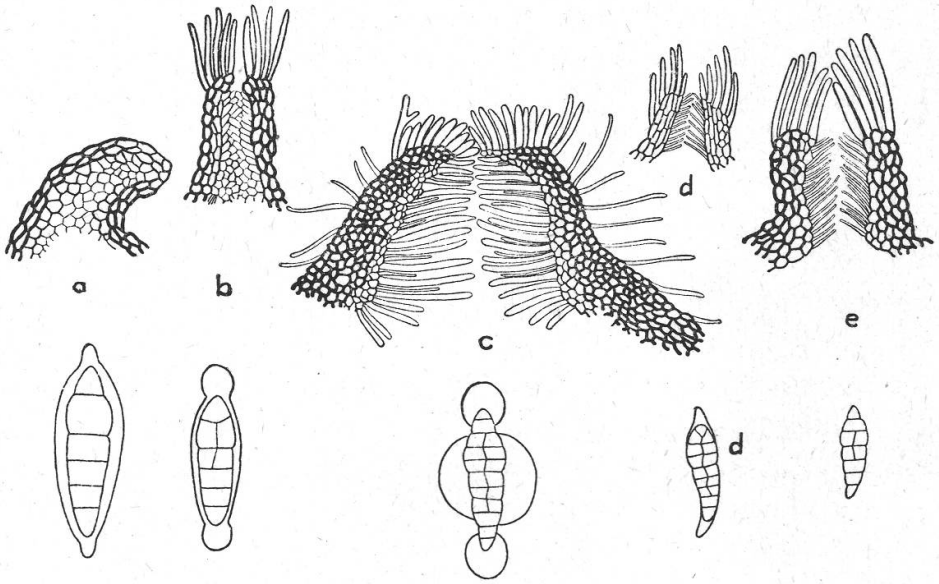

Abbildung 11
Beispiel für die Entwicklung von Sporen und Fruchtkörpermündungen im Bereich der Gattung *Pleospora*: a) *Wettsteinina engadinensis*; b) *Pleospora pileata*; c) *Pleospora* spec. auf *Moeringia ciliata*; d) *Pleospora eximia*; e) *Pleospora lecanora*
Vergr.: Mündungen 250mal, Sporen 500mal

Flanken der Spore, während sie sich an den Enden in Form von kegelförmigen Schleimanhängseln noch halten kann (bei *Pleospora eximia* Rehm). Das vollständige Verschwinden der Schleimhülle wird bei *Pleospora lecanora* (Fabre) Rehm erreicht. Bei all diesen Pilzen sind die Sporenformen einander sehr ähnlich, nur ihre Größe nimmt allmählich ab, und parallel zur Entwicklung im Bereich der Sporen läßt sich an diesen fünf Formen auch die Entwicklung der Mündung verfolgen, die zu einer ähnlichen Ausgestaltung wie bei *Leptosphaeria modesta* führt.

Eine ganz anders gerichtete Entwicklung, die zu einer merkwürdigen Asymmetrie der Sporen führt, haben die Formen der von Rabenhorst aufgestellten Gattung *Clathrospora* durchgemacht. Bei

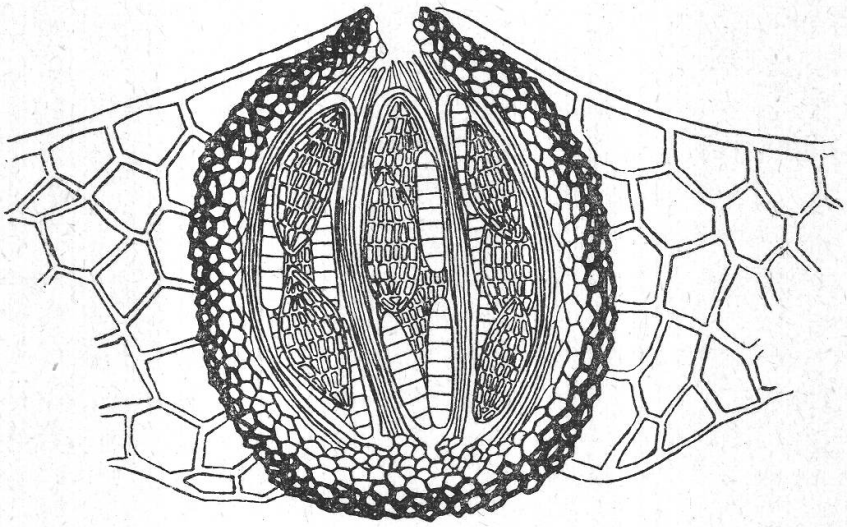

Abbildung 12
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Clathrospora Elynae*
Vergr. 250mal

C. elynae Rbh. sind die zerstreut dem Substrat eingesenkten Fruchtkörper kugelig oder schwach hochgestellt oval. Die Fruchtkörperwand besteht aus zwei bis drei Lagen pseudoparenchymatischer Zellen, die außen mit stark verdickten Wänden eine dunkle Kruste bilden. Die Asci sind nicht sehr zahlreich, aber ziemlich groß (130—150 μ lang und 35—40 μ breit), während die acht Sporen eine oval-scheibenförmige Form aufweisen. Von der Schmalseite aus gesehen gleichen sie zylinderförmigen *Leptosphaeria*sporen, von der Breitseite aus dagegen mit Quer- und Längswänden versehenen *Pleospora*sporen. Sie sind gelbbraun und messen in der Länge 52—60 μ, in der Breite 22—27 μ und in der Höhe 11—13 μ.

Analog der Entwicklung von *Leptosphaeria* zu *Trematosphaeria*, also zu holzbewohnenden, derbwandigen und ziemlich großen Formen, vollzieht sich der Übergang von *Pleospora* zu *Teichospora* Fuckel (Syn.

Strickeria Körber). *T. ignavis* Karsten besitzt 400—500 μ große Fruchtkörper mit 50—70 μ dicken, aus derbwandigen, zirka 10 μ großen, regelmäßig vieleckigen, außen mit sehr dicken Wänden eine dunkle Kruste bildenden Zellen aufgebaut. Das Ostiolum ist nur schwach kegelförmig vorgezogen und bröckelt dann aus, womit gleich wie bei relativ primitiv gebauten *Pleospora*arten, zum Beispiel *P. pileata,* eine Mündung entsteht. Auch die Fruchtschicht entspricht vollständig *Pleospora.* In jungen Fruchtkörpern ist das paraphysoide Geflecht aber wie bei höher entwickelten Formen in senkrecht zur Basis verlaufenden Strängen ausgebildet. Die zylindrischen, 120—160 μ langen und 16—18 μ breiten Asci sind umgeben von fädigen, den ganzen Innenraum durchflechtenden Paraphysoiden. Die acht einreihig angeordneten bräunlichen Sporen sind länglich walzenförmig. Sie besitzen meist 5—7 Querwände und mehrere Längswände und sind 24—30 μ lang und 10—12 μ dick.

Schon bei *T. ignavis* stehen die Fruchtkörper oft in Gruppen beieinander. Diese Tendenz wird bei der Gattung *Fenestella* Tulasne weiter verfolgt. Bei *F. macrospora* Fuckel treten die Fruchtkörper eng aneinandergereiht zu mehr oder weniger kreisförmigen Gruppen zusammen, wobei sie, ähnlich wie bestimmte *diaporthale* Formen, zum Beispiel *Valseen,* die halsartigen Ostioli gegen das Zentrum zusammenneigen. Die Fruchtkörper behalten aber eine eigene Wand und sind auch nicht durch weitere Stromateile miteinander verbunden. Nur ein lockeres Hyphengeflecht vermittelt die Verbindung zwischen den verschiedenen Fruchtkörpern, im übrigen verbleibt aber zwischen ihnen noch immer deformiertes Wirtsgewebe. Die 20—30 μ breiten Wände sind typisch prosenchymatisch aufgebaut und münden am Scheitel in das Ostiolum aus, das bei der Reife gleich wie bei *Teichospora ignavis* ausbröckelt und einen Porus erhält. Die zylindrischen, deutlich gestielten Asci sind von fädigen Paraphysoiden umgeben, und die oblongen, mauerförmig geteilten, braunen Sporen liegen einreihig. Im innern Bau hat sich gegenüber *Teichospora* und *Pleospora* kaum etwas Wesentliches geändert; der Unterschied liegt lediglich in der ganz andern Wuchsform.

Auch die Gattung *Cucurbitaria* Gray läßt sich von *Teichospora* und von *Pleospora* ableiten. Ebenso wie bei *Fenestella* treten die Fruchtkörper gruppenweise auf; aber die einzelnen Fruchtkörper werden durch ein mehr oder weniger dickes Basalstroma miteinander verbunden. Bei *C. berberidis* (Pers.) Gray brechen die subepidermal wachsenden, rasig angeordneten Fruchtkörper gruppenweise die Epidermis länglich-linsenförmig auf, wodurch sie frei werden. Sie sitzen einem mächtigen, aus 8—10 μ großen, regelmäßig vieleckigen, dickwandigen Zellen gebildeten Basalstroma auf, das außen dunkel krustenartig begrenzt ist. Die seitlichen Wände der Fruchtkörper sind 40—50 μ dick und sind ebenfalls durch eine dunkle Kruste begrenzt. Die Mündung ist kurz papillenförmig

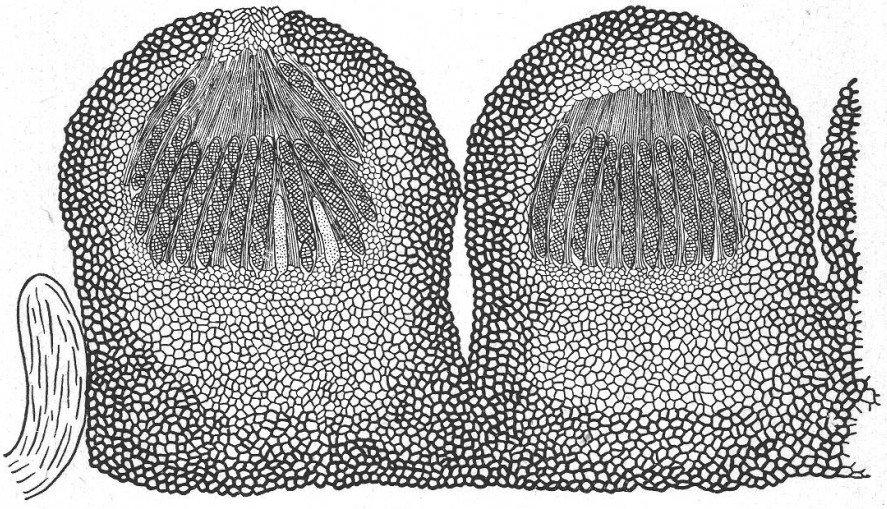

Abbildung 13
Schnitt durch ein Stroma von *Cucurbitaria berberidis*. Vergr. 250mal

vorgezogen und durchbohrt. Im unreifen Zustand sind sie von hyalinen, länglichen, schräg scheitelwärts divergierenden Zellen ausgefüllt. Die Fruchtschicht stimmt bis auf unwesentliche Details mit den andern Gattungen überein.

4. Die Didymosphaeria-Entwicklungsreihe

Auch bei den Arten mit zweizelligen, gefärbten Sporen können ähnliche Entwicklungstendenzen wie bei *Leptosphaeria* und *Pleospora* verfolgt werden. *Didymosphaeria* Fuckel ist ebenfalls eine Gattung, die

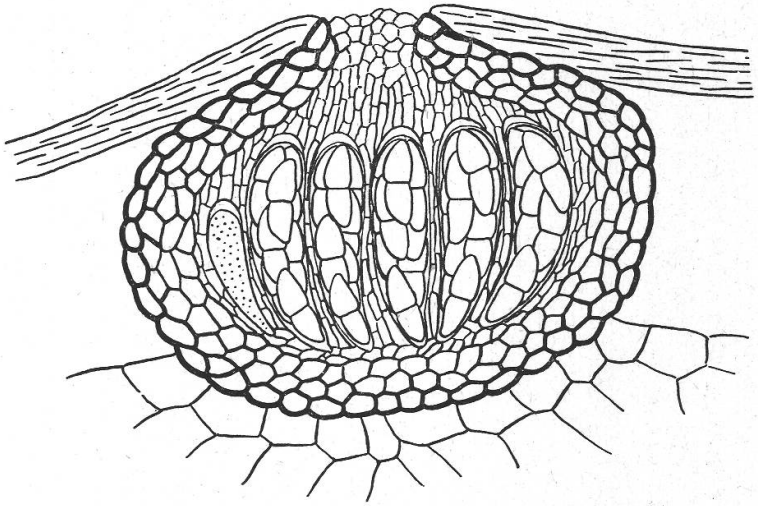

Abbildung 14
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Didymosphaeria anomala*. Vergr. 250mal

sowohl primitiv gebaute wie schon sehr weit abgeleitete Formen umfaßt. *D. anomala* (E. et E.) Sacc. zum Beispiel enthält in einem niedergedrückten, aus pseudoparenchymatischen Wänden aufgebauten Gehäuse breitkeulige, am Scheitel ausgesprochen dickwandige Asci, die von deutlich zelligem, paraphysoidem Geflecht umgeben sind. Die Sporen sind 32 bis

38 μ lang und 10—12 μ breit, in der Mitte schwach eingeschnürt und von körnigem, schwach bräunlichem Plasma erfüllt. Gegenüber *Wettsteinina* hat sich das Stroma in der Form fixiert, das Ostiolum manifestiert sich in kurz kegelförmiger Gestalt, und die Asci haben sich gestreckt, während das paraphysoide Geflecht gegenüber dem *Wettsteinina*-Typ kaum verändert ist. Ebenso sind die Sporen in ihrer Größe und Form und dem körnigen Plasma noch ziemlich primitiv.

Einen viel höher entwickelten Typ verkörpert *D. brunneola* Niessl. Die großen, aus prosenchymatischen Zellen aufgebauten Gehäuse ent-

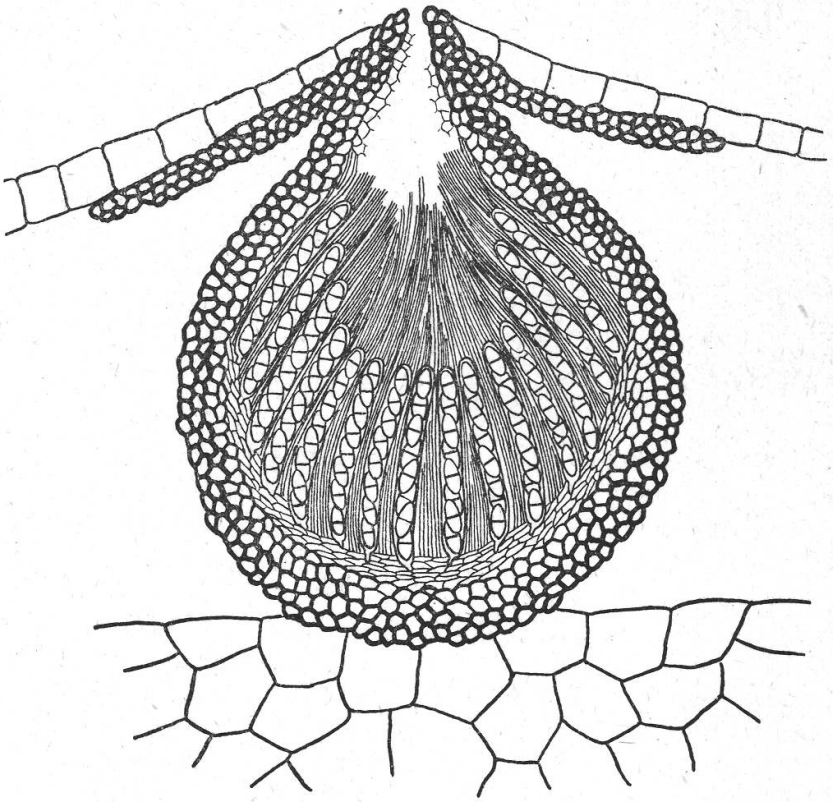

Abbildung 15
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Didymosphaeria brunneola*. Vergr. 250mal

halten in großer Zahl schmale, zylindrische Asci, in denen die nur 12 bis 14 μ langen und 5—7 μ breiten Sporen schräg einreihig gelagert sind. Entsprechend den vielen zylindrischen Asci sind auch die Paraphysoiden dünnfädig. Als Neubildung erscheint nun, wie bei vielen Arten der Gattung *Massaria*, ein vom deutlich ausgebildeten Ostiolum in das umliegende Wirtsgewebe ausstrahlender Stromadeckel, der Clypeus.

In der Gattung *Massariella* Speg. werden diejenigen Arten zusammengefaßt, die wie *Massaria* gebaut sind, aber zweizellige Sporen besitzen. *Massariella vibratilis* (Fckl.) Sacc. hat bis 1 mm große, stark niedergedrückte, aus sehr verdicktwandigen Zellen aufgebaute Gehäuse mit

einer zylindrischen Mündung, bei der die innern, zartwandigern Stromazellen, ähnlich wie bei *Leptosphaeria Niessleana,* sich nachträglich gestreckt haben. Allerdings geht die Entwicklung bei dieser Art nicht so weit wie bei *L. Niessleana;* nur die allerinnersten Zellen fransen fädig

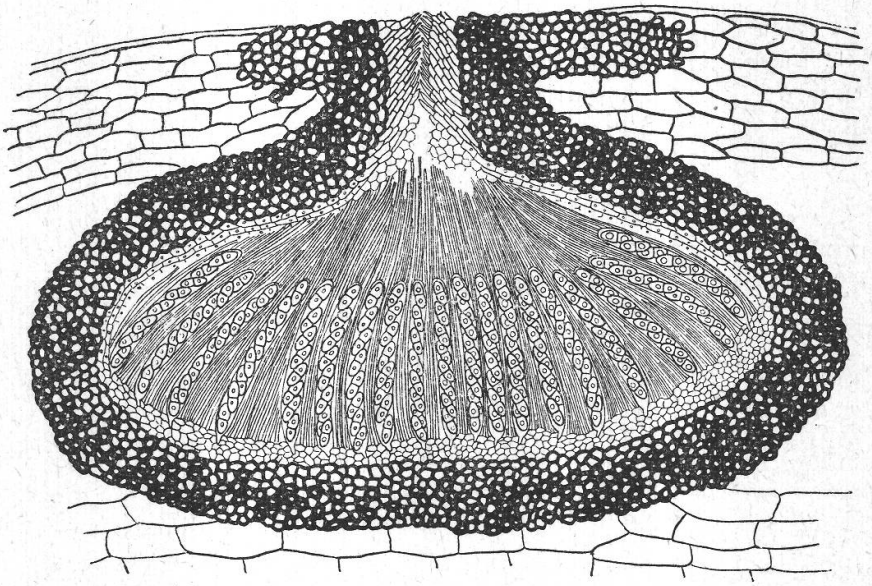

Abbildung 16
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Massariella vibratilis.* Vergr. 125mal

aus. Aber wie bei *Didymosphaeria brunneola* besitzt sie einen ins Wirtsgewebe eindringenden Clypeus, und die Zahl der langen, schmal zylindrischen Asci ist außerordentlich groß. Die Sporen sind von einer deutlichen Schleimhülle umgeben.

5. Die Mycosphaerella-Entwicklungsreihe

Auch die *Mycosphaerellaceen* (von Arx, 1949) lassen sich von *Wettsteinina* herleiten. *Mycosphaerella Tassiana* (de Not) Johansen, ein Vertreter der Untergattung *Didymellina* (v. Höhnel) v. Arx, ist eine sehr polyphage und veränderliche Art. Die eingesenkt wachsenden Fruchtkörper sind mehr oder weniger kugelig und brechen mit einem undeutlich kegelförmigen Ostiolum hervor. In jungem Zustand sind sie von polyedrischen, hyalinen Zellen erfüllt. Diese werden von den wenig zahlreich heranwachsenden Asci mehr oder weniger vollständig zur Wand hin verdrängt. Die Asci stehen aber so dicht beieinander, daß die anfänglich noch zwischen ihnen befindlichen Reste des paraphysoiden Geflechtes bis zur Reife vollständig verschwinden. Die Fruchtkörper öffnen sich durch Ausbröckeln der mittleren, kleinzelligen Partien der Ostioli; es entstehen so rundliche Poren. Die an der Basis sackförmig erweiterten Asci sind derb- und vor allem dickwandig. Die in der Mitte

septierten Ascosporen sind ziemlich groß (18—30 μ lang und 6—9 μ breit), enthalten ein dichtes Plasma und besitzen ein deutliches Epispor.

Wir haben eine auf *Allium* wachsende Substratform des Pilzes in Kultur genommen. Auf Agar bildet er reichlich Myzel, ohne zu fruktifizieren, während sich auf Lupinestengeln sehr bald Fruchtkörper entwickeln. Da der Pilz hier gute Wachstumsbedingungen und keine Konkurrenz vorfand, entwickelte er sich üppiger als auf seinen natürlichen Substraten. Die Fruchtkörper waren bis 250 μ groß. Sie wuchsen zuerst eingesenkt, brachen aber bald hervor und bildeten breit kegelige oder zapfenförmige Ostioli aus. Völlig herausbrechende Fruchtkörper haben oft eine unregelmäßige, halbkugelig-knollige Gestalt. Asci wurden zu wenigen, oft nur zu drei bis acht vorgefunden, zwischen ihnen befanden sich reichlich Reste des paraphysoiden Geflechtes in Form von zusammengedrückten, faserigen Zellen. Die Ascosporen zeichneten sich vor allem durch ihre Größe aus: in der Länge maßen sie 30—45 μ und waren 7—11 μ breit, und neben einmal septierten fanden sich häufig solche mit zwei oder drei Septen. Auch waren sie oft in eine unregelmäßig begrenzte, schleimige Masse eingebettet, die wir als Reste einer Schleimhülle deuten. Wir sehen also, daß eine typische *M. Tassiana* — auf Lupinestengeln in Reinkultur gezogen — so üppige Fruchtkörper erzeugt, daß diese in vielen Merkmalen einer typischen *Wettsteinina* entsprechen.

Die Weiterentwicklung bei *Mycosphaerella* geht nun ähnlich wie bei den vorher besprochenen Gruppen. *Mycosphaerella cruciferarum* (Fr.) Lindau besitzt etwas kleinere Fruchtkörper als *M. Tassiana*. Sie entwickeln sich subepidermal, sind oft etwas linsenförmig zusammengedrückt und brechen mit einem untypischen, manchmal aber auch kegelförmigen Ostiolum hervor. Bei einigen untersuchten Kollektionen enthielten die Fruchtkörper nur wenige Asci, bei andern waren sie zahlreich vorhanden. Je nach ihrer Zahl variieren sie stark in Größe und Form. Einerseits sind sie breit und nach unten sackförmig erweitert, anderseits oblong-zylindrisch und nach unten in einen knopfigen Stiel verschmälert. Dabei stehen sie dicht nebeneinander, und es läßt sich zwischen ihnen nichts mehr vom paraphysoiden Geflecht nachweisen. Die Sporen, die bei allen untersuchten Formen gleich gebaut sind, erweisen sich vor allem als schmäler und mehr spindelförmig als diejenigen von *M. Tassiana*. Sie sind konstant einmal septiert.

Auf gleicher Stufe steht *M. primulae* (Auersw. et Heufl.) v. Arx. Sie unterscheidet sich von *M. cruciferarum* nur wenig, doch besitzt sie zahlreichere Asci und länglich-keulenförmige oder fast zylindrische Sporen. Derartige Formen, die von Arx (1949) noch zu *Didymellina* stellte, sind als Übergangsformen zu der Untergattung *Eu-Mycosphaerella* aufzufassen. Gegenüber der primitiven *M. Tassiana* sind hier die

Asci kleiner, vor allem schmäler, die Sporen sind kleiner und schmäler und bleiben für die einzelnen Arten in Form und Größe konstant.

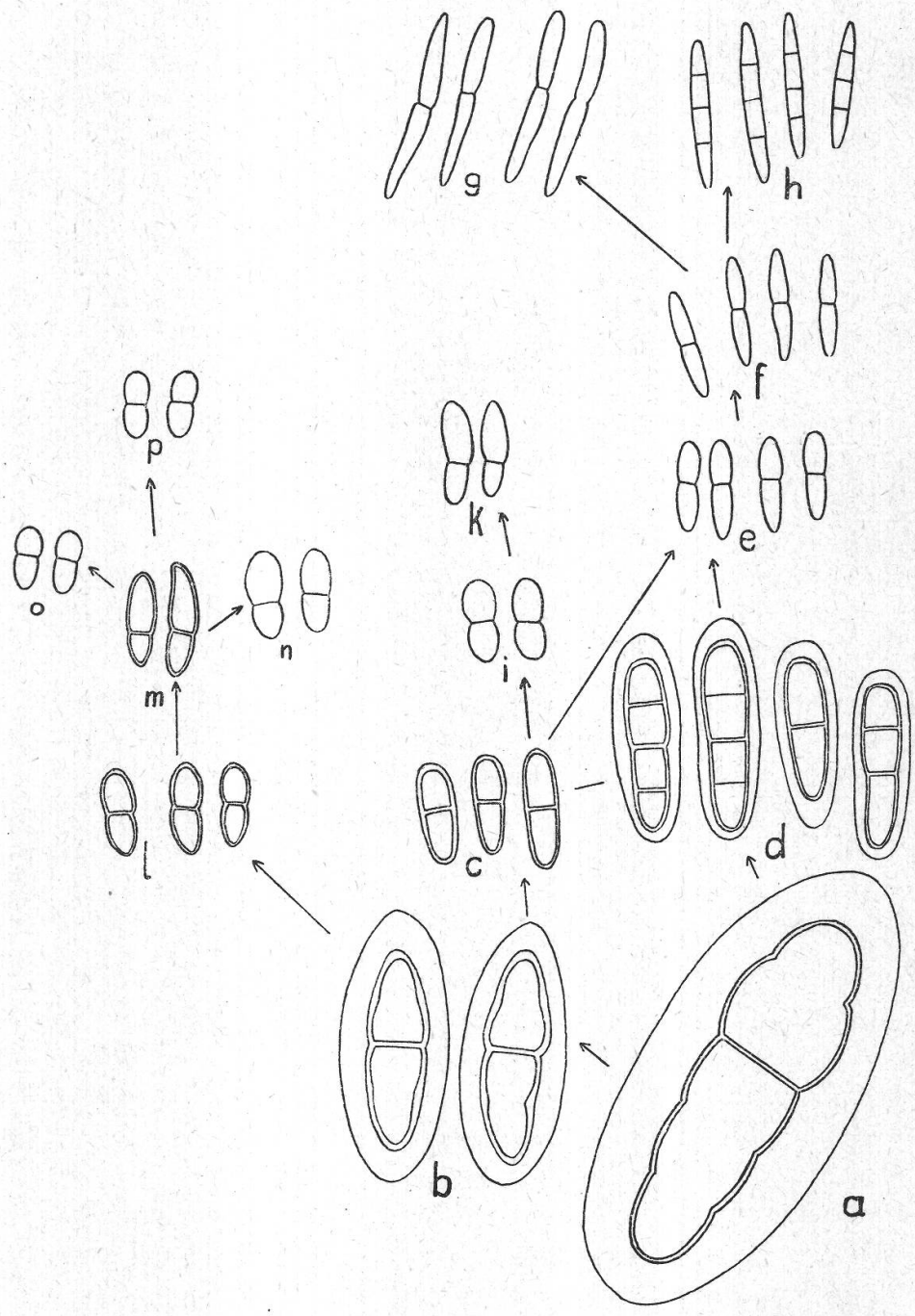

Abbildung 17
Sporenformen in der Mycosphaerella- und Venturia-Entwicklungsreihe: a) *Wettsteinina mirabilis*; b) *W. eucarpa*; c) *Mycosphaerella Tassiana* auf *Allium*; d) *M. Tassiana* in Kultur auf Lupinestengeln; e) *M. primulae*; f) *M. berberidis*; g) *M. populi*; h) *Sphaerulina myriadea*; i) *Didymella pinodes*; k) *D. eupyrena*; l) *Phaeosphaerella ephedrae*; m) *Venturia atriseda*; n) *V. rumicis*; o) *V. inaequalis*; p) *Coleroa chaetomium*. Vergr. 500mal

Als Vertreter der Untergattung *Eu-Mycosphaerella* betrachten wir zuerst *M. berberidis* (Auersw.) Lindau. Die Art hat kugelige Fruchtkörper, die mit einem kegeligen, oft mit einem Ringwulst verdickten und früh von einem Porus durchbohrten Ostiolum hervorbrechen. Das Innere ist durch zahlreiche dicht gedrängt stehende Schläuche ausgefüllt. Diese sitzen *rosettig* einem basalen, konvex vorgewölbten, aus kleinen Zellen aufgebauten Polster auf. Sie reichen, von der Mitte des Grundes ausstrahlend, bis zur Decke, wobei sie, die äußersten gekrümmt, gegen die Mündung hin konvergieren. Sie sind zylindrisch und kurz gestielt, am Scheitel ist ihre Membran etwas verdickt. Die Sporen sind länglich spindelförmig. Bis zur Reife sind die Reste des paraphysoiden Geflechtes vollständig verschwunden (Abbildung bei Gäumann, 1949, S. 153; von Arx, 1949, S. 74).

Mit diesem Vertreter sind wir bereits bei den Endformen angelangt, und es setzt eine starke Breitenentwicklung ein. *Eu-Mycosphaerella* spaltet sich in eine große Zahl von Arten auf. Diese sind durch morphologisch oft nur nebensächliche Merkmale vielfach nur mit Schwierigkeit auseinanderzuhalten; sie sind aber häufig eng an bestimmte Wirte gebunden (Parasiten) und zeichnen sich durch die Mannigfaltigkeit der in ihre Entwicklung eingeschlossenen Konidienstadien aus.

Zu diesen Endformen mit länglichen, meist spindel- oder wurstförmigen Sporen gehören auch die typischen Vertreter der Gattung *Sphaerulina* Saccardo. *S. myriadea* (D. C.) Sacc. stimmt zum Beispiel in ihrem Bau vollständig mit Formen wie *M. berberidis* überein, nur daß bei ihr die länglichen, spindelförmigen Ascosporen drei Querwände besitzen. Auch hier sitzen die Asci büschelig einem vorgewölbten Basalpolster auf.

Ähnlich gebaut ist *M. laureolae* (Desm.) Lindau. Diese Art lebt parasitisch; die Fruchtkörper reifen in abgetöteten Flecken lebender Blätter von *Daphne Laureola* L. Die subepidermal wachsenden und bis zuletzt von der Kutikula bedeckten Gehäuse stehen oft dicht nebeneinander, so daß sie manchmal stromatisch miteinander verwachsen. Auch die zahlreichen Nährhyphen bilden im Substrat ein lockeres Geflecht, oft verdichten sie sich zu Knäueln oder pseudoparenchymatischen Platten. Die zirka 100 μ großen Fruchtkörper besitzen ein papillenförmiges, wenig vorragendes Ostiolum, das sich an vorgebildeter Stelle durch Resorption und Verdrängen der dort dünnwandigen Zellen mit einem Porus öffnet. Auch die Kutikula wird mit einem kleinen Spalt durchbrochen. Der Fruchtkörper enthält zahlreiche Asci, diese stehen mehr oder weniger beieinander und sitzen einem nicht vorgewölbten Basalpolster auf. Sie sind verlängert oblong, nach oben oft aus erweiterter Basis etwas verjüngt, unten aber kaum sackartig erweitert. Sie messen 38—48 μ in der Länge und 7,5—9 μ in der Breite. Zwischen den Asci sind oft noch

Reste des paraphysoiden Geflechtes zu finden. Die länglichen, verkehrteiförmigen oder oblongen Sporen sind 12—15 μ lang und 2,5—3,5 μ breit und haben an der Querwand eine schwache Einschnürung.

Auch *M. Laureolae* erinnert, wie aus der Beschreibung und der Abbildung hervorgeht, noch stark an die Sektion *Didymellina,* besitzt aber anderseits Eigenschaften, die auf die noch zu besprechende Gattung *Didymella* Sacc. hinweisen.

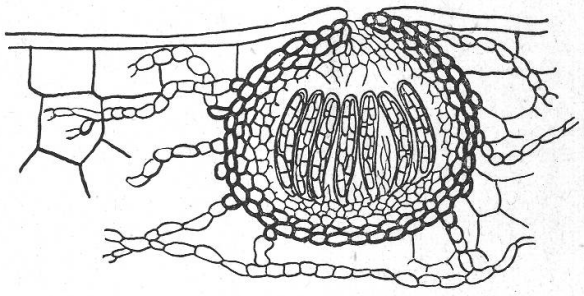

Abbildung 18
Schnitt durch einen reifen Fruchtkörper von *Mycosphaerella Laureolae.*
Vergr. 250mal

Von Arx (1949) hat für einige auf *Umbelliferen* usw. wachsende *Mycosphaerella*arten die Sektion *Cymadothea* (Wolf) aufgestellt. Es handelt sich hier um parasitisch lebende und langsam heranwachsende Formen, die in abgetöteten Stellen des Wirtsgewebes dunkle Stromaflecken bilden, in denen die Fruchtkörper dicht gedrängt als Lokuli ohne eigene Wand entstehen. Diese Formen besitzen oft Konidien. Wenigstens bei einem Teil von ihnen, so zum Beispiel bei *M. aegopodii* Pot., stimmt die Fruchtschicht ihrem Bau nach mit derjenigen von *M. Tassiana* überein (Wolf, 1935).

Dies trifft auch für *Mycosphaerella Killiani* Petr. (Syn. *Sphaeria trifolii* Pers., *Dothidella trifolii* Bay.-Ell., *Plowrightia trifolii* Kil., *Cymadothea trifolii* Wolf) zu. Die Fruchtkörper stehen in größeren oder kleineren Gruppen dicht gedrängt beieinander, wobei sie an der Basis sehr oft vollständig miteinander verwachsen. Doch behalten die einzelnen Fruchtkörper im übrigen ihren selbständigen Charakter bei. Diese Stromata werden von großen, pseudoparenchymatischen, außen mit sehr derben Wänden eine dunkle Kruste bildenden Zellen aufgebaut. Die wenigen, mehr oder weniger sackförmigen oder breit oblongen Asci wachsen in ein hyalinzelliges, paraphysoides Geflecht hinein und lösen es manchmal vollständig auf. Die Sporen stimmen weitgehend mit denjenigen von *Mycosphaerella Tassiana* überein, sie entsprechen denen bei kleinsporigen Formen dieser Art (vgl. Wolf, 1935).

Bisher wurde oft angenommen, daß *Mycosphaerella* mit *Didymella* Sacc. nicht näher verwandt sei, weil bei der erstern Gattung die Asci « büschelig » vereinigt seien, während sie bei der letzteren hymeniumartig parallel nebeneinander stehen sollten. Ferner sollte sich *Didymella*

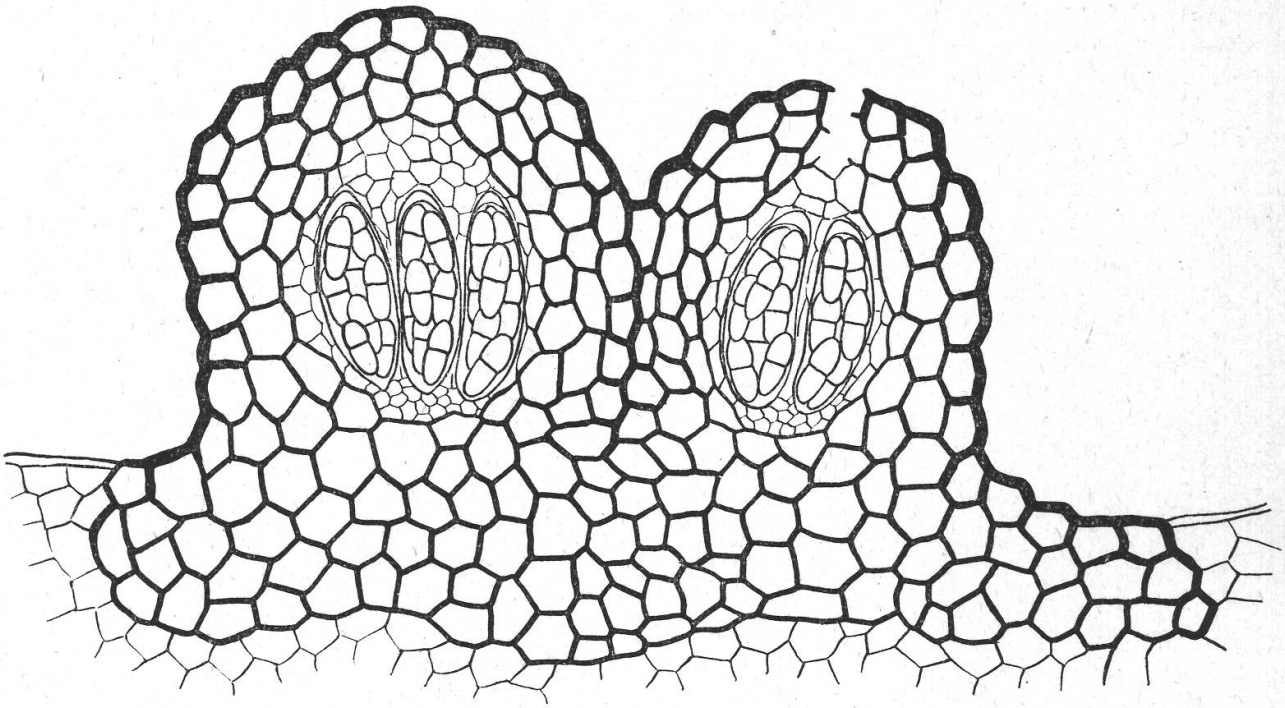

Abbildung 19
Schnitt durch ein Stroma von *Mycosphaerella Killiani*. Vergr. 250mal

durch den Besitz von Paraphysoiden und durch größere Fruchtkörper auszeichnen. Wie aber schon aus der Besprechung von *Mycosphaerella* hervorgeht, haben alle diese Merkmale nur einen relativen Wert. Als bestes Kriterium zur Trennung dieser beiden Gattungen hat sich die Form der Ascosporen erwiesen. Gegenüber *Mycosphaerella,* bei der diese mehr oder weniger zylindrisch, keulig oder spindelförmig und meist relativ schmal sind, besitzt *Didymella* mehr eiförmige, ovale, im Verhältnis zur Länge ziemlich breite, durch eine Querwand in zwei gleiche, oft aber auch deutlich verschieden große Zellen geteilte und mehr oder weniger eingeschnürte Sporen (von Arx, 1949).

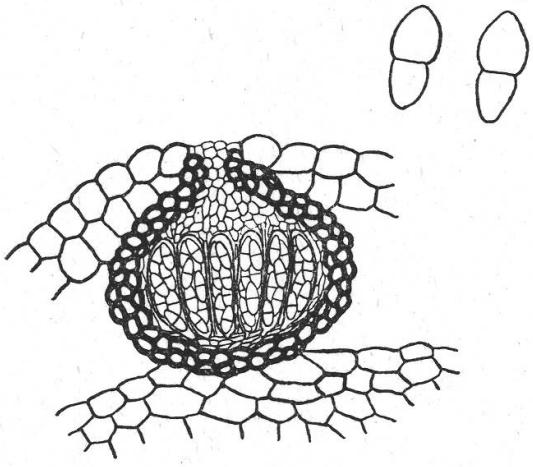

Abbildung 20
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Didymella pinodes*. Vergr. 250mal. Einzelsporen 1000mal

Bei *Didymella* haben wir grundsätzlich zwei Formtypen zu unterscheiden, einen mit dünnwandigen, kleinen, bis 150 μ großen und einen mit über 200 μ großen Fruchtkörpern. Zum ersten Typus gehören Arten wie *D. exigua* (Niessl) Sacc. oder *D. pinodes* (Berk. et Blox.) Petr. (Syn. *Mycosphaerella pinodes* [Berk. et Blox.] Stone). Diese Art zeichnet sich durch folgende Merkmale aus :

Die 90—140 μ großen, ziemlich hell- und dünnwandigen Fruchtkörper wachsen subepidermal eingesenkt und brechen mit einem flachen, papillenförmigen Ostiolum hervor. Durch Ausbröckeln öffnet sich dieses mit einem zirka 25 μ breiten Porus. Die nicht besonders zahlreichen Asci sind ziemlich dünn, aber derbwandig, meist sitzend und 60—70 μ lang und 12—14 μ breit. Die undeutlich zweireihig angeordneten Sporen sind länglich, beidendig schwach, unten oft stärker verjüngt und meist ungleichseitig oder schwach gekrümmt, ungefähr in der Mitte septiert und dort ziemlich stark eingeschnürt. Sie messen in der Länge 15—20 μ, in der Breite 6—8 μ. Die Paraphysoiden bestehen aus einem hyalinen, über den Schläuchen und am Grund derselben deutlich parenchymatischen Gewebe, das bei fortschreitender Reife eine zähe und undeutlich faserige Masse bildet.

Wir sehen, daß diese Art nach der Größe der Fruchtkörper und nach dem Vorhandensein von Paraphysoiden, besonders wenn diese bei der Reife fast verschwunden sind, sich kaum von *Mycosphaerella* unterscheidet. Viele Vertreter dieses Verwandtschaftskreises, die *Ascochyta*-Konidienstadien in ihren Entwicklungsgang einschließen und als Krankheitserreger auf verschiedenen Pflanzen, besonders Leguminosen, bekannt sind, werden auch heute noch irrtümlicherweise als *Mycosphaerella*arten betrachtet.

Als *Didymella* mit großen Gehäusen sei *D. eupyrena* Sacc. erwähnt. Sie hat subepidermal eingewachsene, etwas niedergedrückt kugelige, 250—350 μ große Fruchtkörper. Diese brechen mit einem schwach kegelförmigen, oft von einem Ringwulst umgebenen Ostiolum hervor. Reif ist dieses von einem 20—30 μ weiten Porus durchbohrt. Die Gehäusemembran ist 30—40 μ dick und besteht aus drei bis vier Reihen außen sehr dickwandiger, nach innen zartwandiger werdender, schwach gestreckter, 15—20 μ großer Zellen.

Die zahlreichen Asci sind zylindrisch und unten in einen kurzen, knotig verdickten Stiel auslaufend. Am abgerundeten Scheitel ist ihre Membran verdickt. Parallel nebeneinanderstehend, sitzen sie einem flachen, aus fädig-faserigen Zellen bestehenden Basalgeflecht auf und sind von fädigen, von einer körnigen Plasmamasse erfüllten Paraphysoiden umgeben. Sie messen in der Länge 70—80 μ und in der Breite 8—10 μ. Die acht mehr oder weniger zweireihig gelagerten, keulig-oblongen oder länglich-eiförmigen Sporen sind bei der deutlich nach unten verschobe-

nen Querwand eingeschnürt. Sie sind hyalin, 16—19 μ lang und 5,5 bis 7 μ breit.

Bei dieser Art haben wir es mit einer typischen *Didymella* zu tun, die sich durch die großen Gehäuse, in denen zahlreiche Asci und Paraphysoiden einem flachen Basalgeflecht aufsitzen, auszeichnet. Ähnlich ist zum Beispiel auch *D. vincetoxici* Sacc. gebaut. Diese Art hat ein noch dickeres Gehäuse, welches nach außen aus sehr dickwandigen Zellen aufgebaut ist. Die Ascosporen sind hier mehr oder weniger in der Mitte septiert.

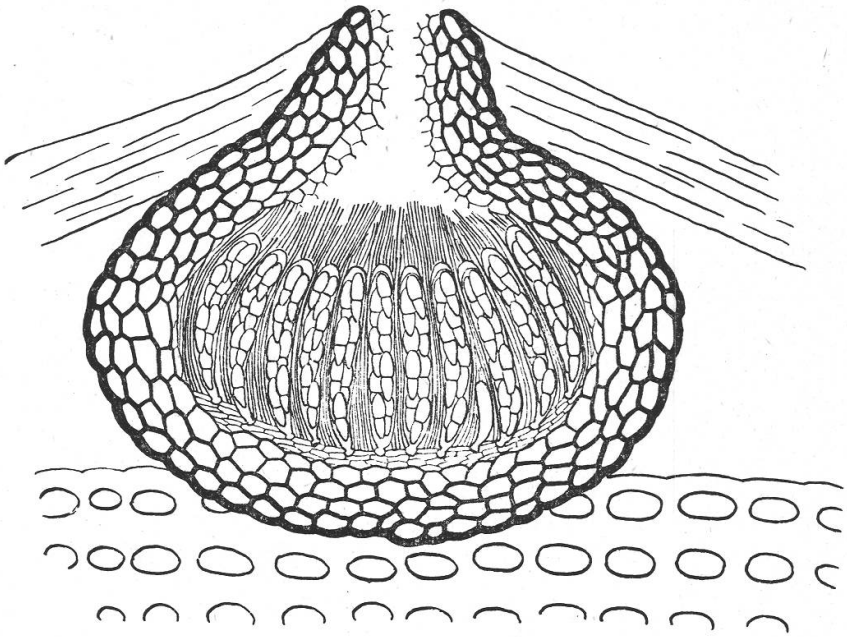

Abbildung 21
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Didymella eupyrena*.
Vergr. 250mal

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, ist *Didymella* mit *Mycosphaerella* verwandt und durch Übergangsformen verbunden. Am besten kann diese Gattung bei *Mycosphaerella,* Sektion *Didymellina,* zum Beispiel *M. primulae* angeschlossen werden. Formen wie *D. pinodes* können auch gut von *Eu-Mycosphaerella*arten, zum Beispiel von *M. laureolae* abgeleitet werden.

6. Die Dothideaceen

Unter dem Begriff *Dothideaceen,* der bisher von den verschiedenen Autoren für *Ascomyceten*gruppen von sehr unterschiedlichem Umfange angewendet wurde (zum Beispiel Winter, 1887; Theissen und Sydow, 1915), fassen wir eine Gruppe von Gattungen zusammen, die nach unserer Auffassung eine nahe Verwandtschaft zueinander haben und sich von primitiven *Mycosphaerella*arten vom Typus der *M. Tas-*

siana herleiten lassen. Die hierher gestellten Formen zeichnen sich durch den Besitz eines mehr oder weniger kräftig ausgebildeten, linien-, krusten- oder polsterförmigen Stromas aus, in dem mehr oder weniger zahlreich Fruchtkörper als einfache Lokuli ohne eigene Wand entstehen. Die Ascosporen sind bei all diesen Formen zweizellig (oft ungleich) und hyalin oder seltener bei höheren Formen etwas gebräunt.

Von Arx (1949, S. 57) hat von *Mycosphaerella Tassiana* eine auf Blattscheiden eines Grases wachsende Substratform beschrieben, deren Fruchtkörper eng aneinander in länglichen Reihen in den rillenförmigen Vertiefungen zwischen den Blattscheidenrippen stehen, oft miteinander verwachsen sind und ein langgestrecktes « scirrhoides » Stroma bilden. In Schnitten sind aber die Einzelstromata (Fruchtkörper) noch als solche zu erkennen; sie sind kugelig, bei engem Wachstum oft gegenseitig etwas zusammengedrückt oder unregelmäßig eckig.

Nahe mit dieser Form verwandt ist *Scirrhia agrostis* (Fckl.) Winter. Auch diese Art wächst auf Scheiden und Blättern von Gräsern; sie entwickelt sich subepidermal und besitzt oblonge oder lineale, mitunter unterbrochene, in Gruppen parallel nebeneinanderstehende und oft verwachsene Stromata. Die einzelnen Lokuli stehen nicht immer dicht nebeneinander, sondern oft mehr oder weniger locker, und zwischen ihnen sind dann bis 120 μ breite Stromaplatten ausgebildet. Die Stromata besitzen aber keine Basalschicht; sie bestehen nur aus den kugeligen Lokuli und den zwischen ihnen liegenden Stromateilen. Die Fruchtschicht weicht im übrigen kaum von derjenigen bei *M. Tassiana* ab, nur die Asci sind zahlreicher und stehen dichter.

Mit dieser Form ist der Übergang zu den *Dothideaceen* vollzogen. Eine Anzahl Einzelstromata sind zusammengetreten, wobei sich zwischen ihnen weiteres vegetatives Geflecht zur Verbindung gebildet hat. Dabei verlieren diese Einzelstromata ihren individuellen Charakter; sie bilden nun ein zusammengesetztes Stroma, im Gegensatz zu den früher besprochenen Gattungen *Rhopographus, Cucurbitaria* und *Fenestella,* bei denen die Einzelfruchtkörper noch erhalten bleiben und nur durch dichtes vegetatives Geflecht miteinander verbunden werden.

Scirrhia rimosa (Abb. und Schw.) Fckl. besitzt ein kräftig ausgebildetes Stroma. Unter den Lokuli, die dicht nebeneinander, oft breitgedrückt, in Reihen stehen, findet sich bis 150 μ mächtiges, pseudoparenchymatisches Basalstroma, das sich unter der Epidermis bildet. (Über den genauen Stromabau vgl. von Höhnel, 1920.) Die Lokuli erscheinen im Stromaquerschnitt rundlich, etwa 160 μ breit, während sie im Längsschnitt hochgestellt elliptisch und nur 60—100 μ breit sind. Sie haben ihrer Form entsprechend auch ein längliches, quergestelltes Ostiolum. Die Asci sind bei dieser Art ziemlich zahlreich, in der Form zylindrisch und 90—110 μ groß. Das zwischen ihnen verbleibende paraphy-

soide Geflecht wird zu länglichen Fasern zusammengepresst. Die Sporen stimmen mit denjenigen von *Mycosphaerella Tassiana* im wesentlichen überein.

Die speziellen Eigentümlichkeiten von *Scirrhia* — hauptsächlich die langgestreckten, fast linienförmigen, zu mehreren zusammentretenden Stromata — sind größtenteils eine Folge der Anatomie der Nährsubstrate (Scheiden und Blätter von Gräsern, Schachtelhalme, Farne). Die gleichen Verhältnisse haben sich auch bei *Rhopographus* gezeigt, welche Art auf entsprechenden Nährsubstraten wächst (vgl. oben und auf *Phragmites* in USA : *Rhopographus clavispora* [C. et P.] Sacc.).

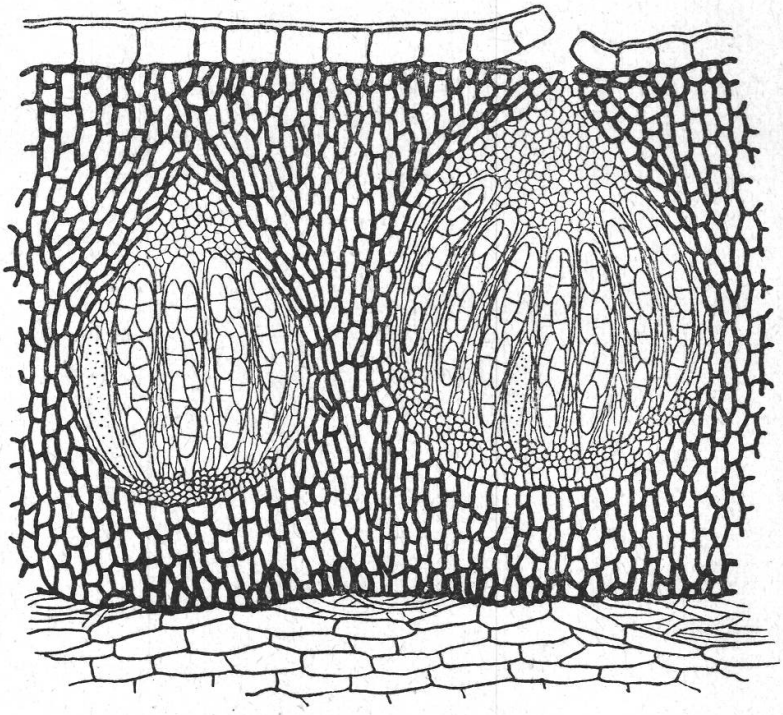

Abbildung 22
Schnitt durch ein Stroma von *Scirrhia rimosa*.
Vergr. 250mal

In der Gattung *Dothidella* Speg. wird die Tendenz zur Ausbildung eines Basalstromas viel stärker manifestiert. *D. ribesia* (Pers.) Th. et S. besitzt polsterförmige, aus der Epidermis hervorbrechende, am Grunde in einen Fuß verengte, zirka 2 mm große Stromata. Die Lokuli sind nur in der äußersten Kruste angeordnet; der ganze übrige Teil besteht aus einem senkrecht prosenchymatisch aufgebauten Basalstroma. Während aber bei *Scirrhia* in der Fruchtschicht noch deutlich paraphysoides Geflecht zwischen den Asci verbleibt, stehen bei *D. ribesia* die zylindrischen, 70—95 μ langen und zirka 10 μ breiten Asci weit dichter und haben das paraphysoide Geflecht schon vollständig resorbiert.

D. insculpta (Wallr.) Th. et Syd. hat nicht polsterförmige, sondern längliche Stromata, die, oft dicht hintereinander stehend, lange, manchmal 1—2 cm messende Reihen bildend, die Epidermis der *Clematis*-stengel in der Längsrichtung aufreißen. Die Lokuli sind in ein bis zwei Längsreihen ebenfalls nur in der äußersten, durch eine aus sehr verdicktwandigen Zellen krustenartig gegen außen abgeschlossenen Schicht angeordnet und stimmen in der Fruchtschicht weitgehend mit *D. ribesia* überein. Einzig die Sporen, die eigentlich nach der Gattungsdiagnose hyalin bleiben sollten, färben sich im Alter braun an. Aber auch bei dieser Art ist das senkrecht prosenchymatische Basalstroma mächtig entwickelt.

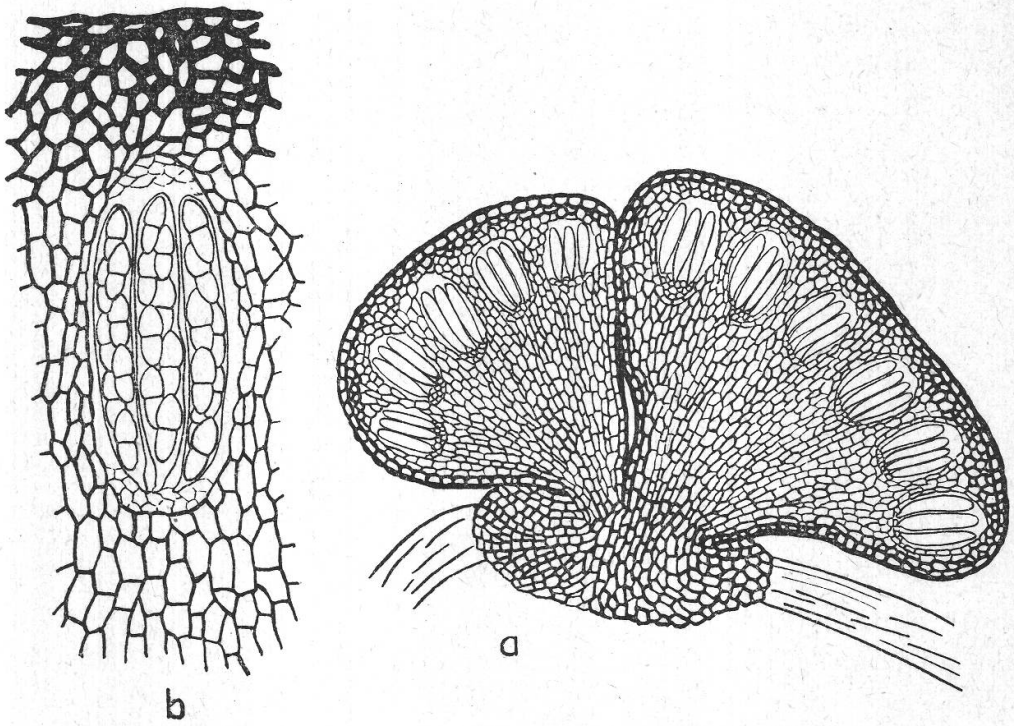

Abbildung 23
Dothidella ribesia. a) Schnitt durch ein Stroma, Vergr. 50mal;
b) Einzelner *Lokulus.* Vergr. 250mal

Systremma Th. et Syd. unterscheidet sich von *Dothidella* im wesentlichen nur durch die bräunlich gefärbten Sporen. Der Typus *S. natans* (Tode) Th. et Syd. (Syn. zum Beispiel *Dothidea sambuci* Fries) besitzt scheibenförmig hervorbrechende, zirka 1 mm große Stromata, die wiederum nur in der äußersten Schicht Lokuli enthalten. Die nicht sehr zahlreichen zylindrischen, 75—95 μ langen und 14—16 μ breiten Asci enthalten acht schwach keulige, ungleich zweizellige, olivbraune, 19 bis 24 μ lange und 8—9 μ breite Sporen. Ob *Dothidella* und *Systremma* tatsächlich nebeneinander aufrechterhalten bleiben können, wollen wir weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Eine weitere dothideale Entwicklungsreihe läßt sich ebenfalls auf *Mycosphaerella* zurückführen. Die mit *M. Tassiana* sehr nahe verwandte *M. recutita* (Fries) Johanson unterscheidet sich von ersterer neben den kleinern Sporen hauptsächlich in der Wachstumsweise (von Arx, 1949, S. 67), indem bei ihr die Fruchtkörper entweder dicht in großen Herden oder in Längsreihen stehen. Bei *M. minor* (Karsten) Joh. sitzen die Einzelstromata einem lockeren, verzweigten, radiär verlaufenden Geflecht auf, das von braunen, manchmal zu zwei oder drei zusammentretenden Hyphen gebildet wird. Aber bei beiden Arten sind die Einzelstromata, obschon mehr oder weniger miteinander verbunden, noch durch deutlich selbständige Wände voneinander differenziert.

Euryachora thoracella (Rustr.) Schröter (Syn. *E. sedi* Fckl.) ist eine sehr kleinsporige Art, deren zusammengesetztes Stroma ebenfalls zwischen Kutikula und Epidermis wächst. Das Stroma ist auf den Stengeln länglich, auf den Blättern rundlich und ziemlich weit krustenförmig aus-

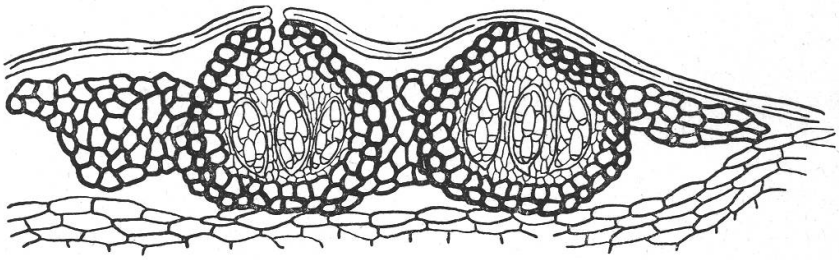

Abbildung 24
Schnitt durch ein Stroma von *Omphalospora himanita*.
Vergr. 250mal

gedehnt und nur zirka 30—40 μ hoch. Es ist senkrecht parallelzellig aufgebaut und enthält kleine Lokuli von 25—30 μ Durchmesser. Die wenigen Asci sind breit keulig oder eiförmig und enthalten acht hyaline, ungefähr in der Mitte septierte, 5—6 μ lange und 3 μ breite Sporen. *E. thoracella* entspricht also, mit Ausnahme des deutlich zusammengesetzten Stromas, weitgehend *Mycosphaerella minor*.

Sehr ähnlich gebaut ist *Platychora* Petrak (Typus *P. ulmi* [Schleich.] Petr. = *Systremma ulmi* [Schleich.] Th. et Syd.). Nur sind bei dieser Gattung, deren größere Lokuli mehr und größere, 60—70 μ lange und 8—9 μ breite Asci enthalten, die Sporen apiospor, d. h. die Querwand ist so weit nach unten verschoben, daß die untere Zelle nur noch sehr klein erscheint. Nach unserer Ansicht stellt diese Gattung den Übergang zwischen *Euryachora* und *Omphalospora* Th. et Syd. (Syn. *Ascospora* Fries) dar. Bei *O. himanita* (Pers.) Th. et Syd. sind die Stromata aus dünnen, nur aus zwei bis drei Zellreihen bestehenden, subkutikulären Krusten aufgebaut, die das Substrat oft auf weite Strecken überziehen. Die kleinen Lokuli sind diesen als rundliche Höcker eingewachsen. Die

nur 6—8 μ langen Sporen sind ebenfalls ausgesprochen apiospor. Die Stromata haben sich bei dieser Gattung also wieder sehr stark reduziert, wobei gleichzeitig bei den Sporen eine Weiterentwicklung eingetreten ist.

Die *Dothideaceen* zeichnen sich also durch zusammengesetzte Stromata aus, in denen sich die Fruchtkörper als Lokuli ausgebildet haben. Darin unterscheiden sie sich von den ihnen verwandten *Mycosphaerellaceen.* Die beiden erkennbaren Entwicklungsreihen differieren vor allem in der Ausbildung des Basalstromas.

7. Die Venturia-Gibbera-Entwicklungsreihe

Innerhalb dieses Verwandtschaftskreises fassen wir zahlreiche Gattungen zusammen, die alle im Bau ihrer Fruchtschicht übereinstimmen. Hingegen zeichnet sich das Stroma durch seinen mannigfachen Bau und durch seine verschiedene Lagerung im Wirtsgewebe aus; so hat dieses Merkmal zur generischen Unterteilung zu dienen. Da die Vertreter dieses Verwandtschaftskreises ihre Fruchtkörper einmal sub- oder interepidermal, dann subkutikular oder oberflächlich bilden, einmal auch kleine, perithecienähnliche Stromata besitzen und dann wieder, ähnlich den *Dothideaceen,* zahlreiche Lokuli zu größeren Stromakomplexen vereinigt haben, wurden sie bis in die jüngste Zeit in verschiedenen Gruppen untergebracht, wobei sie mit andern Gattungen zusammengefaßt wurden, mit denen sie keinerlei Verwandtschaft aufweisen (so zum Beispiel *Pleosporaceen, Cucurbitariaceen, Mycosphaerellaceen, Hemisphaeriales* und *Perisporiales*).

Die *Venturia-Gibbera*-Entwicklungsreihe zeichnet sich vor allem durch die Form, Bauart und Farbe der Sporen aus. Diese sind anfangs hyalin mit einem Stich ins Grünliche, färben sich aber fast immer olivbraun oder grünlichgrau (seltener dunkelbraun); doch bleiben sie durchscheinend. Sie sind eiförmig oder ellipsoidisch und gegen die Enden meist verjüngt. Die Querwand ist aber selten in der Mitte, häufig liegt sie nach unten oder nach oben verschoben, so daß die Sporen ungleich zweihälftig sind. Das Verdienst, als erster die Zusammengehörigkeit dieser Formen erkannt zu haben, gebührt Petrak (vgl. 1924, 1947).

Sehr ähnlich gebaut wie *Mycosphaerella Tassiana* (siehe oben) sind einige von uns untersuchte Vertreter der Gattung *Phaeosphaerella* Karsten em. Petrak, zum Beispiel *P. ephedrae* (Hollòs) Petr. oder *P. typhae* (Lasch.) Sacc. Diese Formen lehnen deshalb auch in ähnlicher Weise wie *Mycosphaerella Tassiana* an den primitiven *Wettsteinina*typus an. Die Fruchtkörper sind eingesenkt kugelig und brechen mit einer schwach kegelförmigen Mündung hervor. Sie enthalten wenige, breit elliptische oder sackförmige Asci, die mehr oder weniger parallel nebeneinander stehen. Die Sporen entsprechen in ihrer Größe und Form denen einer typischen *M. Tassiana,* sind aber mehr oder weniger braun gefärbt. Bei

P. pheidasca (Schröter) Sacc. zeigen die Sporen oft die Tendenz zur Bildung sekundärer Querwände. Aber auch hier sind die Sporen am häufigsten nur einmal in der Mitte septiert, jede Zelle enthält aber in diesem Fall oft zwei große Öltropfen. Die Zellenzahl ist somit auch bei Formen der Gattung *Phaeosphaerella* noch nicht eindeutig festgelegt, ähnlich wie dies auch bei *Wettsteinina* (und auch *M. Tassiana*) festzustellen ist.

Venturia atriseda Rehm, die wir häufig auf vorjährigen Blättern und Stengeln von alpinen *Gentiana*arten gesammelt haben, ist eine Übergangsform zur Gattung *Venturia*. Wir geben eine kurze Charakterisierung dieser Art:

Die dicht wachsenden Fruchtkörper brechen mit einem breit kegelförmigen, oft undeutlichen Ostiolum hervor. Dieses ist anfangs geschlossen und öffnet sich bei der Reife durch Ausbröckeln mit einem manchmal bis zu 50 μ weiten Porus. Der Fruchtkörper ist am Scheitel rund um das

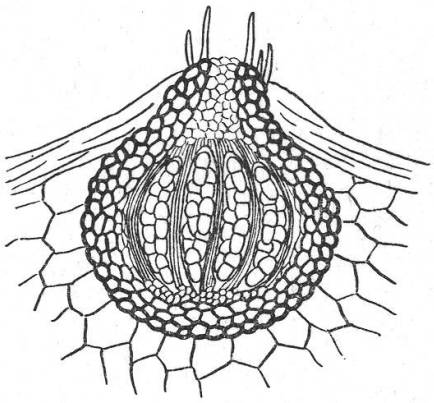

Abbildung 25
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Venturia inaequalis*.
Vergr. 250mal

Ostiolum ziemlich dicht mit steifen, schwarzbraunen, stumpf zugespitzten Borsten besetzt, die bis 100 μ lang werden können. Die nicht in großer Zahl vorhandenen Asci sind keulig, nach unten etwas sackartig erweitert, derb- und besonders an der abgerundeten Scheitelpartie ausgesprochen dickwandig, dabei zirka 60 μ lang und 16 μ breit. Die länglich keuligen Sporen verjüngen sich nach unten allmählich, das Septum befindet sich unterhalb der Mitte, oft bis ins untere Drittel verschoben; jung sind sie grünlich und werden später olivbraun. Sie sind 20—26 μ lang und 6—7 μ breit. Die Paraphysoiden sind faserig und werden bei der Reife ziemlich spärlich.

Als typischen Vertreter der Gattung *Venturia* betrachten wir *V. inaequalis* (Cke.) Winter (Syn. *Endostigme inaequalis* Syd.). Bei dieser Art wachsen die kugeligen, 80—120 μ großen Fruchtkörper zerstreut im Blattgewebe eingesenkt und brechen mit einem schwach kegelförmigen Ostiolum, das rund um den durch Ausbröckeln entstandenen Porus einige kurze, braune Borsten trägt, hervor. Die relativ derbe Fruchtkörperwand besteht meist aus drei Reihen von polyedrischen, ziemlich dickwandigen, gegen außen höckerig vorstehenden, 5—10 μ großen,

braunen Zellen. Die nicht sehr zahlreichen Asci sind länglich oblong oder aus etwas verbreiterter Basis nach oben schwach verjüngt. Sie sitzen einem flachen Basalpolster auf, sind von zahlreichen fädigen Paraphysoiden umgeben und messen in der Länge 60—65 μ, in der Breite 8 bis 11 μ. Die oblong-keuligen Sporen sind bei der fast immer im obern Drittel gelegenen Querwand etwas eingeschnürt, die obere Zelle ist meist auch etwas breiter als die untere. Sie sind grünlich gefärbt und messen in der Länge 12—14 μ und in der Breite 5—6 μ.

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, stimmt auch diese Art in mancher Hinsicht mit *Phaeosphaerella* überein. Neben der eigentümlichen borstenförmigen Behaarung unterscheidet sie sich vor allem aber durch die hier zwischen den etwas zahlreichern und daher schmälern Asci noch deutlich als Paraphysoiden erhaltenen Reste des paraphysoiden Geflechtes und durch die Form und Farbe der Sporen.

Bei den oben beschriebenen Arten mag die Erwähnung von Borsten aufgefallen sein. Für viele Arten dieses Verwandtschaftskreises ist der Besitz von Haaren oder Borsten oder auch von oberflächlichen Hyphenknäueln charakteristisch. Wenn extramatrikulare Hyphenkonglomerate sehr stark ausgebildet sind, kann es vorkommen, daß die Fruchtkörper völlig in ihnen eingebettet liegen. Es sind aber auch Arten bekannt, deren Stromata kahl sind. So charakteristisch für viele Arten die Borsten sind, können diese doch kaum zur Trennung von Gattungen herangezogen werden, da in gewissen Fällen sonst völlig übereinstimmende Formen das einemal kahl, das anderemal aber deutlich mit Haaren besetzt sind. Oft sind die Borsten aber auch unscheinbar und fallen frühzeitig ab.

Die besprochenen Formen sind alles stromatische Pilze, von denen aber viele mit der Höherentwicklung den Stromacharakter verloren haben. Im Verwandtschaftskreis von *Venturia-Gibbera* finden wir aber den ursprünglichen Stromacharakter auch bei den Formen mit kleinen Pseudothecien oft noch in Form eines Basalstromas angedeutet, dem die Fruchtkörper in- oder aufgewachsen sind. Bei den einen Formen ist es stark ausgebildet, bei andern — vor allem den Blätter bewohnenden — ist es zu einem subkutikulären Stromahäutchen reduziert (zum Beispiel *Venturia rumicis* [Desm.] Winter, *Stigmatea robertiana* Fr. und wohl bei allen Arten der Gattung *Coleroa*).

Bei andern Arten, wie zum Beispiel *Venturia macularis* (Fr.) comb. nov. (siehe unten) ist dieses Basalstroma bei der Reife der Ascosporen verschwunden; es wird aber auch hier während der Entwicklung ausgebildet. Die Konidienform — in diesem Fall *Pollaccia radiosa* (Lib.) Bald. — bricht aus einem subkutikularen Stromahäutchen hervor. Gleich verhält es sich bei allen uns bekannten *Fusicladien*.

Wir wollen nun eine Übersicht über die Gattungen geben, die nach unserer Ansicht zum *Venturia-Gibbera*-Verwandtschaftskreis gehören:

1. *Venturia* Sacc. (non de Not.). Neuer Typus *Venturia inaequalis* (Cke.) Winter. Die einfachen, perithecienähnlichen Fruchtkörper wachsen sub- oder intraepidermal und sind mehr oder weniger rundlich. Um die Mündung sind sie meist mit Borsten oder Haaren besetzt, selten sind sie völlig kahl.

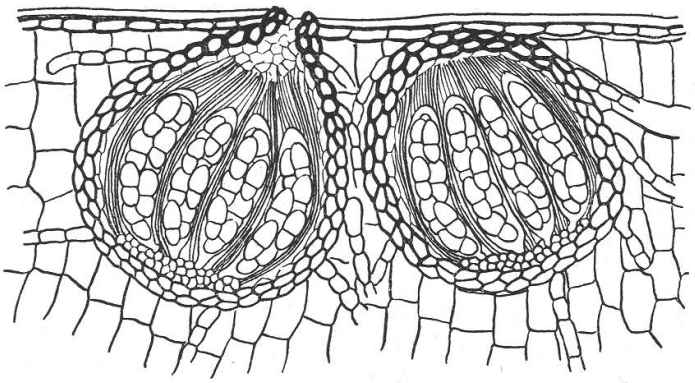

Abbildung 26
Schnitt durch Fruchtkörper von *Venturia rumicis*. Vergr. 250mal

Bezüglich des Namens *Venturia* besteht in der Literatur ein großes Durcheinander. Saccardo und mit ihm wohl bis heute die Großzahl der Autoren gebrauchen ihn in unserm Sinne. Da Berlese später gefunden hat, daß der Typus der Gattung, die von de Notaris aufgestellt worden ist, ein Pilz ist, der zu einer ganz andern Gruppe gehört, hat Sydow (1923) für die hier zur Diskussion stehenden Pilze zwei neue Gattungen, nämlich *Spilosticta* und *Endostigme* begründet, statt einfach einen neuen Typus zu schaffen. Petrak hat bereits 1925 (vgl. auch 1947) die beiden Gattungen wieder vereinigt, so daß *Spilosticta* gültig wäre. Diesen Autoren ist aber beinahe niemand gefolgt. Wollte man sich sklavisch an die Nomenklaturregeln halten, so müßte der Name *Venturia* wirklich verworfen werden. An seiner Stelle könnte aber weder *Spilosticta* noch *Endostigme* gebraucht werden, sondern man müßte *Phaeosphaerella* Karsten wählen (vgl. Petrak, 1940), deren Typusart *P. maculosa* Karsten eine gute *Venturia* in unserm Sinne und mit *V. tremulae* Aderh. identisch ist. Die Art muß als *Venturia macularis* (Fr.) comb. nov. eingereiht werden (Syn. *Sphaeria macularis* Fries). Dies alles würde aber zu einer so unannehmbaren Konfusion führen, daß wir uns der Ansicht von Shear (1948) anschließen müssen und den nun einmal eingebürgerten Namen *Venturia* im Sinne Saccardos mit dem Neotypus *V. inaequalis* (Cke.) Winter beibehalten. Hinsichtlich *Phaeosphaerella* folgen wir im übrigen Petrak (1940), der für diese Gattung einen neuen Typus wählt.

2. *Stigmatea* Fries (Syn. *Hormotheca* Bon.), Typus *Stigmatea robertiana* Fr. Diese Gattung besitzt einfache Fruchtkörper, die subkutikular wachsen und daher mehr oder weniger halbkugelig oder schildförmig sind und nur am Rande in ein subkutikulares Stromahäutchen übergehen. Uns ist nur der Gattungstypus bekannt geworden; diese Art ist völlig kahl. (Abbildungen bei Klebahn, 1918, übernommen u. a. von Gäumann, 1949.)

3. *Atopospora* Petrak, Typus *Atopospora betulina* (Fr.) Petr. (Syn. *Dothidella betulina* [Fr.] Winter, *Euryachora betulina* [Fr.] Th. et Syd.). Die Lokuli stehen dicht vereinigt zu schwarzen, glänzenden, senk-

recht prosenchymatisch aufgebauten Stromakrusten. Diese entstehen subkutikulär und tragen keine Borsten. Die Sporen sind im obern Drittel septiert.

4. *Coleroa* Rbh., Typus *Coleroa chaetomium* (Kze.) Rbh. Die oberflächlich wachsenden Fruchtkörper sind mehr oder weniger kugelig und mit Borsten und Haaren besetzt. Meist sind sie einfach, seltener etwas verwachsen, und brechen aus einem subkutikularen Stromahäutchen hervor.

5. *Gibbera* Fr. emend. Petrak, Typus *Gibbera vaccinii* (Sow.) Fr. Wir fassen diese Gattung, deren Vertreter auf Blättern und Ästen ver-

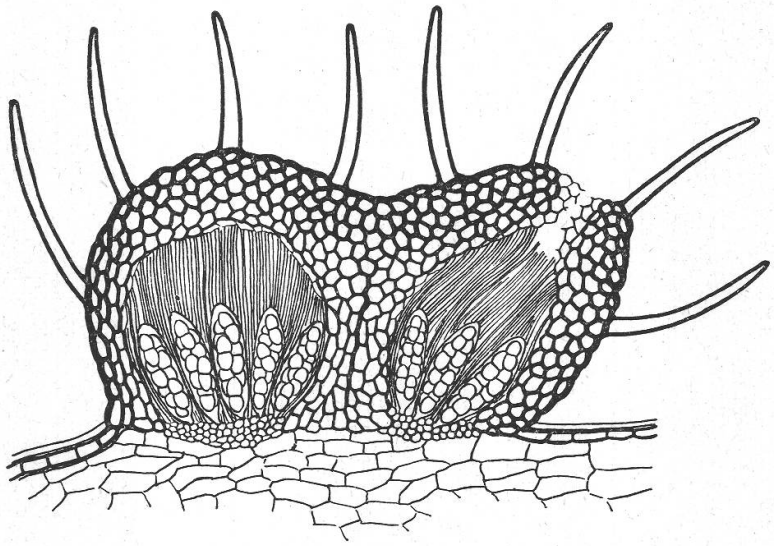

Abbildung 27
Schnitt durch ein Stroma von *Coleroa chaetomium*.
Vergr. 250mal

schiedener *Ericaceen* parasitisch leben, im Sinne von Petrak (1947) auf, der ihr folgende Charakterisierung gibt:

Das Hypostroma ist bei Astformen kräftig entwickelt, eingewachsen prosenchymatisch, schwarzbraun, bei den blattbewohnenden Arten ist es oft reduziert. Die Fruchtkörper sitzen oberflächlich dem Hypostroma auf oder entwickeln sich in dem einen dichten Haarfilz bildenden Myzel. Sie sind bald mit Hyphen, bald mit Borsten, bald mit beidem zusammen besetzt oder auch kahl. Anfangs sind sie völlig geschlossen oder besitzen ein kleines, papillenförmiges Ostiolum. Die Gehäusewand ist stets ziemlich dick und besteht aus relativ großen, schwarzbraunen Zellen.

Als Synonyme zu *Gibbera* nennt Petrak (1947) die Gattungsnamen *Dimeriosporopsis* P. Henn., *Antennularia* Reichenb. und *Pyrenobotrys* Th. et Syd. Er teilt *Gibbera* in Sektionen mit diesen Namen.

Die zur Sektion *Antennularia* gestellte *Gibbera salisburgensis* Nießl (vgl. Petrak, 1947, S. 170 und 199) bildet in den Epidermiszellen des

Wirtes — in diesem Falle *Erica carnea* L. — ein Hypostroma von kleinen, hyalinen und ziemlich dünnwandigen Zellen aus. Die Fruchtkörper entstehen auf Anschwellungen dieser Hypostromata und sitzen einem dichten Filz von derbwandigen, braunen und ziemlich breiten Hyphen auf. Gegen den Scheitel sind die Fruchtkörper mit steifen, langen, am Ende zugespitzten Borsten besetzt. Die Asci weisen insofern eine Abnormität auf, als sie meist nur viersporig sind. Die Sporen sind meist ungleich zweiteilig, wobei der obere Teil kürzer ist.

Ein weiteres Synonym zu *Gibbera* ist *Pseudotthia* P. Henn. mit der Typusart *P. vaccinii* Henn. et Nym. Diese Art muß ebenfalls als borsten-

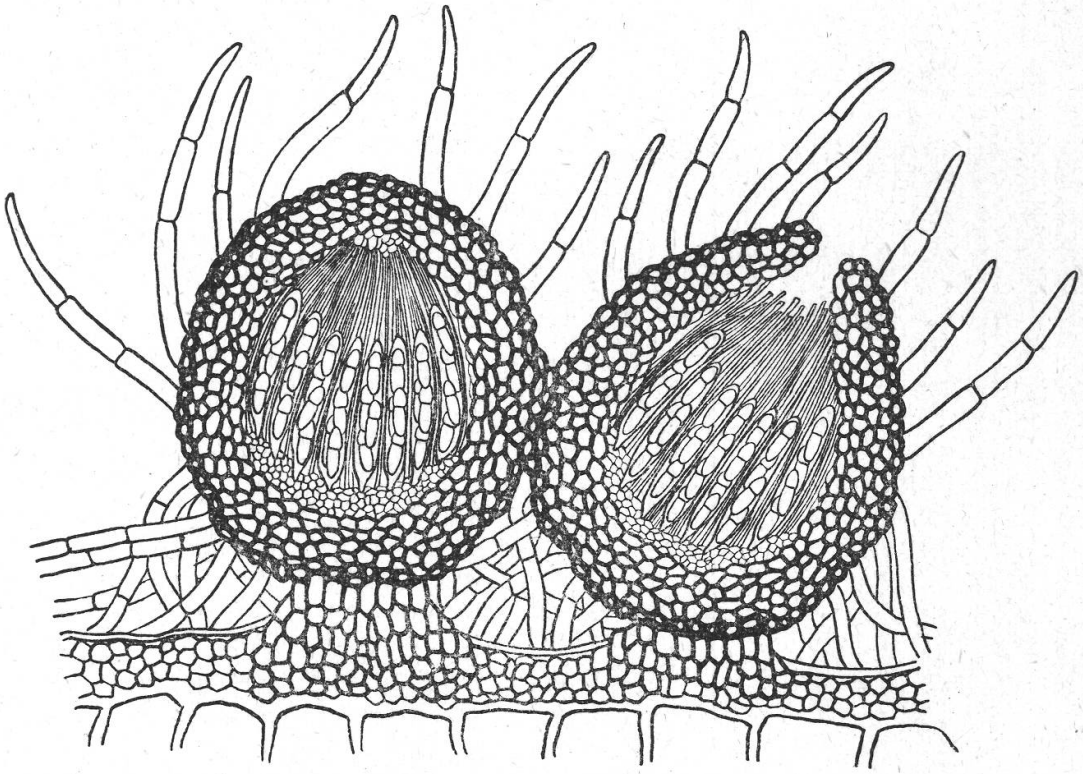

Abbildung 28
Schnitt durch ein Stroma von *Gibbera salisburgensis* Nießl. Vergr. 250mal

lose *Gibbera* betrachtet werden (vgl. von Höhnel, 1909). Wegen *G. vaccinii* (Sow.) Fr. ist aber eine Namensänderung notwendig; als neuen Namen schlagen wir vor *Gibbera pseudotthia* nom. nov.

Zu bemerken ist noch, daß *Gibbera* im Sinne Petraks alle auf *Ericaceen* wachsenden Arten des Verwandtschaftskreises zu umfassen hat. Die blattbewohnenden Formen können dabei teilweise mit ebensolchem oder gar besserem Recht in die Gattung *Coleroa* (oder zum Teil *Venturia*) gestellt werden. Eine solche Art ist zum Beispiel *Gibbera andromedae* (Rehm) comb. nov. (Syn. *Trichosphaeria andromedae* Rehm, *Erisophaeria andromedae* Sacc., *Coleroa andromedae* Winter).

Außer diesen erwähnten Gattungen stellt Petrak (1947) noch einige tropische in den Verwandtschaftskreis. Trotzdem diese nicht in den Rahmen der Untersuchungen gezogen worden sind, sollen sie der Vollständigkeit halber doch kurz erwähnt werden.

Pseudoparodia Th. et Syd. mit dem Typus und der einzigen Art *P. pseudopeziza* (Pat.) Th. et Syd. wächst auf einer tropischen *Ericacea* und soll sich von *Gibbera* durch die erst geschlossenen, sich durch Ausbröckeln am Scheitel weit, oft fast schalenförmig öffnenden Fruchtkörper, in denen die Asci parallel zwischen den zahlreichen Paraphysoiden stehen, unterscheiden. Wir fragen uns, ob diese Gattung nicht konsequenterweise ebenfalls mit *Gibbera* vereinigt werden sollte.

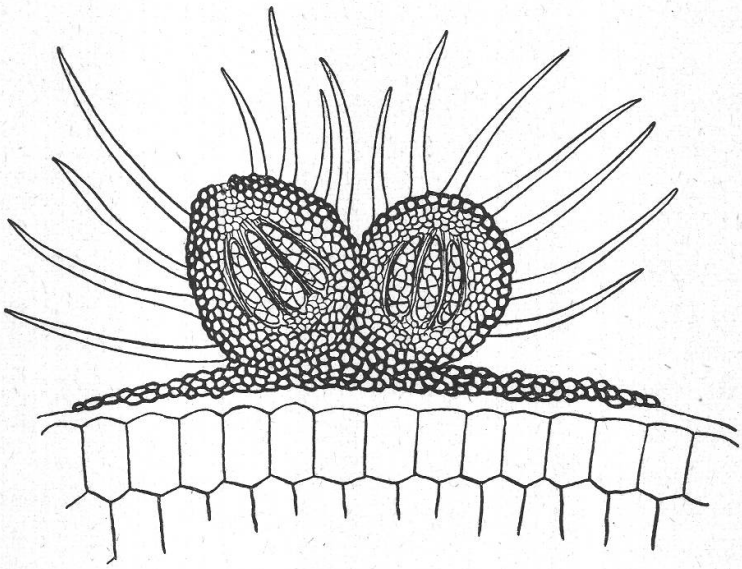

Abbildung 29
Schnitt durch ein Stroma von *Gibbera andromedae*.
Vergr. 250mal

Die Gattungen *Neogibbera* Petr. und *Parodiella* Speg. auf *Ericaceen*, resp. *Leguminosen*, bespricht Petrak (1947) ebenfalls eingehend.

Bei der gleichfalls tropischen Gattung *Trichodothis* Theissen et Sydow (Petrak, 1947) sind die Fruchtgehäuse dem Rande eines oberflächlichen Stromas als typisch pseudosphäriale Lokuli eingesenkt. Das Stroma bleibt in der Mitte steril und ist mit einem zentralen, fußförmigen Hypostroma dem Substrat eingewachsen.

Aus unserm Florengebiet sind uns weiterhin bekannt geworden:

6. *Phaeocryptopus* Naoumov emend. Petrak (Syn. *Adelopus* Th. et Syd.), Typus *P. nudus* (Peck) Petr. Die kugeligen Fruchtkörper sitzen oberflächlich einem dem Stroma eingewachsenen, senkrecht-faserigen, stielförmigen Basalstroma auf. Ein subkutikulares Stromahäutchen fehlt, was wahrscheinlich vom Substrat (Koniferennadeln) abhängt. Oberfläch-

liches Myzel wie auch Borsten sind nicht vorhanden. Asci sind in geringer Zahl; die Sporen bleiben lange hyalin, meist färben sie sich aber endlich (Petrak, 1938). Wir haben *P. Gaeumanni* (Rhode) Petr. untersucht, die mit diesem Typus ziemlich übereinstimmen soll. Eine gute Abbildung von *P. Gaeumanni* findet sich bei Rhode (1937).

7. *Xenomeris* Sydow, Typus *X. pruni* Syd. Das subkutikulär wachsende Stroma ist plattenartig und besitzt am Grunde oft ein eingewachsenes Hypostroma. Die hervorbrechenden Lokuli sind klein, kugelig und sitzen kreisförmig in einem einfachen oder doppelten Kreuze am Rande des Stromas; oft sind sie nur seitlich der Stromaplatte angewachsen. Sie sind klein und tragen keine Borsten. Die Gattung ist mit *Gibbera* nahe verwandt; *X. alpina* Petr. wächst ebenfalls auf einer *Ericaceae* (*Vaccinium vitis ideae* L.).

8. *Trichodothella* Petrak, Typus *T. Blumeri* Petr. Die sehr kleinen Stromata sind im Umriß rundlich, polster- oder scheibenförmig und durch ein stumpf kegelförmiges Hypostroma den Spaltöffnungen der Blätter von *Globularia cordifolia* L. eingewachsen. Auch bei dieser Art entwikkeln sich die Lokuli kreisständig am Rande der Stromata, die mit radiär ausstrahlenden Borsten besetzt sind. Die Sporen bleiben aber bei dieser Gattung hyalin (Blumer, 1946; Petrak, 1947).

Außerdem sind uns noch einige zu diesem Verwandtschaftskreis gehörende Pilze bekannt geworden, die auf verschiedenen *Caprifoliaceen* parasitisch wachsen und sich durch den eigentümlichen Bau des Stromas auszeichnen. Es sind dies :

9. *Metacoleroa* Petr. Die einzige Art *M. Dickiei* (B. et Br.) Petr. (Syn. *Venturia Dickiei* [B. et Br.] Ces. et de Not., *Coleroa linneae* [Did.] Schroeter) wächst auf *Linnea borealis* L. Das als Hypostroma im Mesophyll interzellulär wachsende, dunkle Myzel bildet subkutikular einen dünnen Clypeus (Stromahäutchen), aus welchem zahlreiche braune Hyphen hervorbrechen, die sich reich verzweigen und ein dichtes, oberflächliches Myzel bliden, in welchem die mit Borsten versehenen Pseudothecien dicht rasig gehäuft sitzen.

10. *Dothidotthia* v. Höhnel, Typus *D. symphoricarpi* (Rehm) v. H. Diese Art besitzt rasig hervorbrechende kugelige Fruchtkörper, die einem gut entwickelten, aus mehr oder weniger senkrecht verlaufenden Hyphen und Zellsträngen bestehenden Hypostroma aufsitzen. Die Sporen sind ungefähr in der Mitte septiert.

11. *Lasiobotrys* Kunze, Typus *L. lonicerae* Kze. Diese Gattung lebt parasitisch auf Blättern von *Lonicera*arten. Alle später ebenfalls auf *Lonicera* gefundenen Formen scheinen mit dem Typus identisch zu sein. Der Pilz bildet im Mesophyll der Blätter ein aus Nährhyphen bestehendes Hypostroma. Darüber erhebt sich eine dünne, subkutikulare Stromaplatte, auf welcher sich nach oben verbreiternde, sklerotiale Stroma-

körper von zirka 200—250 μ Breite und 100—125 μ Höhe sitzen. Der obere Rand des Stromas ist ringsum durch braune Hyphen mit der basalen Stromaplatte verbunden. Vom Stroma ernähren sich die einzelnen Fruchtkörper, die in einem Ring um diese angeordnet und ihm eingewachsen sind. Diese sind 60—90 μ groß und anfangs völlig geschlossen.

Diesen häufigen Pilz, der aber selten reif gefunden wird, haben wir auf am Boden liegenden vorjährigen Blättern von *Lonicera coerulea* L. prächtig ausgereift gesammelt. Die Ascosporen waren hell olivbräunlich gefärbt, die Querwand lag ungefähr in der Mitte, und sie maßen 11 bis 15 μ in der Länge und 5—6 μ in der Breite. Gute Abbildungen dieses Pilzes finden sich bei Arnaud (1925), übernommen u. a. von Gäumann (1949). (Vgl. auch Petrak, 1927.)

Die an die Basis des Verwandtschaftskreises gestellte Gattung *Phaeosphaerella* ist ihrem ganzen Bau nach eher in die Verwandtschaft von *Mycosphaerella* zu stellen.

Viele Vertreter dieses Verwandtschaftskreises leben parasitisch auf ihren Wirtspflanzen; einige sind als Erreger wichtiger Krankheiten auf Kulturpflanzen bekannt. Interessant ist der Wirtskreis dieser Gattungen. *Venturia, Coleroa* und *Stigmatea* wachsen vor allem auf *Rosaceen (Pomoideen, Rubus, Alchemilla, Potentilla), Geraniaceen* und *Saxifragaceen (Ribes).* Eine andere Gruppe von *Venturia*arten verteilt sich einerseits auf *Polygonales (Rumex* und *Polygonum),* anderseits auf *Salicaceen* und *Fagaceen (Salix, Populus, Betula).* Die höher entwickelten Formen sind auf Arten aus Familien der *Sympetales,* nämlich *Gibbera* auf *Ericaceen* und *Metacoleroa, Dothidotthia* und *Lasiobotrys* auf höhern *Caprifoliaceen* spezialisiert.

B. Der Dothioratyp

Der *Dothioratyp* ist mit dem *Wettsteinina*typ nahe verwandt; die beiden verkörpern zwei Parallelreihen mit demselben Ursprung. Während bei *Wettsteinina* die Stromata sklerotienartig und mehr oder weniger rund erscheinen, sind sie hier scheiben-, polster- oder fast krustenförmig. Der Aufbau ist seltener parenchymatisch, vielmehr bestehen sie, vor allem im Mark, aus in senkrechten Reihen verlaufenden ovalen oder rundlich-polyedrischen, oft aber auch gestreckten Zellen (prosenchymatisch). Wichtiger ist noch der Unterschied in der Fruchtschicht. Sie bildet hier von Anfang an ein breites Hymenium, die Asci entspringen einer flachen, plazentaartigen Schicht und wachsen parallel, aber jeder für sich, nach oben in das meist aus in senkrechten Reihen stehenden Zellen aufgebaute Binnengeflecht hinein. Je nachdem, wie dicht sie hier stehen, wird dieses zu paraphysoiden Fasern zusammengedrückt oder nach oben verdrängt, bzw. resorbiert.

Die Asci sind in ihrer Form keulenförmig aus einem meist deutlichen Stiel nach oben verbreitert und nie im untern Drittel am breitesten. Oben sind sie dann wieder verjüngt und abgerundet. Die Ascosporen bleiben häufig einzellig, oder sie bekommen Querwände, bei einigen Formen entstehen auch Längswände. Bei mehrzelligen Sporen ist die Zellenzahl aber weit weniger konstant als beim *Wettsteinina*typ. Die Sporen können hyalin oder gefärbt sein.

Wir möchten die Primitivform der dothioralen Pilze folgendermaßen charakterisieren :

« Stroma krusten- oder polsterförmig ausgebildet, aus in senkrechten Reihen stehenden Zellen zusammengesetzt, in ein helles Mark und dunkle Wandschichten differenziert. Asci in einer flachen, über der untern Wandschicht liegenden Platte auf gleicher Höhe entspringend, parallel nebeneinander stehend, nach oben in das Markgeflecht hineinwachsend, achtsporig, durch Wegbröckeln der Deckschicht frei werdend. Sporen einzellig, subhyalin, groß. »

1. Die Bagnisiella-Botryosphaeria-Entwicklungsreihe

Dem oben charakterisierten Typus am nächsten stehen die Vertreter der Gattung *Bagnisiella* Speg., von der bis heute nur wenige Arten bekanntgeworden sind (vgl. Theissen und Sydow, 1915; Theissen, 1916). Es war uns nicht möglich, reifes Material einer dieser Arten zu untersuchen; wir können uns deshalb nur auf die Angaben der genannten Autoren stützen :

« *Bagnisiella australis* Speg. hat ellipsoidisch-polsterförmige Stromata von zirka 1 mm Breite und 350—420 μ Höhe; sie sind ringsum von einer 20—25 μ dicken, dunklen Kruste begrenzt. Das Innere ist gelblichhellbräunlich, an der Basis senkrechtreihig, kurzzellig (Zellreihen 8 bis 10 μ breit), bald in unregelmäßiges Parenchym übergehend. Ungefähr in der Mitte, auf einer Höhe von 180 μ, wird das Gewebe fast hyalin und ordnet sich wieder in senkrecht parallelen Zellreihen, deren länglich elliptische Zellen gerundet eingeschnürt aneinander hängen. In dieser hellen Schicht, welche bis nahe an die oberste Kruste reicht, werden die Asci angelegt, dieselben stehen parallel, einzeln und sind durch mehrere jener parallelen Zellreihen voneinander getrennt. Sie sind zylindrisch, nach oben etwas verdickt und 100 μ lang und 18 μ breit. Die Sporen sind hyalin, einzellig, länglich und zirka 27 μ lang und 7—8 μ breit. »

B. australis unterscheidet sich also vom oben charakterisierten Primitivtyp durch den Besitz eines in ein steriles Basalstroma und einen hervorbrechenden, fertilen Teil differenzierten Fruchtkörpers. Diese Entwicklung hält nun weiter an; der ascusführende Teil hebt sich immer mehr vom basalen ab, und noch höher in der Entwicklung beginnt sich die flache, breite Fruchtschicht zu unterteilen, so daß dem Basal-

stroma mehrere fertile Konzeptakel aufsitzen, die sich weiter differenzieren und säulenförmige Auswüchse bilden, die dicht nebeneinanderstehend nach oben wachsen und sich dort zu rundlichen Lokuli verbreitern (*Botryosphaeria* Sacc. non de Not.). Bei den höchsten Formen dieser Gattung verschmelzen dann die Wände der ausgesproßten Lokuli wieder, so daß das Stroma oben wieder mehr oder weniger polsterförmig flach erscheint. Diese kurz skizzierte Entwicklungsreihe ist schon lange bekannt (Theissen, 1916 *b*; Gäumann, 1926). Wir beschränken uns daher darauf, von einer der höchst entwickelten *Botryosphaeria*arten eine Beschreibung zu geben :

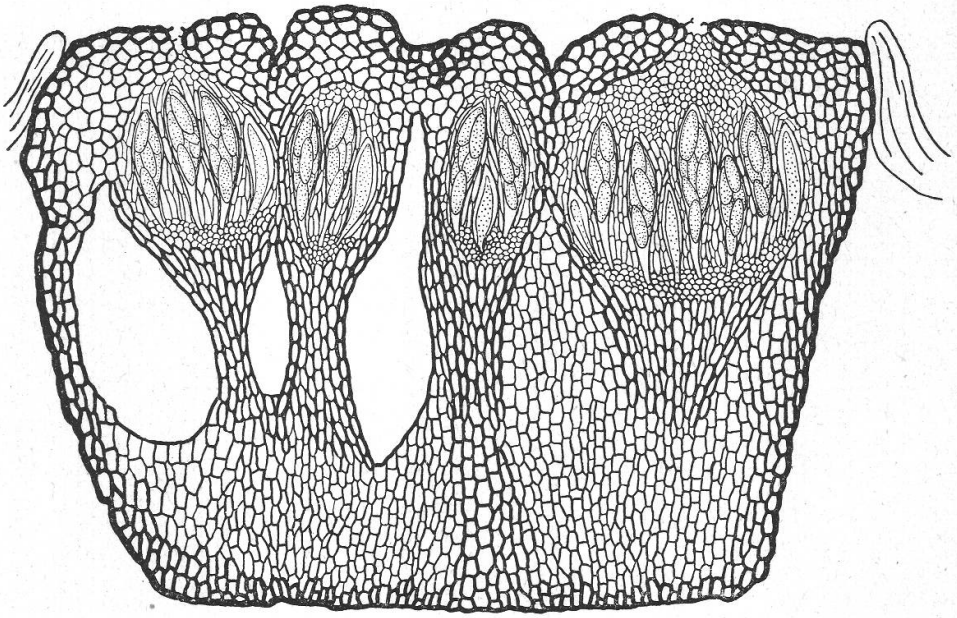

Abbildung 30
Schnitt durch ein Stroma von *Botryosphaeria Berengeriana*.
Vergr. 200mal

Botryospaeria Berengeriana de Not. hat ein höckerig hervorbrechendes, oben unregelmäßiges Stroma von rundlich-elliptischer Form und 0,5—0,8 mm Durchmesser. Es ist konvex polsterförmig, überragt die Lappen des aufgeworfenen Periderms kaum und ist 400—500 μ hoch. Das Basalstroma ist flach, an seiner untern Grenze geradlinig, von ihm aus dringen zahlreiche, dicht verzweigte Nährhyphen in die tiefern Schichten des Substrates. Es besteht aus braunwandigen, elliptischen, bauchig gerundeten Zellen, die häufig nicht lückenlos aneinander schließen und in mehr oder weniger senkrechten Reihen angeordnet sind. Die Gehäuse werden als Lokuli ohne eigene Wand auf säulenförmigen, prosenchymatisch aufgebauten Auswüchsen des Stromas gebildet; sie sind kugelig, 150—220 μ groß und endigen oben in einer kurzen Papille. Die

Wände der Lokuli sind verwachsen, so daß das Stroma oben wieder kompakt wird. Die ursprünglichen Ausstülpungen des Basalstromas sind aber am prosenchymatischen Aufbau sowie an den offenen Schleifen im Stromainnern bei Schnitten leicht kenntlich. Die Stromapartien am Scheitelteil (rund um die Papillen) sind stark ausgebildet und massiv parenchymatisch. Die Lokuli besitzen keinen vorgebildeten Porus; sie öffnen sich bei der Reife durch Abbröckeln der Stromapartien bei der Papille. Sie enthalten in jungem Zustand ein kleinparenchymatisches, in der Mitte senkrecht zelliges und in der Papille wabiges, hyalines Geflecht. Die Asci wachsen einzeln in dieses hinein; dabei werden die zwischen ihnen liegenden Zellen zu zarten faserigen Fäden zusammengepreßt. Inseriert sind sie an der untern Kugelfläche der Lokuli, dabei keulig, kurz und dick gestielt, im obern Drittel am breitesten, dann zusammengezogen und abgerundet. Sie messen in der Länge 90—120 μ, in der Breite 26—32 μ. Die Sporen sind zwei- bis dreireihig gelagert, ellipsoidisch, nach den Enden verjüngt und 27—32 μ in der Länge und 9—12 μ in der Breite.

Da Saccardo bei der Aufteilung der Mischgattung *Botryosphaeria* de Not. unrichtig vorgegangen war und für die bei de Notaris an erster Stelle genannte *B. pulicaris* (Fr.) die neue Gattung *Gibberella* begründet hatte (vgl. Theissen und Sydow [?], S. 661), hat Weese (1919) für die von Saccardo bei *Botryosphaeria* belassenen Formen die Gattung *Melanops* Nitschke-Fuckel wieder neu eingeführt, während er für die von Saccardo *Gibberella* genannten Pilze wieder den Namen *Botryosphaeria* gebrauchen will. Dies ist wohl nomenklatorisch richtig; die Namen *Botryosphaeria* und *Gibberella* waren aber im Sinne Saccardos so weit eingebürgert, daß Weese mit seiner Ansicht beinahe allein bleiben mußte. Auch wir behalten *Botryosphaeria* im Sinne Saccardos bei, schlagen aber vor, zur Legalisierung *Botryosphaeria* in die nach dem Nomenklaturkongreß von Cambridge vorgesehene Liste der « nomina conservanda » aufzunehmen. Ansichten, wie sie Weese vertritt, führen zu einem noch größern Durcheinander in der schon ohnehin reichlich komplizierten Ascomycetensynonymie. Die Nomenklatur ist ja nur ein Behelfsmittel zur Benennung der Formen; sie sollte zwar nach Möglichkeit nach den vereinbarten Regeln gehandhabt werden, ist aber in bestimmten Fällen an die einmal vorhandenen Tatsachen anzugleichen, wenn nicht alles zu einem Absurdum führen sollte. Es kann nun einmal nicht angenommen werden, daß die Namen von oft auch für den Praktiker wichtigen Pilzen immer wieder abgeändert werden.

Die *Botryosphaeria*arten wachsen auf Ästen, Zweigen und Stengeln. Es sind sehr veränderliche Pilze, oft innerhalb derselben Art. Häufig sind die Stromata reduziert und enthalten dann nur wenige oder ein einziges Gehäuse.

Auffällig bei dieser Entwicklungsreihe ist die Tatsache, daß die Ascosporen bis zu den höchsten Formen (groß und) einzellig bleiben. Die Gattung *Phaeobotryon* Th. et Syd. entspricht im Bau der Fruchtschicht im wesentlichen primitivern *Botryosphaeria*formen, hat aber braune Sporen. *P. visci* (Auersw.) Th. et Syd. besitzt in Reihen angeordnete

Stromata von zirka 400 μ Breite und ebenso großer Höhe. Am Scheitel sind sie flach abgestutzt, wobei allerdings rings um das Zentrum ein flacher Ringwulst den Austritt der Mündungspapille umgibt. Im Querschnitt erscheint das Stroma schildförmig. Im Stromainnern befindet sich der vom sterilen Stroma durch schwach prosenchymatische, nicht sehr dickwandige Zellen eingefaßte Fruchtkörper, der scheitelseits mit einer aus dünnwandigen, ziemlich großen, regelmäßig vieleckigen Zellen ausgefüllten Papille durch das Stroma bricht. Die keulenförmigen Asci wachsen in ein von kleinen, schwach gestreckten Zellen gebildetes, paraphysoides Geflecht hinein. Die acht oblongen Sporen sind einzellig, aber braun gefärbt und messen in der Länge 30—40 μ, in der Breite zirka 10 μ.

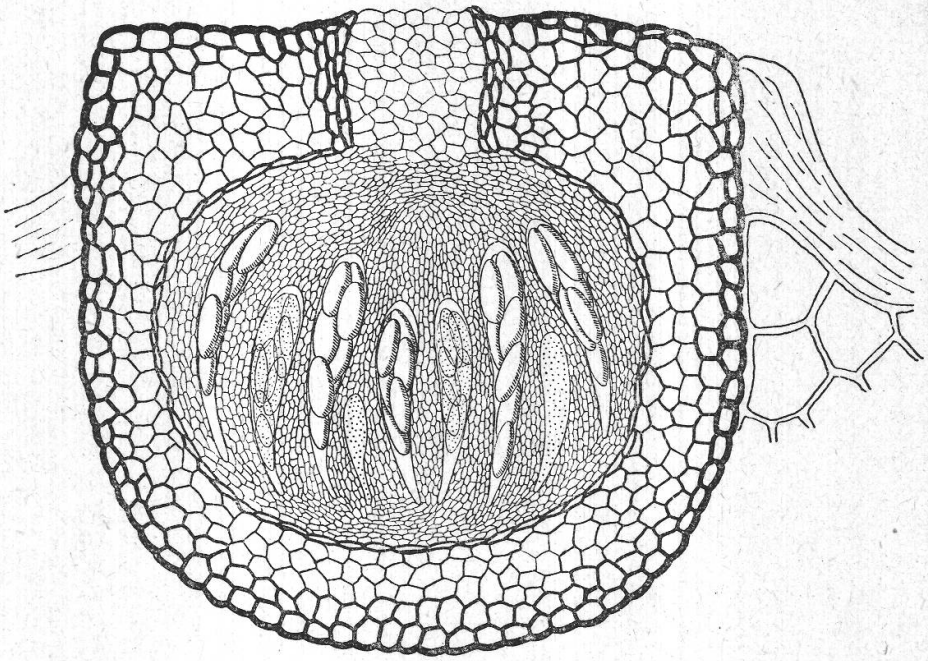

Abbildung 31
Schnitt durch ein Stroma von *Phaeobotryon visci.* Vergr. 250mal

Isothea Fries, Typus *Isothea rhytismoides* (Bab.) Fr. (Syn. *Hypospila rhytismoides* [Bab.] Niessl) hat unregelmäßig geformte, die *Dryas*-blätter durchwuchernde Stromata, in denen die Einzelkonzeptakel oft ziemlich dicht gedrängt, oft aber auch zerstreut angeordnet sind. Die kräftig ausgebildete Deckschicht über jedem Konzeptakel besteht aus zuäußerst krustenartigen, dickwandigen Zellen, die in senkrechten Reihen stehen. Eine Öffnung ist nicht vorhanden, dagegen zeigt sich am Scheitel eine schwächere Stelle aus schräg angeordneten Zellschichten, die gegen das Zentrum divergieren. In der Markzone besteht das Stromageflecht aus zartwandigen, regelmäßig vieleckigen Zellen, die vollständig von rötlichem Öl erfüllt sind. Die in dieses Geflecht hineinwachsenden Asci

sind keulig und enthalten acht 11—14 μ lange und 6—7 μ breite einzellige, hyaline oder schwach grünlich gefärbte Sporen (Petrak, 1947).

Ebenfalls in den nähern Verwandtschaftskreis von *Botryosphaeria* gehört *Chaetomelanops* Petrak (Petrak, 1948). Diese Gattung zeichnet sich durch den Besatz mit braunen Borsten aus und hat oberflächliche, mit einem fußartigen Basalstroma eingewachsene Lokuli. Typus der Gattung ist *Chaetomelanops aequatoriensis* Petr.

Dibotryon Theissen und Sydow (zum Beispiel *D. morbosum* [Schw.] Th. et Syd.) besitzt im Gegensatz zu den meisten andern Gattungen dieser Entwicklungsreihe zweizellige Sporen, entspricht aber im übrigen

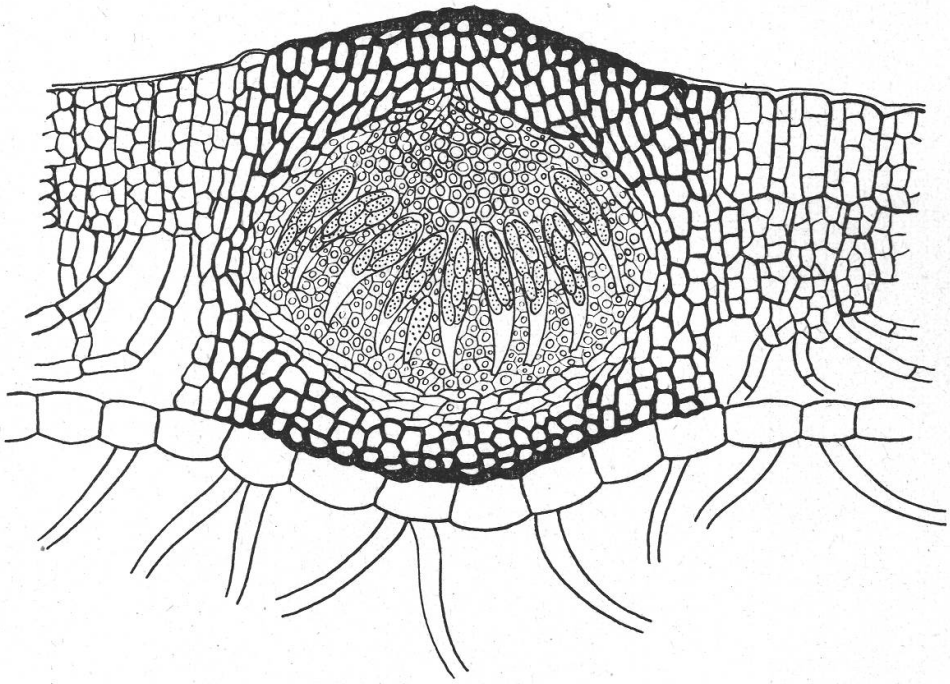

Abbildung 32
Schnitt durch ein Stroma von *Isothea rhytismoides*. Vergr. 250mal

seinen Verwandten vollständig. Die Stromata überziehen als schwarze, feinhöckerige Kruste Äste von *Prunus*arten (in Amerika). Die einzelnen, 100—150 μ großen Konzeptakel sitzen frei einem mächtigen Basalstroma auf und sind fruchtkörperartig differenziert. In der Form sind sie sehr unkonstant; neben fast kugeligen Formen sitzen elliptische oder gar fast zylindrische Lokuli. Die Asci und Sporen entsprechen aber, abgesehen von der Sporenseptierung, vollständig den andern *Botryosphaeria*-gattungen.

Bei *Botryosphaeria* sind zahlreiche Formen anzuschließen, die, ähnlich wie *Isothea* und *Phaeobotryon,* sich durch kleine, einzelstehende, perithecienähnliche Fruchtkörper, parallelstehende, nach oben verbrei-

terte, keulige Asci und durch hyaline bis schwach gefärbte einzellige Sporen auszeichnen. Diese Formen stimmen im Bau der Fruchtschicht mit *Botryosphaeria* vollkommen überein, nur daß die Fruchtkörper kleiner und dünnwandiger werden. Bei primitiveren Formen sind die Sporen noch groß und haben einen körnigen, schwach gefärbten Inhalt (zum Beispiel *Pyreniella festucae* [Lib.] Theiss. [Syn. *Physalospora festucae* Lib.] oder *Discosphaerina euganea* [Sacc.] Petr. [Syn. *Physalospora euganea* Sacc.]). Später werden die Fruchtkörper noch kleiner, die Asci stehen dann dichter und verdrängen die Paraphysoiden völlig, auch die Sporen werden kleiner und sind klar hyalin (zum Beispiel *Discosphaerina umbelliferarum* [Rbh.] Petr. oder *Guignardia Bidwellii* [Ellis] Viala et Ravaz). Über die generische Einteilung und Nomenklatur herrscht in der Literatur ein großes Durcheinander; wir hoffen aber, uns später in anderem Verband eingehender mit diesen Formen befassen zu können.

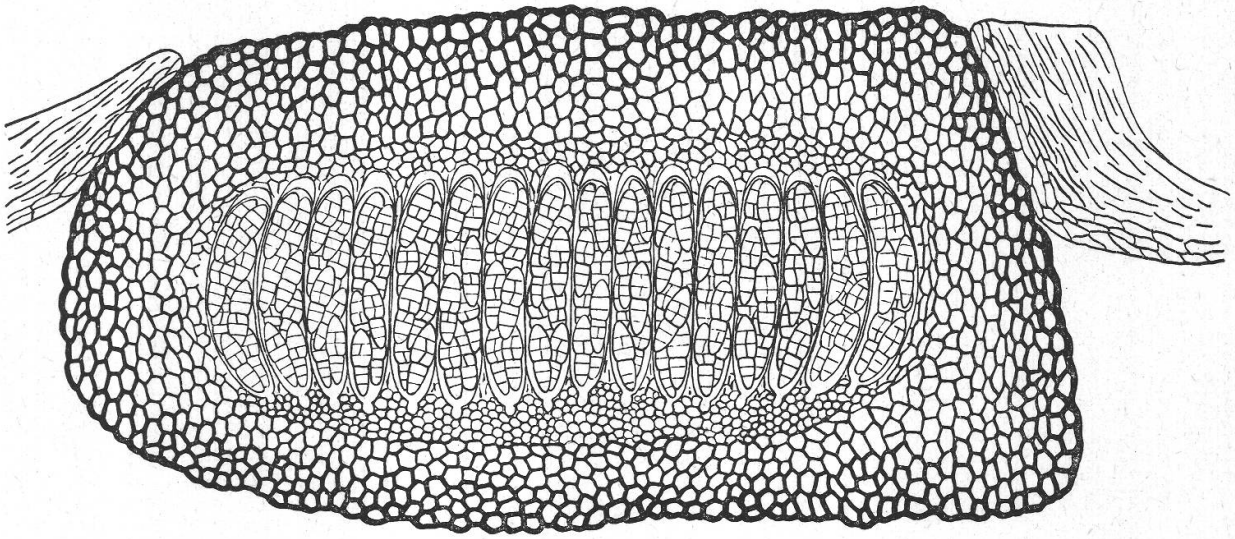

Abbildung 33
Schnitt durch ein Stroma von *Dothiora sorbi*. Vergr. 250mal

2. Die Dothioraceen

Der größte Teil der in diese Gruppe zu stellenden Gattungen stimmt im Bau der Gehäuse und der Fruchtschicht weitgehend überein. Die Unterschiede liegen hauptsächlich in der Sporenzahl pro Ascus und in der Zellenzahl der Sporen. Gegenüber der *Botryosphaeria*-Entwicklungsreihe unterscheiden sie sich durch mehrzellige Sporen und durch die schwächere Ausbildung der basalen Stromapartien.

Dothiora sorbi (Wahlbg.) Rehm besitzt längliche, prosenchymatische, aus vertikal angeordneten Zellen aufgebaute, 400—800 μ lange, 200—400 μ breite und zirka 300 μ hohe Stromata, die außen von einer dunkeln Kruste verdicktwandiger Zellen abgegrenzt sind. Die Fruchtschicht wird gegen oben aus bis 100 μ dicken, an der Basis aus bis 50 μ

dicken Stromadecken geschützt und ist der länglichen Anlage des Stromas entsprechend ebenfalls länglich. Aus einem von hyalinen, regelmäßig vieleckigen Zellen aufgebauten Basalgeflecht wachsen, dicht aneinander gedrängt und parallel stehend, zylindrische Asci gegen die Deckschicht empor, wobei das ursprünglich vorhandene paraphysoide Geflecht in ihrem Bereich vollständig aufgelöst wird und nur in undeutlichen Rudimenten an der Decke noch erhalten bleibt. Die acht hyalinen Sporen sind keulig-spindelförmig, oft unter der Mitte schwach eingeschnürt und besitzen drei bis fünf Querwände und oft in einer der mittleren Zellen noch eine Längswand. Sie messen in der Länge 20—30 μ, in der Breite 6—8 μ.

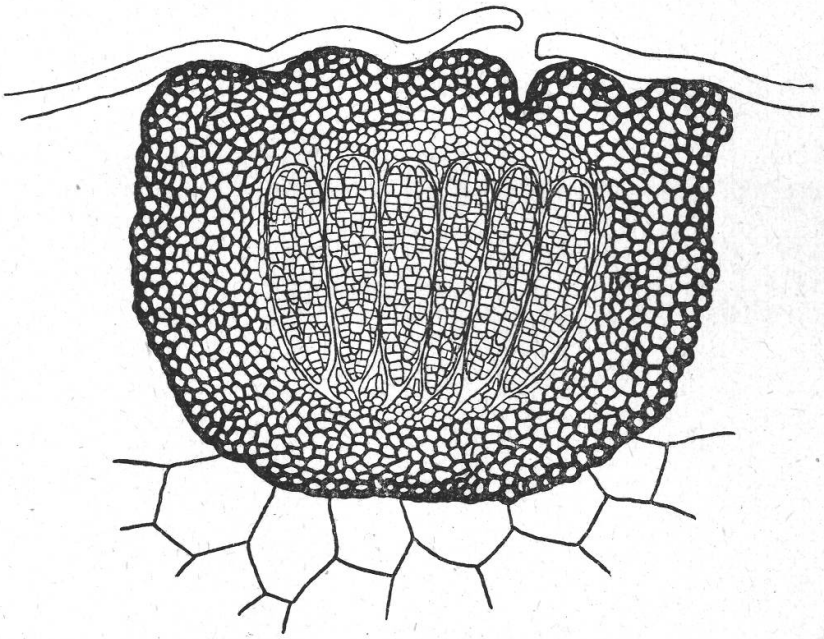

Abbildung 34
Schnitt durch ein Stroma von *Keisslerina moravica*.
Vergr. 250mal

Die sonst sehr ähnlich gebaute Gattung *Leptodothiora* v. Höhnel unterscheidet sich von *Dothiora* durch die nur mit Querwänden versehenen Sporen.

Gegenüber dem oben charakterisierten Primitivtyp scheint uns *Dothiora* schon ziemlich weit abgeleitet. Vor allem sind die Sporen nicht mehr einzellig, und die Asci werden weit zahlreicher ausgebildet, wobei sie das paraphysoide Geflecht fast vollständig auflösen.

Die Weiterentwicklung geht nun, ähnlich wie bei der *Botryosphaeria*-Entwicklungsreihe, in der Ausbildung von abgerundeten Formen. Ob dies aber analog dieser Reihe sich zuerst ebenfalls durch eine Individualisierung einzelner Stromapartien manifestiert, können wir, da uns derartige Formen unbekannt sind, nicht entscheiden. Jedenfalls müssen wir

aber *Pringsheimia* Schulzer (Typus *Pringsheimia sepincola* [Fr.] v. H.) (Syn. zum Beispiel *Sphaerulina intermixta* [B. et Br.] Sacc.) als eine von *Dothiora* abgeleitete Form betrachten:

Die Fruchtkörper dieses Pilzes wachsen subepidermal eingesenkt, sind dabei mehr oder weniger rundlich und brechen mit dem warzenförmigen Scheitel hervor. Aber der Pilz besitzt keine eigentliche Mündung; die Freilegung der Asci erfolgt bei der Reife durch Wegbröckeln der obern Stromapartien. Die Art ist vor allem durch den Fruchtboden ausgezeichnet, der nicht flach ist, sondern säulenförmig oder stumpf kegelig ins Innere des Fruchtkörpers vorragt. Die keuligen Asci sitzen ihm scheinbar büschelig auf. Die hyalinen, 14—28 μ langen und 4—8 μ breiten Sporen sind drei- oder meist fünfmal septiert und bekommen end-

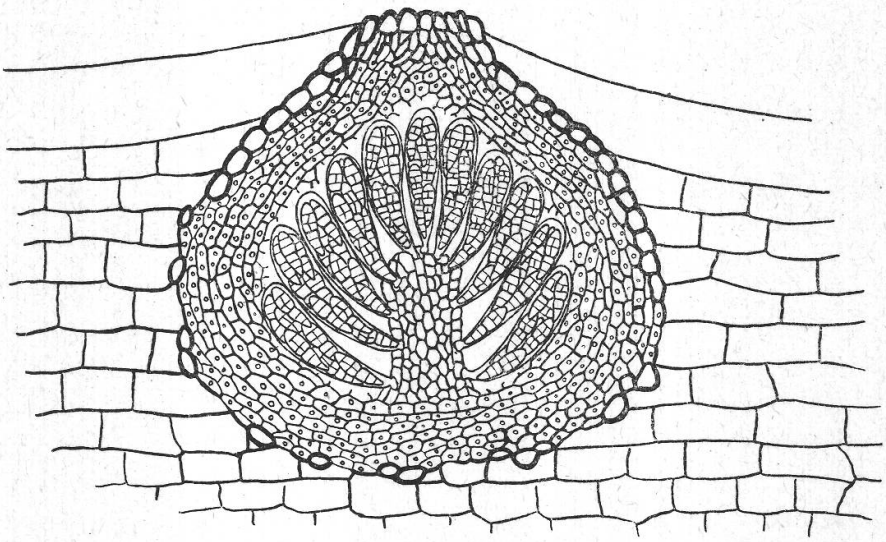

Abbildung 35
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Pringsheimia sepincola*.
Vergr. 250mal

lich eine unvollständige Längswand. Die paraphysoiden Fasern zwischen den Asci sind bei der Reife vollständig verschwunden.

Winteria Rehm (Typus *W. lichenoides* Rehm) steht *Dothiora* ebenfalls sehr nahe. Die Stromata haben aber ihren länglichen Charakter verloren, sie sind niedergedrückt elliptisch, wodurch in erster Linie die Lage der Asci gestört wird, die nun nicht mehr parallel nebeneinander stehen, sondern von der Basis aus gegen den Scheitel zusammenneigen. Ob diese Gattung aber neben *Dothiora* bestehen bleiben kann, wird erst eine eingehendere Würdigung des ganzen Formenkreises abklären können.

Auch *Phaeodothiora* Petrak (Typus *P. sinensis* Petr.) kann als von *Dothiora* abgeleitete Gattung aufgefaßt werden. Sie unterscheidet sich

von *Pringsheimia* zum Beispiel durch die nicht hyalinen, sondern gefärbten Sporen (Petrak, 1948).

Die Gattungen *Hariota* Karsten (Typus *H. strobiligena* [Desm.] Karsten) mit zweizelligen Sporen, *Sydowia* Bres. (Typus *S. gregaria* Bres.) mit vierzelligen Sporen und *Keisslerina* Petr. (Typus *K. moravica* Petr.) mit Sporen, die Quer- und Längswände besitzen, enthalten in ihren Asci viele, meist 16 Sporen und unterscheiden sich darin von den übrigen *Dothioraceen*gattungen. *Keisslerina moravica* besitzt nur wenig längliche, 200—300 μ lange und 150—180 μ hohe Stromata, die in ihrem Innern eine Fruchtschicht mit vielen, dicht nebeneinanderstehenden, vielsporigen Asci enthalten. Die Sporen sind 18—22 μ lang und 4—5 μ breit, mit drei bis fünf Querwänden und oft in einer der mittleren Zellen einer Längswand. Ihre Form entspricht weitgehend derjenigen bei *Dothiora* und *Pringsheimia*, sie sind auch, wie die Sporen dieser Gattungen, hyalin. Hier ist auch die Gattung *Endodothiora* Petr. mit der einzigen Art *E. Sydowiana* Petr. anzuschließen. Sie zeichnet sich durch parasitische Lebensweise im Stroma von *Systremma puccinoides* (DC.) Th. et Syd. aus (Petrak, 1929).

3. Die Hysteriaceen

Die *Hysteriaceen* sind zweifellos aus den *Dothioraceen* hervorgegangen. Bei diesen sind die Fruchtkörper oft etwas länglich, oft verschmelzen auch mehrere (zum Beispiel *Hariota strobiligena*) und bilden dann ein streifenförmiges oder lineares Stroma. Denken wir uns diese Entwicklung weiter verfolgt, so kommen wir zu den längsgestreckten Fruchtkörpern der *Hysteriaceen*.

Hysterographium fraxini (Pers.) de Not. besitzt kaffeebohnenartige, längliche, meist 1—3 mm große Stromata, deren 50—70 μ dicken Wände aus zirka 10 μ großen, regelmäßig vieleckigen, sehr derbwandigen und besonders außen eine fast schwarze Kruste bildenden Zellen aufgebaut sind. Der in der Längsrichtung der Fruchtkörper verlaufende, makroskopisch gut wahrnehmbare Spalt ist in Wirklichkeit nur eine dünne, wannenartig eingesenkte Deckschicht, die seitlich von den wulstartig eingebogenen Stromateilen eingefaßt wird. Bei der Reife bröckelt diese Deckschicht dann aus und gestattet so den Sporenaustritt. Die breitzylindrischen, 130—160 μ langen und 20—25 μ breiten Asci stehen im Längsschnitt mehr oder weniger parallel, im Querschnitt neigen sie aus Platzgründen etwas gegen das Scheitelzentrum zusammen. Sie drängen das zwischen ihnen verbleibende paraphysoide Geflecht zu deutlich zelligen Paraphysoiden ineinander. Die 27—50 μ, meist 30—40 μ langen und 15—20 μ breiten Sporen sind gelbbraun, oblong, zeigen in der Mitte oder oft auch etwas gegen die Enden verschoben eine leichte Einschnü-

rung und besitzen sieben bis acht Quer- und zwei bis vier Längswände (vgl. Z o g g , 1943).

Hysterographium biforme (Fr.) de Not. unterscheidet sich von *H. fraxini* hauptsächlich durch die viel stärkere Ausbildung eines Basalstromas, das fußförmig dem Substrat aufsitzt. Die Asci sind meist nur sechssporig.

Die *Hysteriaceen* werden je nach der Zellenzahl der Sporen in verschiedene Gattungen eingeteilt, die unserer Ansicht nach zu zwei Ent-

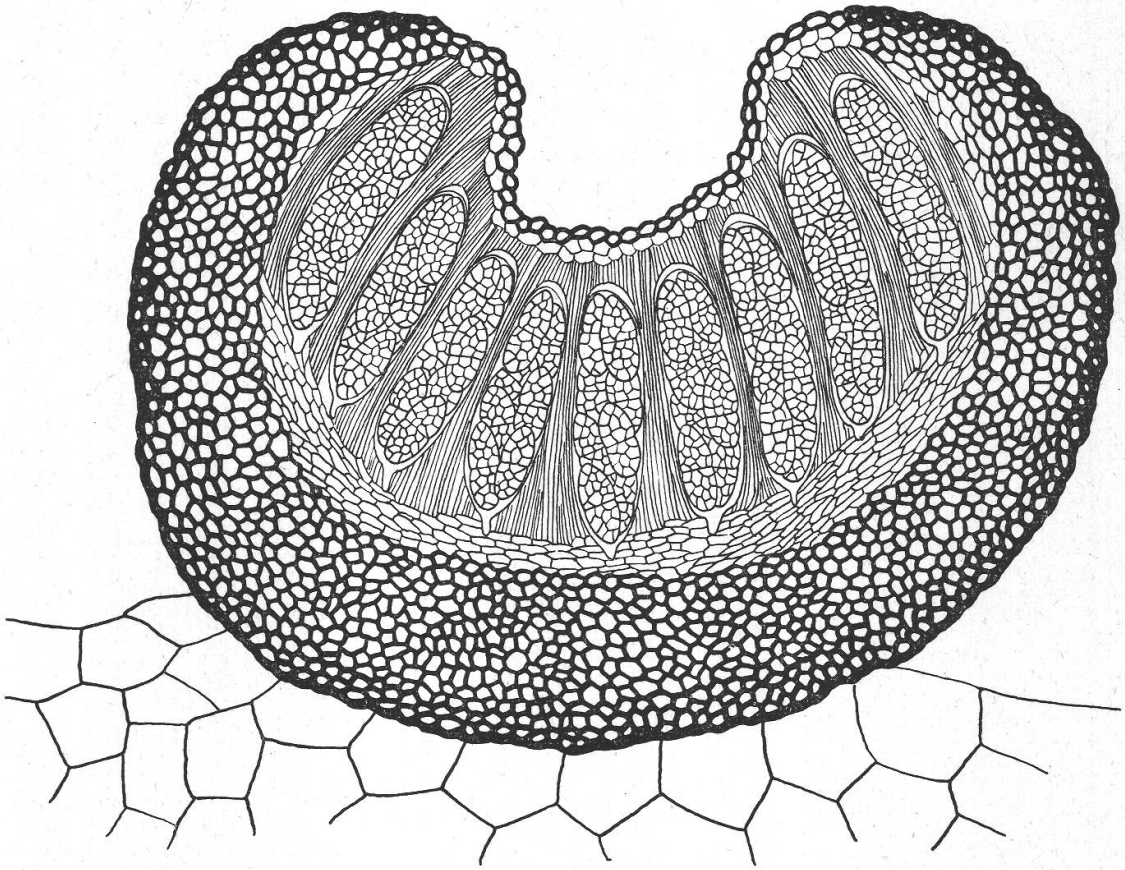

Abbildung 36
Schnitt durch ein Stroma von *Hysterographium fraxini* (senkrecht zur Längsrichtung des Stromas). Vergr. 250mal

wicklungsreihen gehören. Die eine dieser Entwicklungsreihen umfaßt die Formen, die, wie *Hysterographium fraxini,* eine eingesunkene, flache Deckschicht besitzen, die andere hat einen deutlichen Kiel, der sich durch einen Längsspalt öffnet. Wir konnten von diesem Verwandtschaftskreis nur wenige Formen untersuchen. Zu den Formen mit Kiel gehört zum Beispiel *Mytilidion gemmigenum* Fckl.; ob diese nicht besser bei *Lophiostoma* anzuschließen wären, kann nur nach Untersuchung möglichst vieler Arten gesagt werden.

4. Die Phacidiaceen

Die Vertreter dieser Familie hat Nannfeldt (1932) noch als echte *Discomyceten* erklärt. Aber schon Petrak hatte 1922 für *Myxophacidiella* v. Höhnel den dothioralen Bau erkannt. Terrier (1942) hat diesen dann für eine Reihe anderer Gattungen, u. a. auch für *Phacidium* Fries, nachgewiesen.

Die *Phacidiaceen* bewohnen vor allem dicke, langlebige Blätter (*Ilex, Vaccinium, Pyrola, Coniferen*nadeln), kommen aber auch auf Pflanzenstengeln und Rinde vor. Sie entwickeln sich eingesenkt im Substrat als flache, dünne Krusten. Wir haben unter anderem *Phacidium pyrolae* Karsten untersucht; da wir von dieser Art nirgends eine Diagnose der Hauptfruchtform finden konnten, soll die Familie an diesem Beispiel charakterisiert werden :

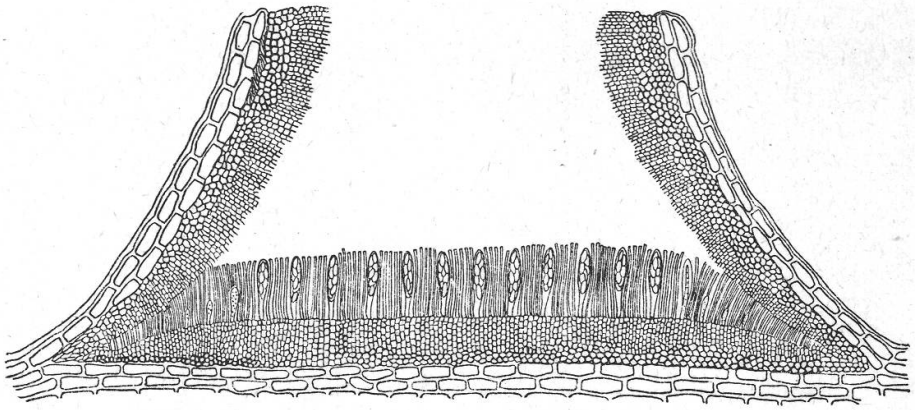

Abbildung 37
Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Phacidium pyrolae*.
Vergr. 250mal

P. pyrolae entwickelt zwischen Hypodermis und Mesophyll ein flaches, krustenförmiges, rundliches, oben und unten fest mit dem Substrat verwachsenes Stroma von 350—750 μ Durchmesser und 35—40 μ Höhe. Es besteht aus in senkrechten Reihen gelagerten, kugeligen oder polyedrischen, 2—6 μ großen, ziemlich dünnwandigen Zellen, die oben und unten in ein unregelmäßiges Pseudoparenchym übergehen und dann dort Zellreste des Substrates einschließen und umwuchern. Die Zellen dieser oben etwa 20—30 μ, unten etwa 5—10 μ dicken Wandkruste sind mehr oder weniger olivbraun gefärbt und oft hyphig umschlungen. In den mittleren Stromapartien beginnen sich später die in senkrechten Reihen stehenden hyalinen Zellen zu strecken, so daß die obere Stromadecke emporgewölbt wird. Zwischen diese Zellen hinein wachsen dann die aus einer über der untern Kruste liegenden Schicht entspringenden Asci; die zwischen ihnen befindlichen gestreckten Zellen bilden end-

lich hyaline, « pseudoparaphysoide » Fasern. Durch den Druck der heranwachsenden Fruchtschicht wird die Deckschicht und die mit ihr verwachsene Wirtsepidermis immer mehr emporgetrieben und schließlich in der Mitte lappig aufgesprengt, wobei die pseudoparaphysoiden Fäden an ihrem obern Ende abreißen. Die aufgesprungene Deckschicht wird zurückgeschlagen und wölbt sich seitlich in die Höhe, so daß die Fruchtkörper ein kraterartiges Aussehen bekommen; sie sind dann mit den aufgeworfenen Rändern 200—300 μ hoch. Die Fruchtschicht wird so discomycetenartig, rundlich entblößt. Sie ist 45—50 μ hoch.

Die Asci sind zylindrisch oder lang keulig, nach oben etwas verbreitert, dann verjüngt und abgerundet, nach unten in einen dicken Stiel auslaufend, 38—48 μ lang und 7—9,5 μ breit. Die hyalinen, einzelligen, spindelig-ellipsoidischen, oft etwas keuligen Ascosporen messen 9—13 μ in der Länge und 2,5—3,5 μ in der Breite. Die zahlreichen Paraphysoiden sind hyalin, dünn-fadenförmig und überall gleich — zirka 0,6 bis 1 μ — dick.

Wir sehen daraus, daß sich *Phacidium* ebenfalls nach dem *Bagnisiella-Dothiora*-Typ entwickelt. Völlig reif ist der Pilz aber von echten *Discomyceten* nicht mehr zu unterscheiden. Der mikroparenchymatische Bau des Stromas sowie die kleinen, hyalinen, einzelligen Sporen sind ebenfalls Merkmale, die eher zu den Discomyceten denn zu den dothioralen Pilzen passen.

Die Gattungen *Macroderma, Phacidiostroma* und *Myxophacidium,* alle von v. Höhnel von *Phacidium* abgetrennt, sind nicht aufrechtzuerhalten und müssen wieder mit *Phacidium* vereinigt werden. Dasselbe gilt wahrscheinlich für *Pseudophacidium* Karsten. *Myxophacidiella* v. H. soll sich von *Phacidium* durch den Mangel an « Paraphysen » unterscheiden. Nach Petrak (1923) löst sich das paraphysoide Geflecht vor der Ascusreife auf, wodurch über den Asci vorerst ein leerer Raum entsteht. Später springen dann die seitlichen Wände ebenfalls auf.

C. Die Myriangiales

Trotzdem wir von dieser Reihe, deren Vertreter vor allem in den Tropen wachsen, nur eine Art, nämlich *Myriangium Duriaei* (Mont. et Berk.) Fuckel untersuchen konnten, soll sie doch kurz erwähnt werden, weil die oben behandelten Formen bisher von ihr abgeleitet wurden. Bald nach der Entdeckung der *Pseudosphaeriaceen* durch v. Höhnel (1907) wurden die *Myriangiales* in enge Beziehung mit diesen gebracht. Sie werden als primitivste Formen aufgefaßt, aus denen die *Dothioraceen* und *Pseudosphaeriaceen* hervorgegangen sein sollen (vgl. v. Höhnel, 1909; Theissen und Sydow, 1917; Petrak, 1923; Nannfeldt, 1932; Gäumann, 1926, 1949).

Die *Myriangiales* fassen wir im Sinne von Nannfeldt auf. Ihre Formen sind durch vereinzelte und daher rundliche Asci charakterisiert, die verschieden hoch zerstreut in einem pseudoparenchymatischen, ziemlich hellzelligen Gewebe sitzen, das konzeptakelartig das Innere eines Stromas ausfüllt. Dies wurde bisher als sehr primitiv betrachtet, und die Weiterentwicklung sollte zu Formen führen, deren Asci dann in einer Ebene liegen (zum Beispiel *Dothioraceen*).

Nun hat Miller (1938) bei verschiedenen *Myriangium*arten nachgewiesen, daß das hellfarbene Stromageflecht, in dem die Ascusbildung stattfindet, aus dem befruchteten Ascogon hervorgeht, indem sich dieses in allen Richtungen des Raumes teilt und so ein Pseudoparenchym dikariontischer Zellen bildet, das den ganzen fertilen Raum des Konzeptakels

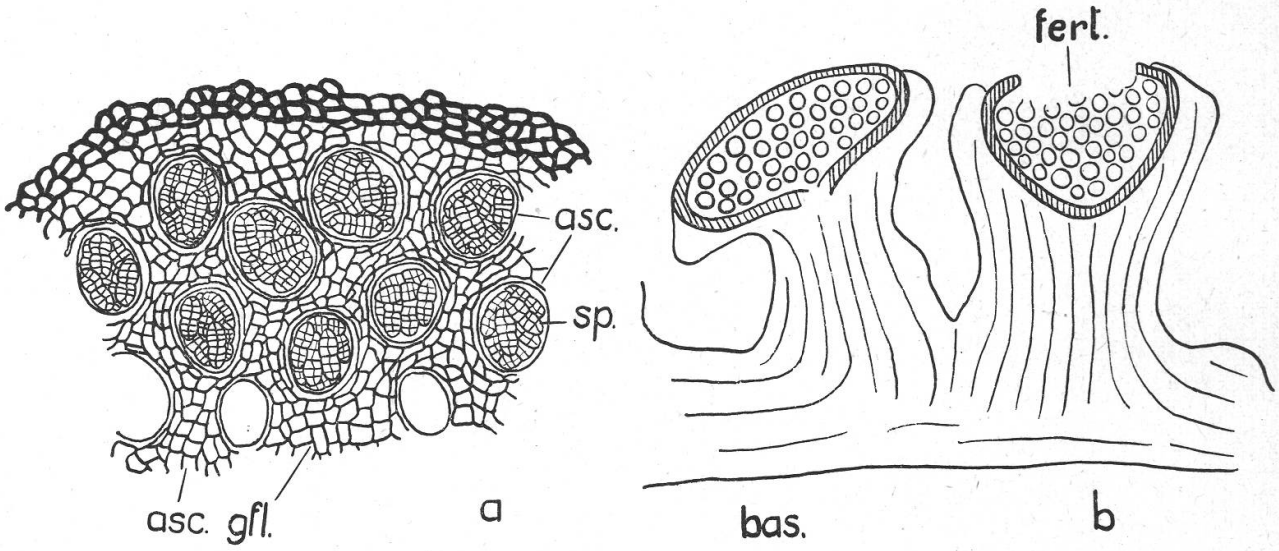

Abbildung 38
Schnitt durch ein Stroma von *Myriangium Duriaei*. *a)* Partie des fertilen Teiles mit ascogenem Geflecht (asc. gfl.), Asci (asc.) und Sporen (sp.), Vergr. 250mal; *b)* Gesamtstroma mit Basalstroma (bas.) und fertilem Teil (fert.), Vergr. 60mal

ausfüllt. Gewisse Zellen teilen sich später, schwellen an und bilden Asci. Diese liegen somit nicht in monasken Lokuli des Stromas, sondern in einem ascogenen Geflecht. Immerhin können sich zwischen diesem Geflecht auch noch Überreste des ursprünglichen haploiden Stromas befinden. Die *Myriangiales* sind mit den *Pseudosphaeriales* wohl verwandt; sie haben wahrscheinlich denselben Ursprung, bilden aber zu diesen eine Parallelreihe, die blind endigt.

Die *Myriangiales* umfassen sowohl eingesenkt wachsende wie auch mehr oder weniger stark hervorbrechende Formen, kleine Stromata enthalten nur je ein Konzeptakel (zum Beispiel *Stevensea*), bei größeren Formen können zahlreiche Konzeptakel in- oder eingewachsen sein. In ihrem äußern Bau zeigen zum Beispiel Vertreter der Gattung *Myriangium* Fuckel größte Übereinstimmung mit sehr hochstehenden, *pseudo-*

sphärialen Formen (zum Beispiel *Gibbera, Cucurbitaria, Botryosphaeria*), da hier wie dort die Einzelkonzeptabel traubig einem Basalstroma aufgewachsen sind.

Von den *Saccardiaceen* v. H. (vgl. Theissen und Sydow, 1917) konnten wir keine Vertreter untersuchen. Nach den Autoren sollen diese den Übergang zwischen den *Myriangiales* und den *Dothioraceen* darstellen. Nach unserer Auffassung kann es sich dabei aber nur um kleine, blattbewohnende und stark hervorbrechende *Dothioraceen* handeln.

III. Diskussion und vorläufige Schlußfolgerungen

Wie sich aus den vorangehenden Ausführungen ergibt, gehören die Pilzformen, die bisher in der Reihe der *Pseudosphaeriales* zusammengefaßt waren, zu zwei zwar nahe verwandten, aber doch verschiedenen Entwicklungsreihen mit wahrscheinlich demselben Ursprung. Von wo ihre Anfangsglieder herzuleiten sind, vermögen wir vorläufig nicht zu sagen; ihre Urformen sind aber sicher bei den primitivsten *Eu-Ascomyceten* zu suchen. Wir möchten nun diese beiden Entwicklungsreihen folgendermaßen charakterisieren :

A. Die Wettsteininareihe

Die vom *Wettsteinina*typ hergeleiteten Formen, die wir als *Pseudosphaeriales* im engern Sinne betrachten, zeichnen sich durch folgende Merkmale aus :

« Die meist pseudoparenchymatisch aufgebauten Stromata entwickeln sich mehr oder weniger im Substrat eingesenkt, brechen aber oft vollständig hervor. Sie sind knollig-kugelig, halbkugelig-hemisphärial, einfach oder zusammengesetzt und dann flach ausgebreitet oder pustelförmig und enthalten ein oder zahlreiche Lokuli, die sich einzeln von dem dann als Basalstroma ausgebildeten sterilen Teil differenzieren können.

Die Lokuli sind kugelig und öffnen sich an der mehr oder weniger papillenförmig ausgebildeten Deckenpartie mit einem rundlichen, kleinen Porus. Höhere Formen besitzen von Anfang an ein echtes Ostiolum.

Die Asci entspringen einem flachen oder kissenförmigen Basalpolster; sie sind bei den niedern Formen sackartig, meist nach unten verbreitert, bei den höhern Formen zylindrisch, nach oben nur selten und dann undeutlich keulig erweitert; nach unten sind sie zusammengezogen und nicht oder nur kurz knopfig gestielt, seltener in einen eigentlichen Stiel verschmälert.

Die Sporen sind bei allen von uns untersuchten Formen wenigstens im Alter unterteilt, bleiben also nie einzellig. Ein Großteil der Formen besitzt zweizellige Sporen; bei andern sind sie schon früh mit mehreren Querwänden versehen; sie zeigen dann eine Tendenz zur Verlängerung

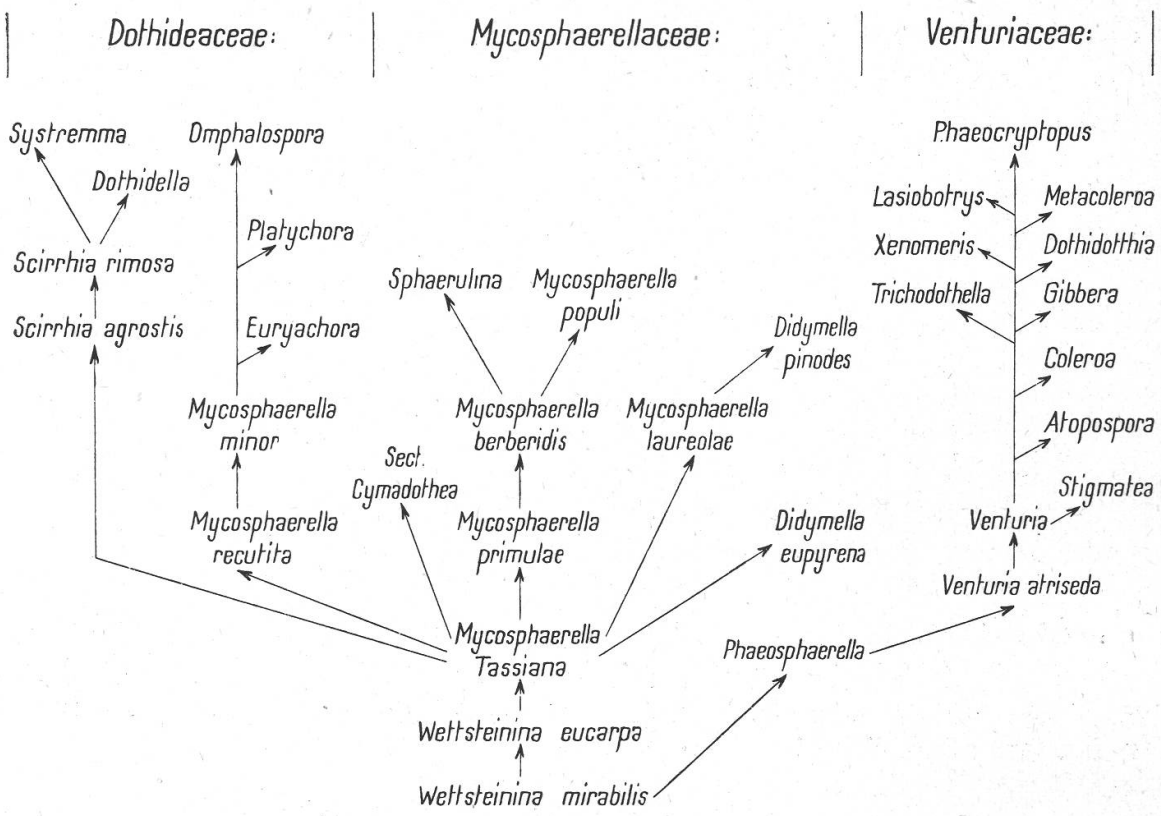

Abbildung 39*a*
Stammtafel der Pseudosphaeriales

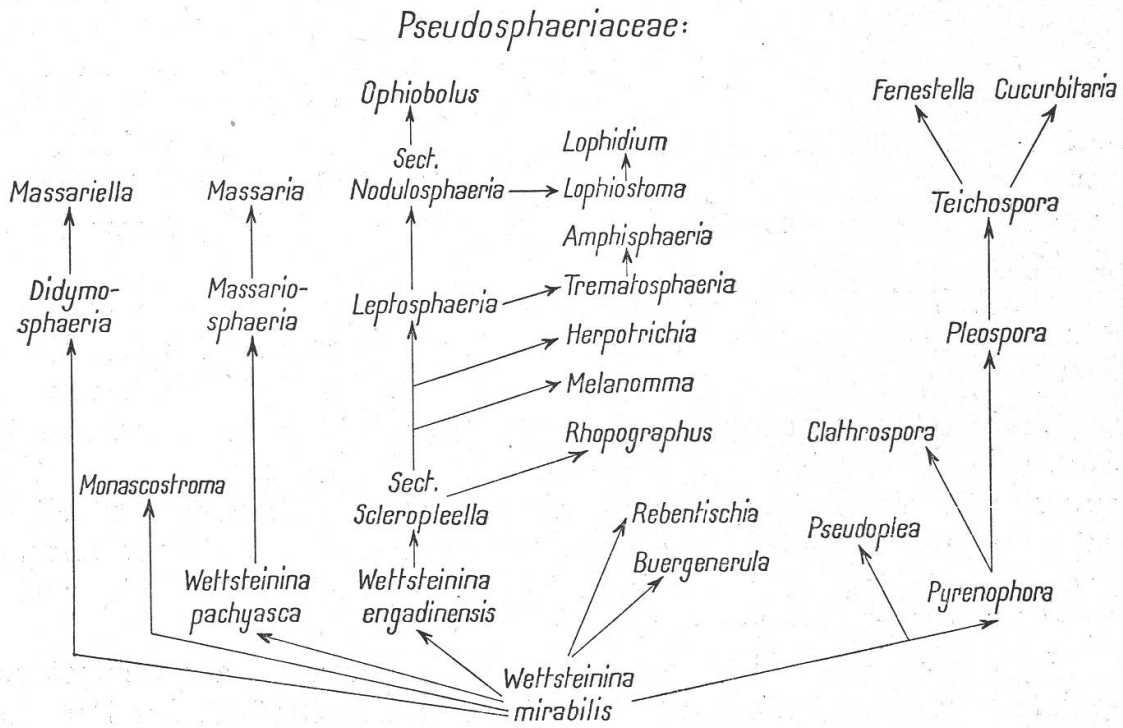

Abbildung 39*b*
Stammtafel der Pseudosphaeriales (Fortsetzung)

und werden endlich fadenförmig. Sie sind hyalin oder gefärbt; mauerförmig geteilte Sporen scheinen aber immer mehr oder weniger gefärbt zu werden. »

Zur übersichtlichen Darstellung unserer Auffassung über die Entwicklungsgeschichte der untersuchten Formen wollen wir diese stammbaumartig miteinander verbinden. Es ist uns daran gelegen, darauf hinzuweisen, daß wir damit auf keinen Fall die unmittelbare Abstammung der abgeleiteten Formen von den angeführten primitiven behaupten wollen. Die erwähnten Beispiele sollen vielmehr als Typen für die jeweils erreichte Entwicklungshöhe gelten, und die Verbindungslinien sollen die Richtung ihrer Weiterentwicklung andeuten. Wir sind uns bewußt, daß

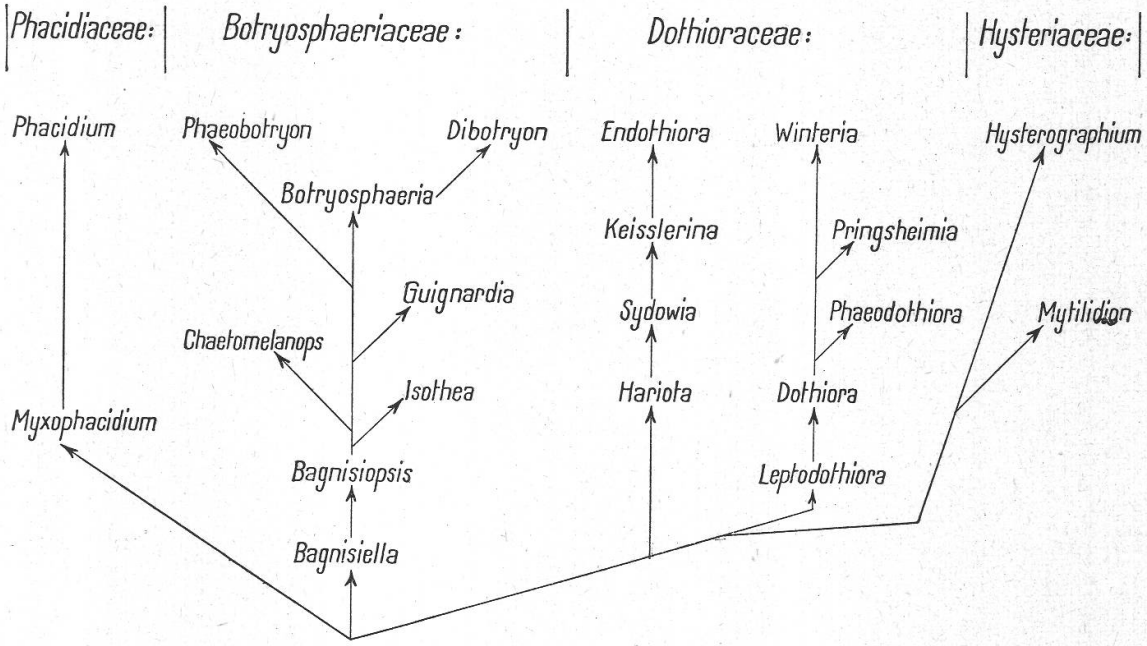

Abbildung 40
Stammtafel der Dothiorales

im Laufe der Entwicklung viele Formen verschwunden sind, die hier nicht, wie teilweise wenigstens bei andern Lebewesen, als Fossilien rekonstruierbar sind. Auch sind viele vielleicht als Zwischenglieder sehr wichtige Formen uns nicht bekannt geworden. In Wirklichkeit würde der Stammbaum viel komplizierter aussehen und noch mehr in die Breite wachsen; denn was wir jeweils in einer Linie darstellen, ist eigentlich ein ganzer Schwarm mehr oder weniger parallel gerichteter Linien.

B. Die Dothiorareihe

Die Formen, die sich von *Bagnisiella-Dothiora*-ähnlichen Pilzen ableiten lassen und die wir in der Reihe der *Dothiorales* zusammenfassen, sind folgendermaßen zu charakterisieren :

« Die mehr oder weniger deutlich prosenchymatisch aufgebauten

Stromata entwickeln sich im Substrat eingesenkt; sie sind krusten-, scheiben- oder pustelförmig, oft langgestreckt, oft auch zylinderrund, seltener fast kugelig. Sie enthalten eine flach ausgebreitete Fruchtschicht, die sich in einzelne Lokuli unterteilen kann, welche sich wiederum aus dem Basalstroma herausdifferenzieren und diesem endlich mehr oder weniger frei aufsitzen können. Die Fruchtschicht wird durch Wegbröckeln oder Aufreißen der oft ziemlich stark ausgebildeten, meist flachen Deckschicht weit entblößt. (Auch Formen mit kleinen, perithecienähnlichen Stromata öffnen sich zuletzt ziemlich weit, im Gegensatz zu den *Pseudosphaeriales,* die meist nur einen kleinen Porus ausbilden.)

Die einem flachen (bei *Pringsheimia* säulenförmigen) Fruchtboden entspringenden Asci sind keulenförmig, im obersten Drittel am breitesten und nach unten in einen meist deutlichen Stiel verschmälert.

Die Sporen bleiben häufig einzellig und sind eiförmig oder rhombisch; seltener sind sie unregelmäßig (und unkonstant) mit Quer- und Längswänden unterteilt. Sie bleiben häufig hyalin (auch die mauerförmig septierten) oder sind nur schwach gefärbt. »

C. Die Myriangiales

Sie sind sowohl von den *Pseudosphaeriales* wie auch von den *Dothiorales* dadurch zu unterscheiden, daß bei ihnen der Lokulus bei der Reife von einem dikariontischen Gewebe erfüllt ist, in dem die Asci unregelmäßig verteilt und einzeln eingebettet liegen.

In den nachfolgenden Ausführungen sei versucht, die von uns besprochenen und ihre verwandten Formen in ein System zu ordnen. Wir betrachten dieses nicht als endgültig, sondern mehr als Diskussionsbeitrag. Die Pilze, die N a n n f e l d t (1932) im Stamm der *Ascoloculares* zusammengefaßt hat, wären danach folgendermaßen einzureihen :

I. Reihe: *Myriangiales* (im obigen Sinne).
II. Reihe: *Pseudosphaeriales* s. str.
1. Familie: *Pseudosphaeriaceen.*
Gattungen: *Wettsteinina, Monascostroma, Pyrenophora, Pleospora, Pseudoplea, Clathrospora, Teichospora, Fenestella, Cucurbitaria, Leptosphaeria, Ophiobolus, Rhopographus, Herpotrichia, Melanomma, Trematosphaeria, Amphisphaeria, Lophiostoma, Lophidium, Massaria, Didymosphaeria, Massariella, Buergenerula, Rebentischia.*
2. Familie: *Mycosphaerellaceen.*
Gattungen: *Mycosphaerella, Phaeosphaerella, Sphaerulina* (*Diplosphaerella* Grove), *Didymella.*
3. Familie: *Dothideaceen.*
Gattungen: *Scirrhia, Dothidella (Systremma), Euryachora, Platychora, Omphalospora.*
4. Familie: *Venturiaceen.*
Gattungen: *Venturia, Stigmatea, Coleroa, Atopospora, Gibbera, Dothidotthia, Metacoleroa, Trichodothella, Xenomeris, Phaeocryptopus, Lasiobotrys.*

III. Reihe: *Dothiorales.*

1. Familie: *Botryosphaeriaceen.*
   Gattungen: *Bagnisiella, Botryosphaeria, Isothea, Dibotryon, Phaeobotryon, Guignardia, Chaetomelanops, Discosphaerina, Pyreniella.*
2. Familie: *Dothioraceen.*
   Gattungen: *Leptodothiora, Hariota, Keisslerina, Sydowia, Dothiora, Winteria, Phaeodothiora, Pringsheimia.*
3. Familie: *Hysteriaceen.*
   Gattungen: *Hysterographium* (*Glonium* Mühlbg., *Gloniella* Sacc., *Gloniopsis* de Not., *Hysterium* Tode), *Mytilidion* (*Hysterocarina* Zogg).
4. Familie: *Phacidiaceen.*
   Gattungen: *Myxophacidium, Phacidium.*

IV. Reihe: *Asterinales.*

1. Familie: *Microthyriaceen.*
2. Familie: *Asterinaceen.*
3. Familie: *Meliolaceen.*
4. Familie: *Capnodiaceen.*
5. Familie: *Parodiellinaceen* u. a., z. B. *Dimeriaceen.*

V. Reihe: *Erysiphales.*

VI. Reihe: *Tuberales.*

Die drei zuletzt angeführten Reihen sind im vorangehenden Teil nicht besprochen. Trotzdem wir von diesen nur sehr wenige Arten untersuchen konnten, wollen wir noch kurz darauf eingehen :

Die *Asterinales* umfassen epiphytisch wachsende Formen. Ihre Fruchtkörper liegen diskusförmig dem Substrate auf, oft sind sie auch kugelig oder unregelmäßig säulig. Typisch sind sie asterinoid, ihre Stromadecke ist mehr oder weniger radiär aufgebaut. Viele Formen zeichnen sich durch ein oberflächliches, hyphopodiales Myzel aus.

Die *Asterinales* müssen von den *Pseudosphaeriales,* zum Beispiel von den *Mycosphaerellaceen, Dothideaceen, Venturiaceen* und wahrscheinlich auch den *Pseudosphaeriaceen* hergeleitet werden, welche zum epiphytischen Wachstum übergegangen sind. Daher stellen die *Asterinales,* die wir vorläufig vor allem nach ihrem oberflächlichen Wachstum definieren müssen, keine einheitliche Entwicklungsreihe dar, stehen aber miteinander mehr oder weniger im gleichen Verwandtschaftsverhältnis wie die höhern *Pseudosphaeriales.*

Als Übergangsformen von den *Mycosphaerellaceen* zum Beispiel kommen Gattungen wie *Schizothyrium* Desm. oder *Microthyriella* v. H. in Frage. Diese haben schildförmige, oberflächlich wachsende, aber (noch) nicht radiär gebaute Fruchtkörper. Die Fruchtschicht ist im wesentlichen gleich gebaut wie bei *Mycosphaerella minor* oder bei *Euryachora thoracella.* Radiär gebaut ist dann der Fruchtkörper bei der Gattung *Microthyrium* Desm.

Bei Gattungen der *Parodiellinaceen,* bzw. *Dimerieen* wie *Parodiopsis*

Maubl., *Dimeriella* Speg., *Dimerium* Sacc. et Syd. und *Dimerina* Theiß. ist die Fruchtschicht gleich gebaut wie bei den *Venturiaceen*, nur daß sich hier die Fruchtkörper von Anfang an oberflächlich entwickeln und ein oberflächliches Myzel ausbilden.

Die Fruchtkörper der *Meliolaceen* müssen als sekundär kugelig angesehen werden, da diese Formen nach dem Bau der Fruchtschicht als weit abgeleitet und reduziert angesehen werden müssen. Die Gattung *Amazonia* Theiß. zum Beispiel vermittelt einen schönen Übergang von den *Asterineen* zu *Meliola* Fr.

Die *Erysiphales* und die *Tuberales* müssen direkt bei höhern *Plectascineen* angeschlossen werden. Für die erstern zum Beispiel kommen Formen in Betracht, wie sie durch die Gattung *Thielavia* Zopf repräsentiert werden. Ihre Stellung ist aber ziemlich isoliert.

Bei den hypogäischen *Tuberales* erfolgt die Entwicklung der Fruchtschicht im wesentlichen gleich wie bei den *Dothiorales*. Diese Formen wurden bis in die neueste Zeit von den operculaten *Discomyceten* abgeleitet, was nicht richtig sein kann.

Nannfeldt (1932) glaubt, daß seine « *Ascoloculares* » einen einheitlichen Stamm darstellen, der mit den sogenannten «*Ascohymeniales*» nichts zu tun habe und mit diesen Formen in keinem weiteren verwandtschaftlichen Verhältnis stehe. Dieser Ansicht vermögen wir uns nicht anzuschließen. Wir glauben vielmehr, zwischen den beiden Stämmen zahlreiche Übergangsformen gefunden zu haben. Einige Beispiele sollen dies illustrieren :

Die *Phacidiaceen* stellen ohne Zweifel einen Übergang von den *Dothioraceen* zu einem Teil der *Discomyceten* dar, bei welchen Nannfeldt sie auch noch untergebracht hat. Als nächstfolgende Formen können Vertreter der Gattung *Rhytisma* Fries und *Coccomyces* de Not. in Frage kommen. Bei ihnen reißen die paraphysoiden Fasern wie auch bei vielen *Phacidium*arten schon sehr früh von der Stromadecke los und erscheinen dann als echte Paraphysen.

Vertreter des Verwandtschaftskreises, den Gattungen wie *Phyllachora* Fckl. und *Polystigma* D. C. darstellen, sind von höheren *Botryosphaeriaceen* herzuleiten (zum Beispiel *Pyreniella, Guignardia* oder *Isothea*); als Übergangsformen kommen Vertreter der Gattung *Glomerella* Schrenk et Spauld. in Frage.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Gattung *Leptosphaeria* (siehe oben). Ihre höchsten Vertreter haben, wie wir ausführlich berichtet haben, ihren Stromacharakter vollständig verloren; die Perithecienwand ist oft mehrschichtig, und die vorgebildete, oft verlängerte Mündung ist mit Periphysen ausgekleidet. Derartige Formen, die vor allem auch in der Gattung *Ophiobolus* dokumentiert werden, müßten nach dem Nannfeldtschen System zu den *Ascohymeniales* gehören.

Zum Abschluß seien zusammenfassend noch kurz einige Gesichtspunkte hervorgehoben, die sich aus unsern Untersuchungen ergeben haben und nach welchen wir bei der systematischen Einteilung der Formen vorgegangen sind :

1. Ein natürliches *Ascomycetens*ystem kann sich nur nach der geschlechtlichen Phase und den daraus resultierenden Fruktifikationsorganen richten. Diese Pilze sind daher nach dem Bau der Fruchtschicht und nach Ascus und Spore zu beurteilen.
2. Die Form der Asci ist für bestimmte Gruppen charakteristisch. Dem Bau der Asci, der bisher oft stark vernachlässigt wurde, muß in Zukunft ein viel größeres Gewicht beigelegt werden.
3. Die Sporen zeigen mit der Höherentwicklung oft die Tendenz zu einer starken Unterteilung (Septierung). Doch für viele Gruppen ist die Zellenzahl der Sporen ein konstantes Merkmal, zum Beispiel für die nahe miteinander verwandten Familien der *Mycosphaerellaceen, Dothideaceen* und *Venturiaceen* (und viele *Asterinales*). Sie zeichnen sich durch zweizellige Sporen aus; anderseits bleiben diese bei den *Botryosphaeriaceen* und *Phacidiaceen* bis zu den höchsten Formen einzellig.
4. Die Sporenfarbe ist oft für bestimmte Gruppen charakteristisch (zum Beispiel *Venturiaceen*). Im ganzen ist sie aber ein sehr unzuverlässiges Merkmal, da die Sporen im Laufe der Entwicklung anfangs oft hyalin sind und sich erst relativ sehr spät färben. Auch ist zwischen hyalin und gefärbt oft schwer eine Grenze zu ziehen. Die Sporenfarbe allein rechtfertigt es meist nicht, Gattungen voneinander abzutrennen (zum Beispiel *Leptosphaeria-Metasphaeria* Sacc.).
5. Merkmale des vegetativen Entwicklungsteiles (Anlage, Größe, Bau der Fruchtkörper) dürfen in der systematischen Mykologie nur so weit berücksichtigt werden, als sie direkt mit dem sexuellen Teil zusammenhängen. Die Pilze entwickeln sich als Saprophyten oder Parasiten auf ihnen zusagenden Wirtssubstraten. Dabei sind sie oft gezwungen, ihre Wuchsform an die morphologischen Verhältnisse der Wirte anzugleichen. Holzbewohnende Formen zum Beispiel bilden ihren Vegetationsteil daher anders aus als verwandte Formen auf Stengeln und Blättern.

Summary

In the foregoing treatise we have tried to exhibit our opinion of the phylogenetic development of the *pseudosphaerial* fungis. In doing so we have taken into consideration the following points :

1. Within these fungis there are only few researches about ontogenetic development. Therefore our results can only be founded on the morphological characteristics.

2. A natural system of *Ascomycetes* has to be based mainly on the sexual phase and its resulting fructifications. These fungis therefore are to critisise by virtue of the ascus, of the ascospores and of there development in the fruitbody.

3. Characteristics of the vegetative parts (e.g. building, size and shape of the fruitbody) we only have considered so far as they have any connection with the sexual phase. These fungis often develop on plants as saprophytes or parasites. Often they are forced to grow in assimilation to their substrates. Characteristics which only are influenced in this way, are no use for a phylogenetic system.

Based on these points we propose within the "*Ascoloculares*" the following (provisional) classification :

I. *Myriangiales.*
II. *Pseudosphaeriales*
Pseudosphaeriaceae, Mycosphaerellaceae, Dothideaceae, Venturiaceae.
III. *Dothiorales*
Botryosphaeriaceae, Dothioraceae, Hysteriaceae, Phacidiaceae.
IV. *Asterinales.*
V. *Erysiphales.*
VI. *Tuberales.*

Only the first three divisions have been treatet in detail.

During our researches we have found the necessity of the following new combinations :

1. *Wettsteinina eucarpa* (Karsten) comb. nov. (Syn. *Sphaerella eucarpa* Karsten).
2. *Pleospora pileata* (Volkart) comb. nov. (Syn. *Pyrenophora pileata* Volkart).
3. *Gibbera andromedae* (Rehm) comb. nov. (Syn. *Trichosphaeria andromedae* Rehm).
4. *Venturia macularis* (Fr.) comb. nov. (Syn. *Sphaeria macularis* Fries).

Also we have been forced to give the following new name : *Gibbera pseudotthia* nov. nom. (Syn. *Pseudotthia vaccinii* P. Henn.).

Verzeichnis der untersuchten Pilze

Amphisphaeria latericolis (Fr.) Winter auf dürrem Holz. Zürich-Wiedikon, Mai 1949, leg. H. Kienast.

Atopospora betulina (Fr.) Petr. auf *Betula* spec. Kt. Grbd. Filisur, 8.9.1940, leg. M. Burkhardt-Zwicky. Herb. ETH.

Botryosphaeria Berengeriana de Not. auf *Prunus* spec. Kt. Tessin, Ascona, 13.4.1937, leg. H. Schmid. Herb. ETH.

Buergenerula thalictri (Niessl) E. Müller auf *Thalictrum aquilegifolium* L. Kt. Grbd. Lüsai, 5.7.1949, leg. E. Müller.

Clathrospora elynae Rbh. auf *Luzula spadicea* (All.) Lam. et DC. Kt. Grbd. Bergün, Raveis-ch, 22.7.1949, leg. E. Müller.

Coleroa chaetomium (Kze.) Rbh. auf *Rubus idaeus* L. Kt. Bern. Bäriswil bei Hindelbank, 28.9.1927, leg. S. Blumer. Herb. ETH.

Cucurbitaria berberidis (Pers.) Gray auf *Berberis vulgaris* L. Kt. Zürich. Wädenswil, 15.3.1950, leg. E. Müller.

Dibotryon morbosum (Schw.) Th. et Syd. auf *Prunus* spec. U. S. A. — N. Dak. Beaver Lake. VII.1909, leg. J. F. Brusdie, Herb. ETH.

Didymella eupyrena Sacc. auf *Urtica dioeca* L. Kt. Zürich. Zollikon, Rumensee, 10.4.1949, leg. E. Müller.

— *pinodes* (Berk. et Bl.) Petr. auf *Pisum sativum* L. Canada. Ont. Hyde Park, August 1912, leg. J. Dearness. Herb. ETH.

— *vincetoxici* Sacc. auf *Vincetoxicum officinale* Mönch. Kt. Grbd. Bergün, 27.7.1949, leg. E. Müller.

Didymosphaeria anomala (E. et E.) Sacc. auf *Urtica dioeca* L. Kt. Grbd. Bergün, Tuors davant, 26.7.1949, leg. E. Müller.

— *brunneola* Niessl auf *Salix caprea* L. Mährisch-Weißkirchen. Okober 1925, leg. F. Petrak. Herb. ETH.

Discosphaerina euganea (Sacc.) v. H. auf *Coronilla minima* L. Kt. Wallis. Hügel des untern Pfynwaldes bei Siders, 25.5.1947, leg. W. Koch.

Dothidella insculpta (Wallr.) Th. et Syd. auf *Clematis vitalba* L. Kt. Zürich. Zollikon, Rumensee, 19.12.1949, leg. E. Müller.

— *ribesia* (Pers.) Th. et Syd. auf *Ribes alpinum* L. Kt. Grbd. Bergün, Chaclavuot, 21.7.1949, leg. E. Müller.

Dothiora sorbi (Wahlenbg.) Rehm auf *Sorbus aucuparia,* Sternberg/Mähren. Mai 1927, leg. J. Piskor. Herb. ETH.

Fenestella macrospora Fuckel auf *Carpinus betulus* L. Sternberg/Mähren. Juli 1925, leg. J. Piskor. Herb. ETH.

— *princeps* Tul. auf *Alnus viridis* (Chaix) DC. Kt. Grbd. Filisur, Muchetta, Plan, grond., 3.8.1949, leg. E. Müller.

Gibbera andromedae (Rehm) comb. nov. auf *Andromeda Polifolia* L. Kt. Zürich. Robenhausen, 25.6.1892, leg. F. v. Tavel. Herb. ETH sub Coleroa.

— *salisburgensis* Nießl auf *Erica carnea* L. Typus! Rbh.-Winter. Fungi europ. Nr. 3550.

— *vaccinii* (Sow.) Fr. auf *Vaccinium Vitis-idaea* L. Böhmen, Luditz. Mai 1913, leg. R. Styrpan. Herb. ETH.

Herpotrichia nigra Hart. auf *Picea excelsa* (Lam.) Link. Kt. Tessin. Valle Morobbia, 20.6.1936, leg. E. Gäumann und W. Koch. Herb. ETH.

Hysterographium fraxini (Pers.) de Not. auf *Fraxinus excelsior* L. Kt. Zürich. Wädenswil, 15.3.1950, leg. E. Müller.

Isothea rhytismoides (Bab.) Fr. auf *Dryas octopetala* L. Kt. Grbd. Filisur, Muchetta, 3.8.1949, leg. E. Müller.

Keisslerina moravica Petr. auf *Evonimus europaeus* L. Sternberg/Mähren. April 1935, leg. J. Piskor. Herb. ETH.

Lasiobotrys lonicerae Kze. auf *Lonicera coerulea* L. Kt. Grbd. Lü, 5.7.1949, leg. E. Müller.

Leptosphaeria clavata Guyot auf *Triticum vulgare* L. Kt. Zürich. Affoltern, 28.3. 1949, leg. E. Müller.

— *derasa* (B. et Br.) Auersw. auf *Senecio alpinus* L. Kt. Glarus. Filzbach, Alp Platten, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *epilobii* E. Müller auf *Epilobium Fleischeri* (Hochst.) Schinz und Thellung. Kt. Grbd. Bergün, Val Tuors, 23.7.1949, leg. E. Müller.

— *grandispora* Sacc. auf *Deschampsia caespitosa* (L.) Pal. Kt. Grbd. Lü, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *megalospora* Niessl auf *Sambucus ebolus* L. Kt. Thurgau. Fähnern, 25.7.1893, leg. H. Wegelin. Herb. ETH.

— *modesta* (Desm.) Auersw. auf *Solidago virga-aurea* L. Kt. Grbd. Fetan, 16.7.1949, leg. E. Müller.

— *Niessleana* Rbh. auf *Lathyrus heterophyllus* L. Kt. Grbd. Fetan, 16.7.1949, leg. E. Müller.

— *Nitschkei* Rehm auf *Senecio nemorensis* L. Kt. Glarus. Mollis, mittlere Fronalp, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *nigrans* (Desm.) Ces. et de Not. auf *Deschampsia caespitosa* (L.) Pal. Kt. Glarus. Mollis, untere Fronalp, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *personata* Niessl auf *Phragmites communis* Trin. Kt. Thurgau. Halingertobel/Frauenfeld, Oktober 1896, leg. H. Wegelin. Herb. ETH.

— *phaeospora* E. Müller auf *Artemisia campestris* L. Kt. Wallis. Findelen, 10.9.1895, leg. H. Wegelin. Herb. ETH.

— *salebricola* S. B. R. auf *Stellaria graminis* L. Kt. Bern. Stauffenmoos bei Unterlangenegg, Juni 1923, leg. S. Blumer. Herb. ETH.

— *Sowerbyi* (Fckl.) Sacc. auf *Scirpus lacustris* L. Kt. Zürich. Au am Zürichsee, 18.5.1894, leg. F. v. Tavel. Herb. ETH.

Lophidium compressum (Pers.) Sacc. auf *Rosa* spec. Kt. Grbd. Fetan, 16.7.1949, leg. E. Müller.

Lophiostoma collinum Speg. auf dürrem Gras. Kt. Glarus. Mollis, obere Fronalp, 5.6.1949, leg. E. Müller.

Massaria argus (Berk. et Br.) Fresen auf *Betula* spec. Kt. Zürich. Zollikon, 10.4.1949, leg. E. Müller.

Massariella vibratilis (Fckl.) Sacc. auf *Prunus domestica* L. Kt. Zürich. Glattfelden, 15.5.1949, leg. E. Müller.

Melanomma pulvis — pyrius (Pers.) Winter auf *Sambucus nigra* L. Kt. Grbd. Bergün, 29.7.1949, leg. E. Müller.

Metacoleroa Dickiei (B. et Br.) Petr. auf *Linnaea borealis* L. Kt. Grbd. Bergün, Preda, 9.8.1946, leg. S. Blumer. Herb. ETH.

Monascostroma innumerosa (Desm.) v. H. auf *Juncus conglomeratus* L. Holland, Utrecht, Bilthoven, 5.3.1950, leg. A. v. Arx.

Mycosphaerella berberidis (Auersw.) Lindau auf *Berberis vulgaris* L. Kt. Solothurn. Oberbuchsiten, leg. A. v. Arx.

— *cruciferarum* (Fr.) Lindau, *Alliaria officinalis* L. Mähren, Brünn, leg. G. v. Niessl. Herb. ETH.

— *martagonis* v. Arx auf *Lilium martagon* L. Kt. Zürich. Leimbach, 14.4.1948, leg. A. v. Arx.

— *minor* Karsten auf *Epilobium angustifolium* L. Kt. Glarus. Mollis, obere Fronalp, 6.6.1948, leg. E. Müller.

— *primulae* (Awd. et Heufl.) v. Arx auf *Primula Auricula* L. Kt. Glarus. Filzbach, Alp Platten, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *punctiformis* (Pers.) Schröter auf *Quercus robur* L. Kt. Solothurn. Niederbuchsiten, leg. A. v. Arx.

— *recutita* (Fr.) Joh. auf *Calamagrostis varia* (Schrader) Host. Kt. Grbd. Bergün, Val Tuors, 30.7.1949, leg. E. Müller.

— *rubella* (Niessl) Lindau auf *Angelica silvestris* L. Kt. Solothurn. Niederbuchsiten, leg. A. v. Arx.

— *Laureolae* (Desm.) Lindau auf *Daphne Laureola* L. Kt. Solothurn. Born bei Olten, leg. A. v. Arx.

— *superflua* (Awd.) Petr. auf *Urtica dioeca* L. Kt. Glarus, Braunwald, Gummen, 22.7.1949, leg. A. v. Arx.

— *Tassiana* (de Not.) Joh. auf *Allium Schoenoprasum* L. Kt. Glarus. Mollis, obere Fronalp, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *Killiani* Petr. auf *Trifolium alpinum* L. Kt. Grbd. Bergün, Plaz-bi, 2.8.1949, leg. E. Müller.

Omphalospora melanea (Fr.) v. H. auf *Phaca alpina* L. Kt. Grbd. Bergün, Tuors davant, 30.7.1949, leg. E. Müller.

— *himanita* (Pers.) Th. et Syd. auf *Siler trilobum* L. Pfaffstätten bei Baden, Niederdonau. Mai 1940, leg. F. Petrak.

Ophiobolus acuminatus (Sow.) Duby auf *Cirsium erysithales* (Jacq.) Scop. Kt. Grbd. Cierfs, 4.7.1949, leg. E. Müller.

— *cirsii* (Karst.) Sacc. auf *Cirsium arvense* L. Kt. Zürich. Affoltern/ZH, Reckenholz, 16.5.1949, leg. E. Müller.

Phacidium pyrolae Karsten auf *Pyrola rotundifolia* L. Kt. Zürich. Affoltern, Katzensee, 29.9.1948, leg. A. v. Arx, det. F. Petrak, in Gesellschaft der zugehörigen Nebenfruchtform: *Centhospora pyrolae* (Karsten) v. Höhnel.

Phaeobotryon visci (Katch.) v. H. auf *Viscum album* L. Mährisch-Weißkirchen. März 1925, leg. F. Petrak. Herb. ETH.

Phaeocryptopus Gaeumanni (Rhode) Petr. auf *Pseudotsuga Douglasia,* Holland, Drente, 17.6.1949, leg. J. C. Went.

Phaeosphaerella ephedrae (Hollos) Petr. auf *Ephedra helvetica* C. A. Meyer. Kt. Wallis. Sitten, leg. H. C. Schellenberg. Herb. ETH.

Platychora ulmi (Link) Petr. auf *Ulmus campestris* L. Lausitz, Hetobern, leg. R. Holla. Rbh. Herb. myc., Nr. 658.

Pleospora pileata (Volkart) comb. nov. auf *Phyteuma hemisphaericum* L. Kt. Grbd. Bergün, Raveis-ch, 22.7.1949, leg. E. Müller.

— spec. auf *Moeringia ciliata* L. Kt. Grbd. Bergün, Val Plaz-bi, 30.7.1949, leg. E. Müller.

— *lecanora* (Fabre) Rehm auf *Astragalus glycyphyllus* L. Kt. Grbd. Fetan, 16.7. 1949, leg. E. Müller.

— *eximia* Rehm auf *Humulus Lupulus* L. Kt. Grbd. Fetan, 19.7.1949, leg. E. Müller.

Pringsheimia sepincola (Fr.) v. H. auf *Rosa* spec. Kt. Zürich. Zollikon, 20.3.1949, leg. E. Müller.

Pseudoplea trifolii (Rostr.) Petr. auf *Trifolium pratense* L. Kt. Waadt. Montagny, 28.6.1923, leg. D. Cruchet, in Herb. Cruchet.

Pyreniella festucae (Lib.) Theissen auf *Poa* spec. Kt. Schwyz. Muotatal, Weg nach Stoos, 2.2.1949, leg. E. Müller.

Pyrenophora phaeocomes Fr. auf *Calamagrostis varia* (Schrader) Host. Kt. Grbd. Trimmis, Fürstenalp, leg. A. Volkart.

— *trichostoma* (Fr.) Sacc. auf *Triticum vulgare* L. Kt. Zürich. Affoltern/ZH, Reckenholz, 28.3.1949, leg. E. Müller.

Rebentischia unicaudata (B. et Br.) Sacc. auf *Clematis vitalba* L. Kt. Zürich. Küsnacht, 13.3.1949, leg. E. Müller.

Rhopographus pteridis (Sow.) Winter auf *Pteris aqualina* L. Kt. Zürich. Zürichberg, März 1880, leg. G. Winter. Kunze F. sel., 583.

Scirrhia agrostis (Fckl.) Winter auf *Agrostis alba* L. Kt. Solothurn. Oberbuchsiten, Dünnernbord, 4.4.1946, leg. A. v. Arx.

— *rimosa* (Alb. et Schw.) Fckl. auf *Phragmites communis* Trin. Kt. Zürich. Gattikerweiher, 22.6.1938, leg. H. Zogg.

Sphaerulina myriadea (DC.) Sacc. *Quercus robur* L. Kt. Bern. Langenthal, 15.5.1948, leg. A. v. Arx.

Stigmatea robertiani Fr. auf *Geranium Robertianum* L. Kt. Zürich. Uetliberg, 10.9.1949, leg. E. Müller.

Teichospora ignavis Karsten auf *Salix* spec. Kt. Grbd. Bergün, Val Plaz-bi, 7.8.1949, leg. E. Müller.

Trematosphaeria megalospora Fckl. auf dürrem Holz. Kt. Zürich. Affoltern, Katzensee, 23.4.1949, leg. E. Müller.

Trichodothella Blumeri Petr. auf *Globularia cordifolia* L. Kt. Grbd. Nationalpark, Val Plavna, 6.8.1942, leg. S. Blumer.

Venturia atriseda Rehm auf *Gentiana lutea* L. Kt. Glarus. Mollis, obere Fronalp, 5.6.1949, leg. E. Müller.

— *inaequalis* (Cke.) Winter auf *Pirus malus* L. Kt. Zürich. Wädenswil, 20.3.1950, leg. E. Müller.

— *rumicis* (Desm.) Winter auf *Rumex alpinus* L. Kt. Grbd. Bergün, Val Tuors, 22.7.1949, leg. E. Müller.

Wettsteinina engadinensis E. Müller auf *Aster alpinus* L. Kt. Grbd. Bergün, Val Plaz-bi, 30.7.1949, leg. E. Müller.

— *eucarpa* (Karsten) comb. nov. auf *Polygonum viviparum* L. Kt. Wallis. Fionnay, 17.7.1949, leg. H. Kobel.

— *mirabilis* (Niessl) v. H. auf *Vincetoxicum officinale* Mönch. Kt. Grbd. Bergün, 27.7.1949, leg. E. Müller.

— *pachyasca* (Niessl) Petr. auf *Primula Auricula* L. Kt. St. Gallen. Speergebiet. Alp Oberbütz, 22.6.1949, leg. E. Müller.

Winteria subcoerulescens (Nyl) Rehm auf *Pinus sylvester* L. Niederösterr. Sonntagsberg, März 1897, leg. P. Straßer.

Literaturverzeichnis

Arnaud, G., 1925. Ann. sc. nat. Bot., 10e sér., **7**, 643—723.

v. Arx, J. A., 1949. Sydowia, **3**, 28—100.

Blumer, S., 1946. Ergebnisse wissensch. Untersuchungen Schweiz. Nationalpark. Neue Folge, **2**, Heft 14.

Gäumann, E., 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze. Fischer, Jena.

— 1940. Ztschr. f. Bot., **35**, 433—513.

— 1949. Die Pilze. Birkhäuser, Basel.

v. Höhnel, F., 1907. Sitz.ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **116**. Bd., Abt. I, Nrn. 128 und 163.

— 1909. Sitz.ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **118**. Bd., Abt. I, 275—452.

— 1918. Ber. deutsch. bot. Ges., **36**, 135—140.

— 1920. Ann. myc., **18**, 71—97.

Klebahn, H., 1918. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten. Borntrager, Berlin.

Miller, J. H., 1938. Mycologia, **10**, 158—181.

Müller, E., 1950. Sydowia, **4** (im Druck).

Nannfeldt, J. A., 1932. Nova acta soc. sc. Uppsaliensis, Ser. 4, **8**.

Petrak, F., 1922. Ann. myc., **20**, 300—302.

— 1923. Ann. myc., **21**, 1—69.

— 1924. Ann. myc., **22**, 109—116 und 130—132.

— 1927. Ann. myc., **25**, 204—207 und 330—337.

— 1929. Ann. myc., **27**, 345—346.

— 1938. Ann. myc., **36**, 9—26.

— 1940. Ann. myc., **38**, 248—251.

— 1947. Sydowia, **1**, 55—60 und 169—201.

— 1948. Sydowia, **2**, 68—71 und 80—82.

Rehm, H., 1896. Ascomyceten III in Rabenhorsts Kryptogamenflora.

Rhode, T., 1937. Mitt. a. Forstwirtsch. und Forstwissenschaft, 1—28.

Shear, C. L., 1948. Mycologia, **40**, 748—759.

Sydow, H., 1923. Ann. myc., **21**, 170—174.

Terrier, Ch. A., 1942. Beitr. Krypt.flora d. Schweiz, **9**, 2. Heft, 1—99.

Theissen, F., 1916. Ann. myc., **14**, 297—340 und 401—439.

— 1916. Verh. zool. bot. Ges. Wien, **66**, 296—400.

— und Sydow, H., 1915. Ann. myc., **13**, 149—746.

— — 1917. Ann. myc., **15**, 389—491.

Weese, J., 1919. Ber. deutsch. bot. Ges., **37**, 83—96.

Wehmeyer, L. E., 1946. Lloydia, **9**, 203—240.

Winter, G., 1887. Ascomyceten II, in Rabenhorsts Kryptogamenflora.

Wolf, F. A., 1935. Mycologia, **27**, 58—73.

Zogg, H., 1943. Phytopathol. Ztschr., **14**, 310—384.