

Prom. Nr. 2720

B.

Diss ETH

Untersuchungen
über die Ascomyceten-Gattung
Dothidea Fr.

VON DER

EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN
HOCHSCHULE IN ZÜRICH

ZUR ERLANGUNG

DER WÜRDE EINES DOKTORS
DER NATURWISSENSCHAFTEN

GENEHMIGTE

PROMOTIONSARBEIT

VORGELEGT VON

WOLFGANG LOEFFLER

DEUTSCHER STAATSANGEHÖRIGER

Referent: Herr Prof. Dr. E. Gäumann

Korreferent: Herr Prof. Dr. A. Frey-Wyssling



1957

Druck von A. W. Hayn's Erben, Berlin West

Veröffentlicht in „Phytopathologische Zeitschrift“ Band 30, Heft 4 (1957), S. 349—386

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

Aus dem Institut für spezielle Botanik
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

Direktor: Prof. Dr. E. Gäumann

Untersuchungen über die Ascomyceten-Gattung *Dothidea* Fr.

Von

WOLFGANG LOEFFLER

Mit 8 Abbildungen

Inhalt: A. Allgemeines. 1. Einleitung. 2. Geschichtlicher Überblick. — B. Die Arten der Gattung *Dothidea* Fr. — I. Einzelbesprechungen. 1. *Dothidea sambuci* Fr. 2. *D. puccinioides* Fr. 3. *D. Muelleri* n. sp. 4. *D. ribesia* Fr. 5. *D. mezerei* Fr. 6. *D. berberidis* (Wahl.) De Not. 7. *D. insculpta* Wallr. 8. *D. hippophaeos* (Pass.) Fuck. — II. Schlüssel zum Bestimmen der *Dothidea*-Arten. — C. *Dothidea* Fr. als Gattung. 1. Nomenklatorische Probleme. 2. Morphologie. 3. Zytologie. 4. Ökologie. 5. Kulturversuche. 6. Gattungscharakteristik. 7. Systematische Stellung von *Dothidea* Fr. — Zusammenfassung. — Literaturverzeichnis.

A. Allgemeines

1. Einleitung

Als alte Ascomycetengattung hat *Dothidea* Fr. während der fast hundertvierzig Jahre ihres Bestehens vielerlei Wandlungen erfahren. Sie war nach heutiger Auffassung von Beginn an bis gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts eine Sammelgattung. Bereits um 1850 wurde jedoch versucht, sie eindeutig zu charakterisieren (DE NOTARIS — TULASNE — FÜCKEL). Obwohl das für jene Zeit glänzend gelang, gingen die Ergebnisse in einer Periode formal betriebener Systematik unter. Die oft entgegengesetzten Veränderungen wirken auf den ersten Blick fast verwirrend.

Unter dem Namen *Dothidea* Fr. und seinen jüngeren Synonymen wurden insgesamt mehr als sechshundert Pilze beschrieben. Viele davon sind aber mit den typischen Arten überhaupt nicht näher verwandt. Das geht aus Arbeiten zahlreicher Mykologen (z. B. VON HÖHNEL, THEISSEN, SYDOW, SHEAR, ARNAUD, PETRAK, GÄUMANN, MILLER, MÜLLER, LUTTRELL) hervor. Die Mehrzahl der Species wurde daraufhin in andere, oft neue Genera und meist auch in andere Familien übertragen.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf solche Ascomyceten, deren Zugehörigkeit zu *Dothidea* Fr. oder ihren engstverwandten Gattungen unangefochten blieb. Diese Gruppe erschien aber immer noch in zweifacher Hinsicht problematisch. Die wiederholte Beschreibung identischer oder sehr ähnlicher Formen unter jeweils neuen Epitheta deutete darauf hin, daß die Artgrenzen keineswegs festlagen. Ferner war zweifelhaft, ob sich die seinerzeit von SACCARDO (1883) durchgeführte Aufteilung in zwei Gattungen nach gefärbten (*Dothidea* Fr.) oder ungefärbten Ascosporen (*Plowrightia* Sacc.) rechtfertigen lasse. Die betreffenden Arten sind auch zu *Systemma* Th. et Syd. bzw. zu *Dothidella* auct. non Speg. gestellt worden.

Ziel dieser Arbeit ist, die Gattung *Dothidea* Fr. und ihre Arten klar zu umschreiben. Das erschien auch deshalb wünschenswert, weil mit dem Namen *Dothidea* weitere systematische Begriffe (*Dothideaceae*, *Dothideales*, dothideoides Stroma, dothideale Entwicklung u. a.) gebildet worden sind.

In die Untersuchungen sollten möglichst viele Gesichtspunkte einbezogen werden, wie Morphologie einschließlich Nebenfruchtformen, Reinkulturen, Geschichte und Nomenklatur. Das war möglich, weil im hiesigen Institut reichlich Herbarmaterial und eine gut eingerichtete Bibliothek vorhanden sind und zusätzlich das Bayerische Staatsmuseum in München zahlreiche Pilzkollektionen zur Verfügung stellte¹⁾. Außerdem bestand Gelegenheit, lebendes Material in verschiedenen Gebieten der Schweiz und angrenzender Länder zu sammeln. Die eigenen Kollektionen werden in den botanischen Sammlungen der E. T. H. aufbewahrt.

Dem Präsidenten des Schweizerischen Schulrats, Herrn Professor Dr. H. PALLMANN, Herrn Professor Dr. E. GÄUMANN und seinen Mitarbeitern, unter ihnen vor allem Herrn Dr. E. MÜLLER, sowie dem Stiftungsrat der MARTHA-SELVE-GERDTZEN-Stiftung möchte ich hier meinen Dank für vielfältige Anregungen und großzügig gewährte Hilfe wiederholen.

2. Geschichtlicher Überblick

Der Gattungsname *Dothidea* wurde von FRIES (1818) eingeführt, der ihn zunächst für fünf Pilzformen benutzte, die aber heute zu anderen Genera gestellt werden. Nicht jenes Frühwerk von FRIES, sondern erst sein „Systema mycologicum“ (1821 bis 1832 b) ist nämlich als Ausgangsstellung für die Nomenklatur der Ascomyceten anerkannt. Doch auch die 1823 dort gegebene Diagnose ist mehrdeutig, und unter *Dothidea* sind 54 Arten aufgezählt; die ersten und letzten davon faßte FRIES vermutlich als Übergangsformen zu benachbarten Genera auf. Andere Systematiker jener Zeit wie SCHLECHTENDAL (1824), CHEVALLIER (1826), DUBY (1830), WALLROTH (1833) und RABENHORST (1844) übernahmen die Gattung etwa in FRIES' Sinne. Allerdings räumten sie dem zweiten Subgenus („Tribus“ *Erumpentes* — FRIES, 1823) und darin vier FRIESSchen *Dothidea*-Arten (*ribesia*, *sambuci*, *pucinioides*, *mezerei*) allgemein einen repräsentativen Platz ein. Ähnlich verfuhr FRIES (1828 b).

¹⁾ Besten Dank Herrn Direktor Dr. MERXMÜLLER und Herrn Dr. POELT!

DE NOTARIS (1841; 1849) begann, die Gattung nach mikroskopischen Befunden zu revidieren. Er beschrieb ausführlich *Dothidea ribesia* Fr., auch *D. sambuci* Fr. und — neu für die Gattung — *Dothidea berberidis* (Wahl.) De Not. Diesem Vorgehen stimmte FRIES (1849) zu. — C. R. und L. TULASNE (1863) setzten die Untersuchungen im gleichen Sinne fort. Ihre Ergebnisse übernahm FÜCKEL (1869) und nannte die Gattung „*Dothidea* Tul.“, wofür wir heute schreiben würden „*Dothidea* Fr. sensu Tul.“. Somit hatte sich von der Gattung im Laufe der Zeit eine bestimmte Auffassung durchgesetzt, und *Dothidea ribesia* Fr., die damals bestbekannte Art, hätte als Gattungstypus gelten können.

SACCARDO (1883) durchkreuzte jedoch diese klare und heute sinnvoll erscheinende Konzeption, indem er sporologische Merkmale als gattungstrennend in fast alle Verwandtschaftskreise der Ascomyceten einführte. So teilte er auch *Dothidea* auf und nannte deren hyalinsporige Arten *Plowrightia* Sacc. (Typus: *Dothidea ribesia* Fr.); für die gefärbtsporigen behielt er den FRIESSchen Gattungsnamen bei und betrachtete *Dothidea sambuci* Fr. als Typus. Dieser Trennung widersetzten sich WINTER (1887), ELLIS und EVERHART (1892), JACZEWSKI (1895) und andere. Doch war bei der Gelegenheit wenigstens eine endgültige Typuswahl getroffen, der auch die eben genannten Systematiker folgten, indem sie jeweils als erste Art unter dem Gattungsnamen (zu jener Zeit = Typus!) *Dothidea sambuci* Fr. verzeichneten.

Auch in der vorliegenden Arbeit wird *Dothidea* Fr. als gültige Gattung aufgefaßt, zu der *Dothidea sambuci* Fr. als Typusart und weitere sieben Species gehören, darunter die typischen Vertreter von *Plowrightia* Sacc. Das soll in den folgenden Abschnitten begründet werden.

Allerdings entwickelte sich der *Dothidea*-Begriff nicht so geradlinig, wie das nunmehr erscheinen könnte. Neben *Dothidea* Fr. entstanden neue Gattungen, so die kaum abweichende *Plowrightia* Sacc., die mit dieser verwechselte *Dothidella* Speg., sowie die mit ersterer identische *Systemma* Th. et Syd. Die mit jeder von ihnen verbundenen Mißverständnisse komplizierten auch das *Dothidea*-Problem.

Andererseits konnten gelegentlich solcher Umstellungen und dank gründlichen, weiteren Einzeluntersuchungen viele Arten als nicht zugehörig erkannt werden. Infolgedessen ließen sich an Hand der Literatur die für die vorliegende Arbeit ursprünglich zu berücksichtigenden mehr als sechshundert Namen auf einen Bruchteil reduzieren.

Die Bedeutung des Namens *Dothidea* für pilzsystematische Arbeiten überschreitet den Rahmen einer Gattung. NITSCHKE (in FÜCKEL, 1869) faßte nämlich Ascomyceten, denen Perithezien mit eigenen Wänden fehlen, als selbständige, neue Familie auf — und *Dothidea* Fr. ist deren Typusgattung. Die *Dothideaceae* enthielten ursprünglich unter ihren neun Genera jedoch auch *Polystigma* D. C. und *Phyllachora* Nke., welche mit *Dothidea* Fr. überhaupt nicht näher verwandt sind. Das bemerkten weder SACCARDO (1883), der die *Dothideaceae* erweiterte, noch LINDAU (1897), der auf dieser einzigen Familie eine Unterordnung begründete — die *Dothideales* —, noch

VON HÖHNEL (1909), der dazu die *Myriangiaceae* und die *Pseudosphaeriaceae* stellte — seither werden die *Dothideales* als Ordnung (Reihe) betrachtet; es entging auch THEISSEN und SYDOW (1915), als sie die *Dothideales* monographisch bearbeiteten. Das um *Dothidea* Fr. herum aufgebaute System blieb also zunächst rein künstlich. Erst PETRAK (1924), ORTON (1924) und MILLER (1928) fanden den Unterschied zwischen den eigentlichen *Dothideales* (um *Dothidea* Fr.) und dem *Phyllachora*-Entwicklungstypus. Das veranlaßte NANNFELDT (1932), Namen und Begriff der *Dothideales* zu verwerfen und durch *Pseudosphaeriales* Th. et Syd. zu ersetzen. Darin ist ihm unter anderen GÄUMANN (1949) gefolgt. Neuerdings (z. B. LUTTRELL, 1951 b; 1955) werden die *Dothideales* mit anderer Umschreibung wieder diskutiert.

Überdies diene der Name *Dothidea* zur Bildung systematischer Begriffe wie „dothideoides Stroma“ (THEISSEN und SYDOW, 1915), „Dothithecium“ (VON HÖHNEL, 1917), „dothideale Entwicklung“ oder sogar „dothideoide Konidienträger“ (PETRAK, 1924). Wie die Taxa, auf die sie sich bezogen, wechselten diese Begriffe oft ihre Inhalte. Nach der Monographie von THEISSEN und SYDOW, 1915) dürfte es heute überhaupt keine *Dothidea* mehr geben, die sich auch nur mit einem der Ausdrücke charakterisieren ließe.

B. Die Arten der Gattung *Dothidea* Fr.

Die hier zu besprechenden acht Arten sind, wie schon erwähnt, unter dem Gattungsnamen *Dothidea* Fr. vereinigt worden, was systematisch und nomenklatorisch im folgenden Abschnitt (C) ausführlich begründet wird. Die zunächst einzeln dargestellten Arten (I) werden am Schluß dieses Abschnitts einander gegenübergestellt (II, Schlüssel zum Bestimmen der *Dothidea*-Arten).

Die beigefügten Angaben über die geographische Verbreitung stützen sich insbesondere auf Publikationen von BÄUMLER (1891), BERKELEY (1860), BUBÁK und KABÁK (1915), DE CANDOLLE (1815), COOKE (1871), ELLIS und EVERHART (1892), FRIES (1823; 1849), FÜCKEL (1869; 1873); HRUBY (1929), LIND (1913), PETRAK (1920; 1922 a; 1922 b; 1923 b; 1925; 1931; 1936; 1947 b), ROUPPERT (1912), SACCARDO (1878; 1883; 1915), SACCARDO und CAVARA (1900), SYDOW (1909; 1936), SYDOW, MITTER und TANDON (1937), SYDOW und PETRAK (1922), VLEUGEL (1911), WALLROTH (1833), WORONOW (1910), WRÓBLEWSKI (1922; 1925) sowie auf Kollektionen von *Dothidea mezerei* Fr. (Anatolien, Ak-dagh, 18. 6. 1889, leg. J. BORNMÜLLER), von *Dothidea berberidis* (Wahl.) De Not (auf *Berberis cretica* L., Kreta, 21. 5. 1942, leg. K.-H. RECHINGER; auf *Berberis spec.*, Pakistan, 6. 10. 1955, leg. S. AHMAD; weitere Proben aus Pakistan), von *Dothidea hippophaeos* (Pass.) Fuck. [PASSERINI in Erb. critt. ital. Nr. 98 (1868); Rabh.-Winter, F. eur. Nr. 3560 (1886); Kt. St. Gallen, bei Bad Ragaz, 24. 10. 1956, leg. L.; Kt. Wallis, bei Evolène, 19. 8. 1956, leg. S. BLUMER; bei Leuk, 2. 11. 1956, leg. L.].

Keine Vorkommen von *Dothidea* Fr. (nach dem in dieser Arbeit vertretenen Umfang) weisen aus: SPEGAZZINI'S Publikationen aus Südamerika — soweit zugänglich — zwischen 1879 und 1926; COOKE (1892) für Australien und DOIDGE (1950) für Südafrika.

I. EINZELBESPRECHUNGEN

1. *Dothidea sambuci* Fr.

Dothidea sambuci Fr. hat als Gattungstypus zu gelten (vgl. S. 351 und S. 367). Das für sie bisweilen benutzte ältere Epitheton *natans* Tode ist un-

gültig. Wenn auch die Species auf *Sambucus*-Arten gut bekannt ist, so bestand doch bisher keine Gewißheit über den Artwert morphologisch ähnlicher oder identischer Formen auf anderen Nährpflanzen. Die früher häufig durch eigene Namen zum Ausdruck gebrachte Meinung, daß derartige Vorkommen als selbständige systematische Einheiten aufgefaßt werden müßten, wurde nie bewiesen.

Zur Klärung konnten viele Herbarproben mit eigenen Kollektionen und außerdem Reinkulturen miteinander verglichen werden. Die getroffene Entscheidung gründet sich auf folgende Tatsachen:

1. Beim Sammeln fiel auf, daß öfter fast alle unmittelbar benachbarten, strauchartig wachsenden Laubgehölze Stromata trugen, die ihrem Bau nach der *Dothidea sambuci* entsprachen. So waren an einem bestimmten Fundort (Kt. Graubünden, Filisur, 2. 9. und 24. 10. 1956) außer *Sambucus nigra* L. und *S. racemosa* L. auch *Lonicera xylosteum* L., *Viburnum lantana* L., *Corylus avellana* L. und Stockausschläge von *Acer pseudoplatanus* L. befallen. PETRAK (1925) gab weitere Nährpflanzen an: *Cotoneaster horizontalis* Decne., *Cydonia japonica* Pers., *Kerria japonica* D. C., *Rhodotypus kerrioides* Sieb. et Zucc., *Genista tinctoria* L. und Stocktriebe von *Fraxinus excelsior* L. SYDOW, MITTER und TANDON (1937) fanden den Pilz in Indien auf *Berberis lycium* Royle. Weitere Nährpflanzen (Belege: Botanische Sammlungen der E. T. H.) gehören zu den Gattungen *Acer*, *Coronilla*, *Evonymus*, *Ligustrum*, *Morus*, *Periploca*, *Viburnum* u. a. Doch weder das gemeinsame Vorkommen, noch die große Zahl der Herkünfte von verschiedenen Nährpflanzen genügen als Beweis für ihre Identität, weil alle Vertreter der Gattung *Dothidea* stenök sind und in ihren Ansprüchen an die Standorte etwa übereinstimmen (vgl. S. 375), also auf jeweils engumgrenzten Flächen und dort auch gemeinsam gedeihen.

2. Reinkulturen der Herkünfte von fünf verschiedenen Nährpflanzen und aus verschiedenen Gebieten (vom Typuswirt *Sambucus nigra* L. aus Zürich, von *Sambucus racemosa* L., von *Acer pseudoplatanus* L. und *Lonicera xylosteum* L. aus Graubünden und von *Frangula alnus* Mill. aus dem Tessin) stimmten bis in die kleinsten Details überein (vgl. S. 378).

Trotzdem wäre noch möglich, daß in der Natur bestimmte Substrate von gewissen Biotypen bevorzugt besiedelt werden.

3. In Kulturen auf verschiedenartigen Zweigen wuchs ein Stamm von *Dothidea sambuci* in überall gleicher Weise bis zur Ausbildung von Stromata (vgl. S. 377).

Daraus wird geschlossen, daß es innerhalb der Species zur Besiedlung der verschiedenartigen Substrate keiner zusätzlichen Fähigkeiten (Biotypen) bedarf.

In der Vergangenheit wurden jedoch von *Dothidea sambuci* Fr. angeblich abweichende Arten, Varietäten usw. bisweilen nicht allein durch ihre Nährpflanzen, sondern außerdem durch Unterschiede in den Maßen der Ascosporen oder der Stromata charakterisiert.

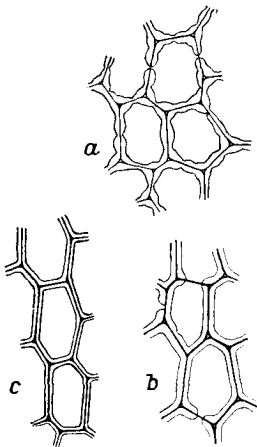
4. *Dothidea sambuci* Fr. ist in den Sporenmaßen an sich sehr variabel. Die Angaben in der Beschreibung beziehen sich auf reifes Material (Sporen noch in Asci eingeschlossen; sie wurden bei Stichproben, zum Teil aus dem gleichen Stroma, selbsttätig ausgeschleudert und keimten). Die früher als unterscheidend aufgefaßten Maße liegen sämtlich im Rahmen der Variabilität und rechtfertigen somit keine systematische Abtrennung. Darüber hinaus ist vor der Keimung der Sporen noch eine beträchtliche Zunahme ihres Volumens (bis zum Zehnfachen) möglich. Dieser Vorgang ist teilweise irreversibel und spielt sich bis zu einem gewissen Grade auch im Innern unbeschädigter Asci ab.

5. Form und Größe der Stromata täuschen Unterschiede ebenfalls nur vor. Es zeigte sich nämlich, daß die Ausprägung dieser Merkmale allein von den äußeren Bedingungen abhängt und besonders von solchen, die mit dem Substrat gegeben sind. Nicht einmal *Dothidea*-Arten lassen sich danach unterscheiden (vgl. S. 362), viel weniger Varietäten oder Formen.

All diese Tatsachen charakterisieren *Dothidea sambuci* als eine omnivore Art. Erbliche Unterschiede, die eine Aufteilung in niederere systematische Einheiten rechtfertigen könnten, ließen sich nicht finden. Hingegen treten ökologisch bedingte Modifikationen mit sehr weiten Grenzen auf.

Daraus ergibt sich eine Anzahl von Synonymen, z. B. *Dothidea amorphae* Rabh., *D. forniculata* Oth., *D. frangulae* Fuck., *D. lonicerae* Cke. und andere; ferner müssen die verschiedenen beschriebenen Varietäten und Formen als typusgleich angesehen werden.

Auf Grund des untersuchten, sehr umfangreichen Materials war es möglich, ein weiteres Merkmal im feineren Stromabau zu finden. Es lassen sich nämlich innerhalb der Gattung *Dothidea* Fr. nach der Form der Zellwände im Innern junger Stromata drei allgemein verbreitete Typen unterscheiden (Abb. 1). Ein solcher Typus (a: wellig verdickte Wände mit Tüpfeln) kommt ausschließlich bei *Dothidea sambuci* Fr. vor, ein zweiter (b: parallel verdickte Wände mit Tüpfeln) nur bei *Dothidea puccinioides* Fr., während nach dem dritten Typus (c: dünnere Wände, höchstens mit Poren) alle übrigen Arten der Gattung ihre Zellmembranen ausbilden. Da sich diese Merkmale besonders gut in jungen Stromata feststellen lassen (bis zur Reife werden die Verdickungsschichten teilweise abgebaut), erlauben sie, unreife und sogar noch sterile Stromata eindeutig zu bestimmen.



Mit Hilfe dieses Merkmals konnte *Dothidea periclymeni* Fuck. nach dem in München vorhandenen Exemplar von F. rhen. Nr. 1006 (Syntypus) als identisch mit *Dothidea sambuci* Fr. erkannt werden. *Dothidea periclymeni* war wegen ihrer „hyalinen“ (unreifen!) Sporen von SACCARDO (1883) zu *Ploerwrightia* und von THEISSEN und SYDOW (1915) zu *Dothidella* gestellt worden.

Abb. 1. Zellwände im Innern junger Stromata von a) *Dothidea sambuci*, b) *D. puccinioides*, c) *D. ribesia*. Vergr. 650X

„Var. *viburni* Jaap“ zeigt in der untersuchten Kollektion F. sel. Nr. 613 des Staatsmuseums München auf Zweigen von *Viburnum lantana* L. ein Gemisch aus teilweise reifer *Dothidea sambuci* Fr. und meist schon leeren Stromata von *Dothidea puccinioides* Fr., deren häufig etwas größere und körnig erscheinende Sporen — möglicherweise kombiniert mit unreifer *Dothidea sambuci* — der Anlaß des Irrtums gewesen sein könnten. Außer dieser Nährpflanze dienen zahlreiche weitere *Caprifoliaceae*, *Papilionaceae* und sonstige Holzgewächse beiden Pilzen als Substrat.

Die Art ist also folgendermaßen darzustellen (vgl. Abb. 2 a und 4 a bis d):

Dothidea sambuci Fr.

Synonyme:

- [*Sphaeria sambuci* Pers. — Syn. F., 14 (1801)]
Dothidea sambuci Fr. — Syst. Myc. 2, 551 (1823)
 — var. *hederae* De Not. — Mem. Accad. Torino, Ser. II, 3, 65 (1841) (= Microm. ital. Dec. I Nr. 8)
 — var. *loniceræ* Ces. — Rabh.-Kl. Herb. myc. Nr. 1859 (1853)
 — var. *minor* Sacc. — Syll. F. 2, 639 (1883)
 — var. *moricola* Sacc. — Syll. F. 2, 639 (1883) — Erb. critt. ital. Nr. 784 et *Michelia* 1, 331 (1878) et F. ital. T. 212 (1878) sub „forma“
 — var. *venziana* Sacc. — Syll. F. 2, 639 (1883)
 — fa. *alnicola* Jacz. — Bull. Soc. Myc. Fr. 11, 173 (1895)
 — fa. *angustata* Wint. — Rabh. Kryptogamenfl. 12, 909 (1887)
 — fa. *cornicola* Jacz. — Bull. Soc. Myc. Fr. 11, 173 (1895)
 — fa. *Coronillae emerii* Jacz. — l. c.
 — fa. *frangulae* Jacz. — l. c. p. 172
 — fa. *gleditschiae* Rehm — Ascomyc. Nr. 1027 (1891)
 — fa. *Gleditschiae triacanthi* Sacc. — Myc. Ven. Nr. 1357 (1878)
 — fa. *ilicis* Jacz. — Bull. Soc. Myc. Fr. 11, 173 (1895)
 — fa. *lantanae* Jacz. — l. c. p. 172
 — fa. *loniceræ* Jacz. — l. c. p. 173
 — fa. *Lonicerae caprifolii* Sacc. — Myc. Ven. Nr. 1356 (1878)
 — fa. *Robiniae pseudacaciae* Sacc. — l. c. Nr. 1355 (1878)
Dothidea alnicola Otth ex Jacz. pro syn. — Bull. Soc. Myc. Fr. 11, 173 (1895)
Dothidea amorphae Rabh. — Hedwigia 12, 140 (1873)
Systremma amorphae Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 335 (1915)
Dothidea cornicola Otth ex Jacz. pro syn. — Bull. Soc. Myc. Fr. 11, 173 (1895)
Coryneum Coronillae emerii Schleich. ex Jacz. pro syn. — l. c.
Dothidea forniculata Otth — Mitth. naturforsch. Ges. Bern 102 (1870)
Dothidea frangulae Fuck. — Symb. Myc., 222 (1869)
Systremma frangulae Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 335 (1915)
Dothidea lantanae Otth ex Jacz. pro syn. — Bull. Soc. Myc. Fr. 11, 172 (1895)
Dothidea loniceræ Cke. — Grevillea 13, 66 (1885)
Systremma loniceræ Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 333 (1915)
 [*Sphaeria natans* Tode — F. Meckl. 2, 27 (1791)]
Dothidea natans Zahlbr. — Krypt. exs. Nr. 967 (1904)
 — var. *viburni* Jaap — F. sel. Nr. 613 (1917)
 — fa. *sambuci* Rehm — Ann. Myc. 6, 521 (1908)
Systremma natans Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 330 (1915)
 — var. *viburni* Jaap — Ann. Myc. 15, 104 (1917)
Dothidea periclymeni Fuck. — Symb. Myc., 223 (1869)
Plowrightia periclymeni Sacc. — Syll. F. 2, 637 (1883)
Dothidella periclymeni Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 311 (1915)

Othia pteleae Rabh. — F. eur. Nr. 1846 (1874)

Dothidea puccinioides Fr. fa. *bederae* Ces. — Rabh.-Kl. Herb. myc. ed. nova Nr. 67 (1855)

— fa. *mori* Ces. — l. c.

— fa. *sambuci* Ces. — l. c.

Dothidea venziana Sacc. — F. Ven. 5 Nr. 183 (1876) — F. ital. T. 215 (1878) sub „*Dothidea sambuci* Fr. * *D. Venziana* Sacc.“

Beschreibung:

Stromaform und -größe von der Beschaffenheit des Substrates abhängig. Stromata aus der Rinde hervorbrechend, meist 0,3 bis 2 mm lang, 0,3 bis 2 mm breit, 0,2 bis 1,5 mm hoch, in Aufsicht rundlich oder elliptisch, bisweilen zu zweien oder mehreren miteinander verwachsen. Eigentliches Stroma mit dick- und dunkelwandigen Basal- und Außenschichten und weniger intensiv bis nicht gefärbten Membranen im Innern, einem hyphigen, braunen Hypostroma mit der ganzen Grundfläche aufgewachsen. Loculi in bisweilen unregelmäßiger, peripherer Schicht im Stroma, mit je einer hystolytisch entstehenden Mündung, je 80 bis 100 μ breit (in beiden Schichtrichtungen) und 90 bis 120 μ hoch, am Grunde mit kleinzelligem, fast ebenschichtig ausgebreitetem (ascogenem) Pseudoparenchym, in welches die Asci mit ihren Füßen eingesenkt sind. Asci dick- und derbwandig (bitunicat), 90 bis 115 \times 10 bis 18 μ groß, in einen kurzen, breiten basalen Fuß etwas verschmälert, sonst zylindrisch, oben abgerundet, mit je 8 meist schrägweireihig gelagerten Sporen. Ascosporen zweizellig mit etwas größerer Oberzelle, am Septum eingeschnürt, braun, 16 bis 34 \times 7 bis 11 μ groß.

Nährpflanzen (des Typus): *Sambucus nigra* L., (weitere): fast alle Laubgehölze. Auf abgestorbenen Zweigen.

Verbreitung: Europa (Skandinavien bis Balkanhalbinsel — Italien; britische Inseln bis Ostpolen), Asien (Kaukasus, Himalaya-Südrand, für China unsicher, Japan), Nordamerika.

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

2. *Dothidea puccinioides* Fr.

Für *Dothidea puccinioides* Fr. liegen die Verhältnisse in mancher Hinsicht ähnlich wie bei der eben besprochenen Typusart. Auch sie ist omnivor und hat gefärbte Ascosporen. Morphologisch können die beiden Arten jedoch nicht verwechselt werden. Die Asci von *Dothidea puccinioides* enthalten höchstens je vier Sporen. Die Loculi sind in der Regel breiter als hoch und haben am Grunde je ein deutliches Basalpolster, auf dem die zahlreichen Asci stehen (Abb. 2 b). Dieser Unterschied steht vermutlich mit der Entwicklung des Ascogons in Zusammenhang, die bei *Dothidea puccinioides* in anderer Weise als bei allen übrigen Arten verläuft (vgl. S. 375).

Die Identität aller zu dieser Art gerechneten Herkünfte lag zunächst wegen der vollkommenen morphologischen Übereinstimmung nahe (nach Herbarmaterial von *Dothidea puccinioides* Fr., *D. artemisiae* Berk., *D. baccharidis* Cke., *D. collecta* Ell. et Ev., *D. coluteae* B. et C., *D. tetraspora* B. et Br., sowie nach eigenen Kollektionen). Eine teilweise Synonymie ist auch bereits früher (z. B. bei ELLIS und EVERHART, 1892) angegeben worden.

Massenbefall verschiedenartiger Laubgehölze an einer Fundstelle (Monte San Salvatore, Kt. Tessin, Lugano, 31. 10. 1956) sowie die Identität der Reinkulturen (vgl. S. 377) bewiesen schließlich, daß zwischen den morphologisch übereinstimmenden Vorkommen nicht weiter differenziert werden darf.

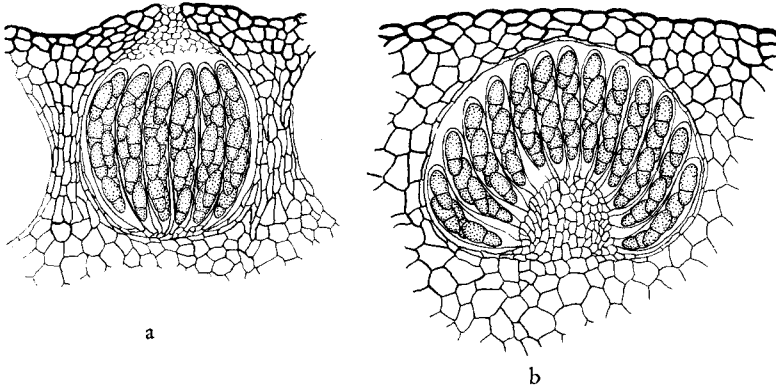


Abb. 2. Loculi der Hauptfruchtformen von a) *Dothidea sambuci*, b) *D. puccinioides*. Vergr. 250 ×

Die Zellen im Innern junger Stromata haben sehr dicke Wände (Abb. 1 b). Dieses Merkmal weist ebenfalls auf die Identität der verschiedenen Herkünfte hin und erlaubt andererseits eine Unterscheidung von *Dothidea sambuci* und allen übrigen Arten der Gattung.

Unter den zahlreichen bekannten Nährpflanzen der *Dothidea puccinioides* finden sich außer der des Typus, *Buxus sempervirens* L., unter anderem: *Artemisia*, *Baccharis*, *Bignonia*, *Clematis*, *Cytisus*, *Daphne*, *Evonymus*, *Fraxinus*, *Genista*, *Gleditschia*, *Iva*, *Laburnum*, *Lespedeza*, *Lonicera*, *Maclura*, *Morus*, *Prunus*, *Quercus*, *Sida*, *Solidago*, *Sorbus* und *Ulex*.

Nach LUTTRELL (1951 a) kann der (dort *Dothidea collecta* genannte) Pilz seinen ganzen Entwicklungszyklus rein saprophytisch durchlaufen.

Von den Synonymen der Species erscheint „var. *citricola* Sacc.“ unsicher.

Dothidea puccinioides Fr.

Synonyme:

- [*Sphaeria puccinioides* D. C. — Fl. fr. 6, 118 (1815)]
- Dothidea puccinioides* Fr. — Syst. Myc. 2, 551 (1823)
- var. *ramealis* Thuem. — Myc. univ. Nr. 1552 (1879)
- fa. *major* Fautrey — Rev. Myc. 15, 113 (1893)
- Systemma puccinioides* Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 331 (1915)
- Sphaeria artemisiae* Schw. — Syn. Am. bor. Nr. 1227
- Dothidea artemisiae* Berk. — Grevillea 4, 104 (1876)
- Nummularia artemisiae* Sacc. — Syll. F. 1, 401 (1882)
- Dothidella artemisiae* Ell. et Ev. — N. Am. Pyrenom., 609 (1892)
- Systemma artemisiae* Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 333 (1915)
- Dothidea baccharidis* Cke. — Grevillea 11, 108 (1883)
- Systemma baccharidis* Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 332 (1915)
- Sphaeria collecta* Schw. — Syn. Am. bor. Nr. 1271
- Dothidea collecta* Ell. et Ev. — N. Am. Pyrenom., 613 (1892)

- Dothidea crystallophora* B. et C. ex Thuem. — Myc. univ. Nr. 365 (1875)
Dothidea coluteae B. et Curt. — in BERKELEY: Grevillea 4, 104 (1876)
Dothidea tetraspora Berk. et Br. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 3, 3, 356—377 (1859)
 (= Not. Brit. F. Nr. 899)
 ? — var. *citricola* Sacc. — Philipp. Jour. Sci. Manila, P. I, 18, 600 (1921)
 — fa. *Cytisi nigricantis* Sacc. — Myc. Ven. Nr. 646 (1876)

Beschreibung:

Stromata aus der Rinde oder dem Blattgrundgewebe hervorbrechend; auf Blättern meist rundlich, Durchmesser um 1 mm, gelegentlich verwachsend; auf Zweigen von verschiedener Gestalt, der Beschaffenheit des Substrates angepaßt, bis zu 2×4 mm groß und oft bis zu über 1 cm großen Komplexen zusammenfließend. Hypostroma verflochten-hyphig, braun; eigentliches Stroma mit gefärbten, dicken Zellwänden im Innern und fast schwarzen, derben Membranen in den basalen und äußeren Schichten. Loculi in einer mehr oder weniger regelmäßigen, wenig unterhalb der Peripherie des Stromas ausgebreiteten Schicht, je 100 bis 200 μ breit, 90 bis 130 μ hoch, mit je einer lysigen, meist erst nach der Färbung der Ascosporen entstehenden Mündung und einem Basalpolster aus kleinen (ascogenen) Zellen am Grunde, worin die Asci mit ihren Füßen eingesenkt sind (also im Büschel stehen). Asci zahlreich, dick- und derbwandig (bitunicat), über einem deutlichen basalen Fuß etwas verschmälert und oben abgerundet, sonst zylindrisch, 45 bis 95×11 bis 15 μ , mit je vier oder weniger gelbbraun bis braun gefärbten Sporen, die oft körnig erscheinen, in der Mitte oder meist etwas darunter in der Regel septiert, am Septum meist etwas eingeschnürt sind und je 18 bis 34×8 bis 14 μ messen.

Nährpflanzen (des Typus): *Buxus sempervirens* L., (weitere): fast sämtliche Laubgehölze. Auf abgestorbenen Zweigen und daran haften gebliebenen Blättern.

Verbreitung: Europa (in den Subtropen fast ausschließlich im Gebirge), Nordamerika, Asien (Kaukasus, China ?).

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

3. *Dothidea Muelleri* n. sp.

Diagnose:

Schwarze, meist rundliche Stromata von 0,2 bis 1 mm Durchmesser und 0,15 bis 0,8 mm Höhe aus der Rinde abgestorbener Zweige hervorbrechend; je aus einem Hypostroma von verflochtenen, braunen Hyphen und einem eigentlichen, pseudoparenchymatischen Stroma bestehend, dessen Zellwände in den basalen und äußeren Schichten dick und schwarzbraun gefärbt, im Binnenstroma nach allmählichem Übergang dünner und weniger intensiv gefärbt sind. Loculi einige Zelllagen unterhalb der peripheren Stromakruste in manchmal unregelmäßiger Schicht, mit je einer lysigenen, das Stroma perforierenden Mündung und zahlreichen, etwa parallel stehenden Asci, die mit ihren Füßen einem kleinzelligen, ebenschichtigen oder schwach konvex gewölbten (ascogenen) Pseudoparenchym eingesenkt sind. Asci 75 bis 100×9 bis 11 μ groß, über dem deutlichen Fuß etwas verschmälert, oben abgerundet, sonst zylindrisch, dick- und derbwandig (bitunicat), mit je 8 schräg-ein-

reihig gelagerten Sporen. Ascosporen einzellig, farblos bis leicht grünlich, 14 bis $17,5 \times 4,5$ bis $7,5 \mu$ groß.

Stromata nigra, orbicularia, 0,2 ad 1 mm diam., 0,15 ad 0,8 mm alt., *erumpentia, ex hypostromate et parte fertili composita. Loculi numerosi, immersi peripherici, singulis poris praediti. Asci numerosi, \pm paralleli, 75 ad 100×9 ad 11 μ , cylindracei, crasse stipitati, bitunicati, octospori. Sporidia simplicia, hyalina, 14 ad $17,5 \times 4,5$ ad $7,5 \mu$.*

H a b. in ramulis emortuis *Daphnes striatae* Tratt.

T y p u s : Kt. Graubünden, Bernina-Paß, 23. 10. 1956.

Diese einzige bisher bekannte *Dothidea*-Art mit immer einzelligen Ascosporen widme ich Herrn Dr. E. MÜLLER, Konservator der botanischen Sammlungen der E. T. H.

Weitere Kollektionen:

- 1.* „in Vallstellina montibus“ (Norditalien, Veltlin). 1835. leg. U. A. VON SALIS.
- 2.* „Passo delle Scale, 1986 m“ (Norditalien, Veltlin). 20. 6. 1892. leg. Dr. ED. CORNAZ.
- 3.* „Cucal nair ob Cresta im Avers, auf der Plattner Alp, bei 2500 m“. 29. 7. 1895. leg. F. v. TAVEL.
4. Kt. Graubünden, Fürstenalp. 19. 7. 1900. leg. A. VOLKART.
5. Kt. Graubünden, Filisur: Botta di Uors. 7. 8. 1903. leg. A. VOLKART.
- 6.* „Heutal ob dem Berninatal“ (Kt. Graubünden). 25. 8. 1904. leg. M. RIKLI.
- 7.* „Gipfel des Jägglishorns ob St. Antönien im Prättigau. 2303 m (Kt. Graubünden). 28. 8. 1894. leg. Dr. TALLQUIST (Helsingfors) teste M. RIKLI.“
8. Kt. Graubünden, Bergün: Val Plaz-bi. 30. 7. 1949. leg. E. MÜLLER.
9. Kt. Graubünden, Albula-Paß: Weg von Fuorcla Crap alv. 15. 7. 1955. leg. E. MÜLLER.
10. Kt. Graubünden, Nationalpark: Plan dall Asen. 17. 9. 1955. leg. H. KERN.
11. Kt. Graubünden, Julierpaßhöhe. 12. 6. 1955. leg. E. MÜLLER.
12. Kt. Graubünden, nw. Julierpaß, ca. 2100 m ü. M. 29. 7. 1955. leg. L.
13. Kt. Graubünden, Oberhalbstein: Alp Flix, 1900 m ü. M. 20. 8. 1956. leg. H. HESS.
14. Kt. Graubünden, Bernina-Paß. 19. 7. 1956. leg. L.
15. Kt. Graubünden, ob Bergün: Ova da Raveis-ch. 27. 7. 1956. leg. E. MÜLLER.
16. Kt. Graubünden, ob Bergün: Val Salegt. 27. 7. 1956. leg. L.
17. Kt. Graubünden, Albula-Paß. 28. 7. 1956. leg. L.
18. Kt. Graubünden, Bernina-Paß (mit *Systremmopsis*). 23. 10. 1956. leg. L.

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

Da die Nährpflanze in den Gebirgen um und über 2000 m ü. M. wächst, wurde sie bzw. *Dothidea Muelleri* fast nur in den Sommermonaten gesammelt. Der Pilz ist dann meist überreif, doch finden sich stets noch Zweigchen, auf denen die Stromata Asci mit Sporen enthalten. Hauptreifezeit ist das (späte) Frühjahr.

Die Membranen der Stromazellen sind wie bei *Dothidea ribesia* (Abb. 1 c) gebaut und unterscheiden *Dothidea Muelleri* demnach nur von *Dothidea sambuci* und *D. puccinioides*.

Die einzelligen Sporen färben sich bisweilen außerhalb der Asci braun und erhalten bei der Keimung manchmal Septen.

Die mit * bezeichneten Kollektionen wurden dem Phanerogamen-Herbarium entnommen.

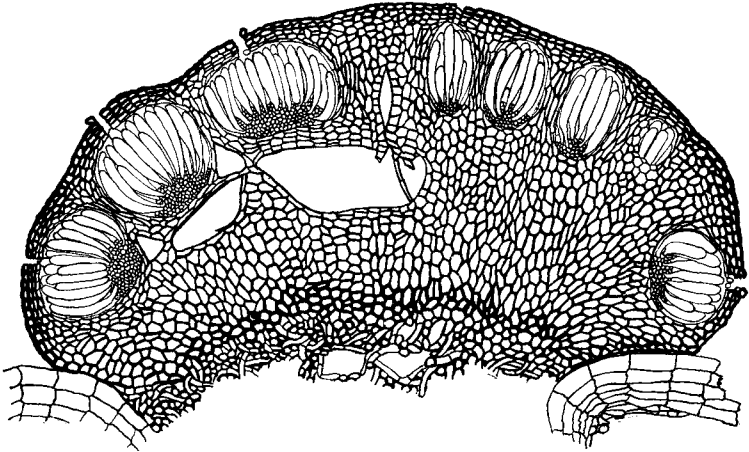


Abb. 3. Schnitt durch ein fruchtendes Stroma von *Dothidea Muelleri*.
Vergr. 125 ×

4. *Dothidea ribesia* Fr.

Dothidea ribesia Fr. galt ursprünglich als Species mit stets acht hyalinen, zweizelligen Sporen je Ascus. Tatsächlich sind so die meisten Vorkommen beschaffen. LIND (1913) gab jedoch 16 gefärbte Sporen je Ascus an, PETRAK (1919) beschrieb neben hyalin-zweizelligen vierzellige Sporen, ebenfalls gelegentlich zu 16 im Ascus, und fand später (SYDOW und PETRAK, 1922) auch ein- und dreizellige Sporen. In eigenen Kollektionen (z. B. Kt. Zürich, Witiikon, 22. 1. 1956) wurden Asci mit 4 und 8 zweizelligen, andere mit 8 oder 16 vier-, seltener drei- oder fünfzelligen Sporen festgestellt, und auch mehr als 16 Sporen je Ascus kamen vor.

Somit unterscheidet sich *Dothidea ribesia* Fr. von den bereits besprochenen Arten durch ihre in der Regel hyalinen, zwei- oder mehrzelligen Sporen, und von den noch zu beschreibenden Species mit stets acht zweizellig-hyalinen Sporen durch ihre Variabilität sowohl in der Sporenzahl je Ascus als auch in der Septenzahl je Spore. Von den stets hyalin-zweizellsporigen Arten ist also morphologisch nur die Species *Dothidea ribesia* Fr. als Ganzes unterscheidbar, einzelne (hyalin-zweizellsporige) Vorkommen sind es unter Umständen nicht. Trotzdem lassen sich alle Proben leicht identifizieren, denn der Pilz wächst nur auf *Ribes*-Arten, und diese werden von den morphologisch ähnlichen *Dothidea*-Species nicht befallen.

Die Reinkulturen aller Stämme von *Dothidea ribesia* zeigten ein durchaus einheitliches Bild (vgl. S. 377). Das kann als weiterer Hinweis dafür ausgelegt werden, daß es innerhalb der Species nur einen einzigen erkennbaren, erblich fixierten Typus gibt, der unter verschiedenen Bedingungen in verschiedenen Modifikationen, unter gleichen Bedingungen aber in gleichen Formen erscheint.

Dothidea ribesia ist ein schwacher, fakultativer Wundparasit (HOGGAN, 1927). Ein Stamm konnte auch — neben einem *Stemphylium* — aus lebenden Zweigen mit welken Blättern isoliert werden.

Dothidea ribesia Fr.

Synonyme:

- [*Sphaeria ribesia* Pers. — Syn. F., 14 (1801)]
Dothidea ribesia Fr. — Syst. Myc. 2, 550 (1823)
Stromatosphaeria ribesia Grev. — Fl. edin., 257 (1824)
Plowrightia ribesia Sacc. — Syll. F. 2, 635 (1883)
Dothidella ribesia Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 309 (1915)
Phragmodothella ribesia Petr. — Ann. Myc. 17, 62 (1919)
Dothidea irregularis Otth — Mitt. naturforsch. Ges. Bern 102 (1870)
Plowrightia irregularis Sacc. — Syll. F. 14, 680 (1899)

Beschreibung:

Stromata aus der Rinde älterer Zweige meist aus Querrissen, bei jüngeren Zweigen auch aus Längsrissen hervorbrechend, Durchmesser 0,3 bis 3 mm, Höhe 0,2 bis 1 mm, Form rundlich, quer- oder längsgestreckt. Hypostroma verflochten-hyphig, braun; darauf eigentliches Stroma als festgefügt Pseudoparenchym, Zellwände in den Grenzschichten dick und schwarzbraun, im Stromainnern nach allmählichem Übergang dünner und weniger intensiv gefärbt. Loculi in bisweilen unregelmäßiger Schicht unterhalb der Peripherie, mit etwa ebenschichtig ausgebreitetem, kleinzelligem (ascogenem) Pseudoparenchym am Grunde, in welches die in jedem Loculus zahlreichen, etwa parallel stehenden Asci mit ihren Füßen eingesenkt sind. Asci oben abgerundet, über dem basalen, kurzen Fuß etwas verschmälert, sonst zylindrisch, 70 bis 125 × 9 bis 14 μ groß, dick- und derbwandig (bitunicat), mit meist 8, selten 4 zweizellig-hyalinen oder 8, auch 16 (sehr selten mehr) vier-, gelegentlich drei- oder fünfzellig, quer septierten, hyalinen Sporen (in einem Fund 16 gefärbte Sporen je Ascus beschrieben!). Ascosporen 15 bis 35 × 4,5 bis 14 μ .

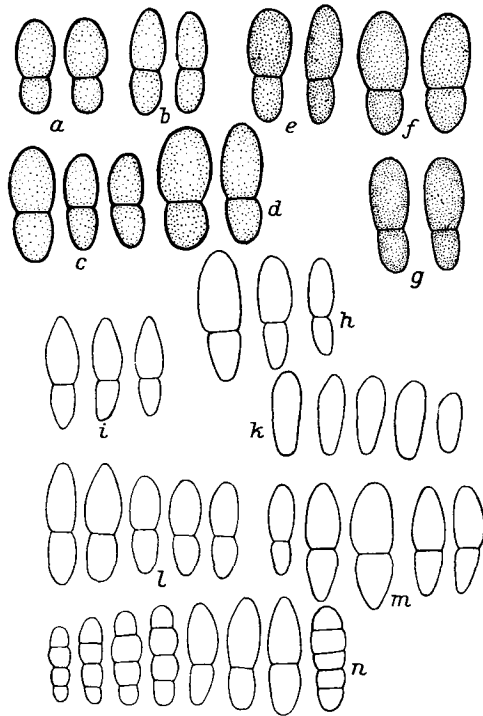


Abb. 4. Sporenformen in der Gattung *Dothidea*. a) bis d) *Dothidea samòncii* von a) *Periploca graeca*, b) *Coronilla emerus*, c) *Frangula alnus*, d) *Sambucus racemosa*, e) bis g) *Dothidea puccinioides* von e) *Buxus sempervirens*, f) *Evonymus europaeus*, g) *Coronilla emerus*, h) *Dothidea hippophæos*, i) *D. insculpta*, k) *D. Muellerei*, l) *D. mezerei*, m) *D. berberidis*, n) *D. ribesia*.

Vergr. etwa 650×

Nährpflanzen (des Typus): „*Ribes rubrum*“, (weitere): sämtliche Kulturformen der roten und schwarzen Johannisbeere, mitunter auch der Stachelbeere (*Ribes grossularia* L.), zahlreiche wildwachsende *Ribes*-Arten. Auf abgestorbenen Zweigen.

Verbreitung: Europa, Asien, Nordamerika.

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

5. *Dothidea mezerei* Fr.

Die Herkünfte mit stets zweizellig-hyalinen Sporen sind gemäß ihren Wirtsgattungen als vier Arten beschrieben: *Dothidea mezerei* Fr. (auf *Daphne*), *D. berberidis* (Wahl.) De Not. (auf *Berberis*), *D. insculpta* Wallr. (auf *Clematis*) und *D. hippophaëos* (Pass.) Fuck. (auf *Hippophaë*).

Morphologische Unterschiede sind nicht vorhanden, weder in den Sporen (Abb. 4), noch in anderen Teilen der Haupt- oder Nebenfruchtformen.

Da *Dothidea insculpta* durch „linienförmige“ Stromata ausgezeichnet sein soll — wogegen bei den bisher besprochenen Arten die Stromaform bedeutungslos war —, mußte der Wert dieses Merkmals nochmals überprüft werden.

In einigen Proben war gelegentlich das Substrat des Pilzes (Ranken von *Clematis*) anders als sonst beschaffen (z. B. durch Wunden verändert). Dann waren aber auch die Stromata nicht mehr als lange, schmale, in Längsrichtung teilweise verwachsene Gebilde ausgestaltet, sondern wie bei anderen *Dothidea*-Arten auch, also mehr oder weniger rund. Zufällig wurde *Dothidea puccinioides* (S. 356), die sonst große, breite und dicke Stromata bildet, auf *Clematis*-Ranken gefunden (Kt. Tessin, Locarno, 30. 10. 1956). Die Art ist hier äußerlich überhaupt nicht von *Dothidea insculpta* zu unterscheiden!

Bei jeder *Dothidea*-Art — und auch bei *Dothidea insculpta* — entstehen also die Stromata in der Form, die das Substrat, und nur dieses, bedingt. Der Pilz trägt lediglich durch eine einzige Eigenschaft bei: indem er (unter den gegebenen Bedingungen und an den vorbezeichneten Stellen) überhaupt Stromata bildet.

Damit sind die Möglichkeiten, die vier in Rede stehenden Arten morphologisch zu unterscheiden, erschöpft. Es erschien fraglich, ob es sich dabei überhaupt um verschiedene Pilze handelt.

Sie kommen an manchen Stellen gemeinsam vor (wie *Dothidea berberidis* und *D. hippophaëos* im Wallis bei Leuk, 2. 11. 1956). Andererseits wachsen auch deutlich verschiedene *Dothidea*-Arten benachbart (z. B. *Dothidea mezerei* und *D. Muellerei* im Val Salegt ob Bergün, Kt. Graubünden, 27. 7. 1956). Beobachtungen an den Fundorten können also allein diese Frage nicht entscheiden.

Jedoch erlauben die Reinkulturen, die Pilze je nach Herkunft von bestimmten Wirtsgattungen eindeutig zu differenzieren, wie dies im Bestimmungsschlüssel (S. 365) angegeben ist. Es liegen also vier spezialisierte Formen vor, die sich nicht nur durch ihre Wirte, sondern außerdem in Reinkultur unterscheiden.

Demgegenüber ist die Zuweisung eines systematischen Ranges eine reine Ermessensfrage. Sie wird hier in der Weise entschieden, daß die Einteilung in Species so beibehalten wird, wie sie bisher üblich war; die Pilze bleiben Arten. Dafür war noch eine andere Überlegung maßgebend. *Dothidea mezerei*, *D. Muelleri* und *D. ribesia* — drei Species — lassen sich nicht nach ihren Reinkulturen, dagegen mehr oder weniger deutlich nach den Sporenformen unterscheiden. Die hier besprochenen vier Arten zeigen zwar keine Unterschiede in den Sporen, dagegen eindeutige Merkmale in den Reinkulturen, und es läßt sich selbstverständlich nicht sagen, welcher Merkmalsgruppe systematisch größeres Gewicht zukommt.

Dothidea mezerei Fr.

Synonymie:

[*Sphaeria mezerei* Fr. — Obs. myc. 1, 172 (1815)]

Dothidea mezerei Fr. — Syst. Myc. 2, 551 (1823)

Plowrightia mezerei Sacc. — Syll. F. 2, 636 (1883)

Dothidella mezerei Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 310 (1915)

Beschreibung:

Stromata aus der Rinde hervorbrechend, in Aufsicht meist rundlich, 0,3 bis 3 mm Durchmesser und 0,2 bis 1 mm Höhe. Eigentliches Stroma einem Hypostroma von braunen, verflochtenen Hyphen aufgewachsen, aus Zellen mit meist braunschwarzen Membranen zusammengesetzt, die nach allmählichem Übergang vom Innern her in den Grenzschichten intensiver gefärbt und dicker sind. Loculi in einfacher, manchmal undeutlicher Schicht peripher im Stroma, je 80 bis 140 × 90 bis 125 μ groß, mit je einer aus dem Stroma gelösten Mündung. Asci etwa parallel stehend, am Grunde der Loculi einem meist ebenschichtigen, kleinzelligen (ascogenen) Pseudoparenchym mit ihren Füßen eingesenkt, über denen sie etwas verschmälert, an den Scheiteln abgerundet, sonst zylindrisch geformt, dick- und derbwandig (bitunicat) und je 85 bis 130 × 10 bis 17 μ groß sind. Ascosporen zu acht, hyalin, einfach septiert und am Septum eingeschnürt, 18 bis 32 × 4,5 bis 12 μ groß mit meist etwas größerer Oberzelle.

Nährpflanzen (des Typus): *Daphne mezereum* L., (weitere): *Daphne alpina* L., *Daphne oleoides* Schreb. Auf abgestorbenen Zweigen.

Verbreitung: Mittel- und Südeuropa, Anatolien (überwiegend in den Gebirgen), Nordeuropa, Nordamerika.

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

6. *Dothidea berberidis* (Wahl.) De Not.

Synonymie:

Sphaeria berberidis Wahlenb. — Fl. Suec. Ed. II, 1060 (1834)

Dothidea berberidis De Not. — Mem. Accad. Torino, Ser. II, 3, 66 (1841) (= Microm. ital. Dec. I Nr. 9)

Plowrightia berberidis Sacc. — Syll. F. 2, 637 (1883)

Dothidella berberidis Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 312 (1915)

Beschreibung:

Stromata je nach Beschaffenheit des Substrates klein, einzeln, oder bis über 4 mm groß, zusammenfließend; im übrigen wie *Dothidea mezerei* (s. vorstehende Beschreibung).

Nährpflanzen (des Typus): *Berberis vulgaris* L., (weitere): *Berberis lycium* Royle, *B. cretica* L., eine unbestimmte (weitere ?) *Berberis*-Art. Auf abgestorbenen Zweigen.

Verbreitung: Europa (Skandinavien bis Kreta), Nordamerika, Asien (Himalaya-Südrand).

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

7. *Dothidea insculpta* Wallr.

Synonyme:

Dothidea insculpta Wallr. — Fl. Crypt. Germ. 2, 864 (1833)

Plowrightia insculpta Sacc. — Syll. F. 2, 636 (1883)

Dothidella insculpta Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 310 (1915)

Beschreibung:

Auf typischem Substrat (Ranken von *Clematis vitalba* L.) meist aus Periderm-Längsrissen hervorbrechend, Stromata oft lang und schmal, bisweilen nur 0,15 bis 0,2 mm breit und in Längsrichtung zu mehrere Millimeter langen Streifen verwachsen („linienförmige Stromata“); Loculi dann oft einzeln oder zu zweien nebeneinander, jedoch zahlreiche hintereinander. Im übrigen wie *Dothidea mezerei* (s. dort).

Nährpflanzen (des Typus): *Clematis vitalba* L., (weitere): *Clematis alpina* (L.) Mill. (WINTER, 1880), *Cl. flammula* L. (France, Alpes Maritimes: Gorges du Loup, 15. 6. 1951, leg. E. MÜLLER), *Cl. ligusticifolia* Nutt. (FAIRMAN, 1918). Auf abgestorbenen Ranken (Sprossen).

Verbreitung: Mittel- und Südeuropa (Istrien), Nordamerika.

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

8. *Dothidea hippophaëos* (Pass.) Fuck.

Synonyme:

Dothidea sambuci Fr. fa. *hippophaëos* Pass. — Erb. critt. ital. II Nr. 98 (1868)

Dothidea hippophaës Fuck. — Symb. Myc., 2. Nachtr., 40 (1873)

Plowrightia hippophaëos Sacc. — Syll. F. 2, 637 (1883)

Dothidella hippophaëos Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 311 (1915)

Beschreibung:

Wie *Dothidea mezerei* (s. dort).

Nährpflanze: *Hippophaë rhamnoides* L. Auf abgestorbenen Zweigen.

Verbreitung: Norditalien (Parma), Schweiz (Bad Ragaz, Wallis), verstreut auch in anderen Teilen Mitteleuropas.

Nebenfruchtformen: siehe Abschnitt C.

II. SCHLÜSSEL ZUM BESTIMMEN DER *DOTHIDEA*-ARTEN

(Gattungscharakteristik Seite 381)

Die vorstehend besprochenen acht Arten der Gattung *Dothidea* Fr. lassen sich nur teilweise morphologisch nach ihren Hauptfurchtformen, zum anderen Teil wegen ihrer Bindung an bestimmte Nährpflanzen-Gattungen bzw. -Arten oder, damit übereinstimmend, mit Hilfe spezifischer Merkmale ihrer Reinkulturen in folgender Weise unterscheiden:

- 1 Sporen stets einzellig, hyalin, 8 je Ascus, auf *Daphne striata* Tratt. 3. *D. Muelleri*
- 1* Sporen zwei- oder (bei *Dothidea ribesia*) mehrzellig, nur ausnahmsweise einzellig, dann aber neben zweizelligen im gleichen Ascus (2)
- 2 Sporen innerhalb der Asci bei Reife gelbbraun bis dunkelbraun gefärbt (3)
- 2* Sporen zumindest innerhalb der Asci hyalin (4)
- 3 je Ascus 4 oder weniger Sporen; Asci auf einem deutlichen Basalpolster am Grunde jedes Loculus; auf zahlreichen Laubgehölzen; falls auf Blättern, dann außerdem auf dem zugehörigen Zweig . . . 2. *D. puccinioides*
- 3* je Ascus 8 zweizellige Sporen; Asci auf annähernd ebenschichtigem Gewebe am Grunde der Loculi; auf Zweigen zahlreicher Laubgehölze 1. *D. sambuci*
- 4 Die hierher gehörenden Arten sind auf je eine Nährpflanzen-Gattung spezialisiert,
 - auf *Ribes* 4. *D. ribesia*
 - auf *Daphne* (vgl. aber „1“!) 5. *D. mezerei*
 - auf *Berberis* 6. *D. berberidis*
 - auf *Clematis* 7. *D. insculpta*
 - auf *Hippophaë* 8. *D. hippophaëos*

Septierung der Sporen und Sporenzahl je Ascus variabel (vgl. S. 360). Die Variabilität kann zufällig im gleichen Stroma, in der Regel jedoch nur an Hand zahlreicher, auch herkunftsmäßig genügend verschiedener Proben beobachtet werden 4. *D. ribesia*

- 4* Sporen immer zweizellig, 8 je Ascus
 Weitere Differenzierung nach makroskopisch wahrnehmbaren Merkmalen von Reinkultur-Kolonien auf Malzagar (2 % Malzextrakt, 2 % Agar-Agar, dest. Wasser) bei Zimmertemperatur (vgl. Seite 376 bis Seite 378) (5)
- 5 Stromaanlagen nicht oder nur vereinzelt nach mehreren Monaten ausgebildet (6)

- 5* Stromaanlagen zahlreich, nach spätestens 8 Wochen ausgebildet, zumindest in zusammenhängenden Arealen auf Teilen der Kolonie-Oberfläche annähernd gleich dicht stehend (7)
- 6 Luftmyzel nach spätestens einer Woche vorhanden, grau, graugrün oder olivbraun (übereinstimmend mit *Dothidea ribesia* und *D. Muelleri*) 5. *D. mezerei*
- 6* Luftmyzel nicht oder höchstens als braunschwarzer, wenig dichter Flaum ausgebildet 6. *D. berberidis*
- 7 Luftmyzel fehlend; junge Kolonien deutlich rhizoid wachsend (dunkle Substrathyphen und Zwischenräume am Kolonierande makroskopisch erkennbar); Stromaanlagen schlank (0,2 bis 0,6 mm Durchmesser), meist nur an bestimmten Stellen der Kolonie nach 5 bis 8 Wochen erscheinend 7. *D. insculpta*
- 7* Luftmyzel wie (6), meist heller bis fast weiß, als Hyphenfilz auch die Stromaanlagen umkleidend, welche nach 2 bis 3 Wochen erscheinen, strauchförmig verzweigt und über die Kolonie-Oberfläche ± gleichmäßig verteilt sind 8. *D. hippophaeos*

C. *Dothidea* Fr. als Gattung

Nomenklatorische (1.) und systematische Rechtfertigung (2. bis 7.) der Gattung *Dothidea* Fr. sollen hier dargestellt werden. Zur Begründung werden neben morphologischen Merkmalen der Haupt- und Nebenfruchtformen (2.) auch Zytologie (3.), Oekologie (4.) und Kulturversuche (5.) erörtert. Nach ihrer Charakterisierung (6.) soll die Gattung noch mit einigen Verwandten verglichen werden (7. Systematische Stellung von *Dothidea* Fr.).

1. Nomenklatorische Probleme

Die Nomenklatur soll die Frage beantworten, ob der bisher benutzte Gattungsname *Dothidea* Fr. überhaupt gültig und in welchem Sinne er anzuwenden ist.

a) *Dothidea* Fr.

Nach dem „International Code of Botanical Nomenclature“ (1952; in der Folge „Codex“ genannt) hat die Ascomyceten-Nomenklatur von FRIES' „Systema mycologicum“ auszugehen; dieses Werk besteht aus mehreren, nach Artikel 23 des „Codex“ nomenklatorisch gleichermaßen zu berücksichtigenden Teilen (FRIES, 1821—1832 b). Der Gattungsname *Dothidea* wird darin benutzt, hat eine Diagnose, und unter ihm sind Arten beschrieben. Seine Gültigkeit unterliegt demnach keinem Zweifel.

Gut begründet ist auch die Auffassung, wonach es sich dabei um eine Ascomycetengattung handelt, denn FRIES (1828 b) verwies auf GREVILLE (1826), der *Asci* von *Dothidea ulmi* Fr. und von *D. betulina* Fr. abgebildet hatte.

Unklar ist hingegen, welche Species als Gattungstypus gelten muß. Da FRIES (1821—1832 b), seiner Zeit gemäß, selbst keine Typusart bezeichnet hat, gilt die erste nach 1821 getroffene Typuswahl als verbindlich, sofern sie den Regeln des „Codex“ entspricht. Weil danach unter anderem der Name der Typusspecies dauernd mit dem der Gattung verbunden geblieben sein muß, *Dothidea ulmi* und *D. betulina* aber zeitweilig als Arten von *Polystigma* D. C. betrachtet wurden, scheiden diese aus. Sodann soll auch mit der nachträglichen Typuswahl dem Sinne des Autors entsprochen werden. FRIES (1828 b) äußerte sich über seine Gattung *Dothidea* folgendermaßen: „Obs. 2. In hoc genere probe distinguendum est inter *Dothideas centrales* . . . et *Dothideoideas* . . . Illae numquam in alia genere abire possunt v. c. species n. 4—10, 13—22 . . . verae sint *Dothideae* . . .“ (p. 120). Als Gattungstypus kommt selbstverständlich nur eine der als „*Dothideae centrales*“ bezeichneten Arten in Frage.

Wie bereits im „Geschichtlichen Überblick“ (S. 351) dargestellt wurde, traf erst SACCARDO (1883) eine eindeutige Typuswahl. Diese Tatsache nahmen unter anderem auch THEISSEN und SYDOW (1915) zur Kenntnis, doch glaubten sie, das Geschehene rückgängig machen zu müssen. Als Gattungstypus für *Dothidea* Fr. wollten die Autoren nämlich *Dothidea moriformis* Fr. einsetzen. Doch dazu waren sie nicht berechtigt; denn erstens gehört diese Art nach FRIES (1828 b) nur zu den „*Dothideoideae*“; zweitens hatte KARSTEN (1878) auf ihr seine neue Gattung *Kullhemia* begründet, weshalb der Name der Species nicht mehr mit dem der Gattung *Dothidea* verbunden geblieben war; andererseits ist drittens die Identität von *Kullhemia moriformis* Karst. mit *Dothidea moriformis* Fr. angezweifelt worden (WINTER, 1887) — eine dubiose Species kann aber nicht als Gattungstypus dienen; und viertens gebührt sowieso der von SACCARDO (1883) getroffenen, regulären Typuswahl die Priorität. Die von THEISSEN und SYDOW (1915) vorgesehenen Maßnahmen üben wegen ihres Widerspruches zum „Codex“ keinen bestimmenden Einfluß auf die Nomenklatur aus. Die von den Autoren versuchte „historische“ Begründung (p. 329), durch die *Dothidea* Fr. als dubioser Name gekennzeichnet werden sollte, ist ebenfalls nicht stichhaltig. Zwar hatte *Dothidea* früher das Stadium einer Sammelgattung durchlaufen, war aber lange vor SACCARDO (1883) bereits gut charakterisiert. Die Typuswahl von SACCARDO hatte dann wohl einen gewissen Wandel in der (systematischen) Auffassung zur Folge, führte jedoch nicht zu einem (nomenklatorischen) Widerspruch. Die Typusart war nämlich auch vorher immer Bestandteil der Gattung.

Dothidea Fr. ist also gültig für eine Ascomycetengattung mit der Typusart *Dothidea sambuci* Fr. Der Name der von THEISSEN und SYDOW (1915) auf der gleichen Typusart basierten Gattung *Systemma* Th. et Syd. muß als obligates Synonym betrachtet werden.

Soweit erkennbar, vertraten CLEMENTS und SHEAR (1931), SHEAR (1936) und LUTTRELL (1951 a) eine ähnliche Meinung.

b) *Plowrightia* Sacc.

Für die hyalinsporigen, von *Dothidea* Fr. abgetrennten Arten benutzte SACCARDO (1883) den damals neuen Gattungsnamen *Plowrightia* (Typus: *Dothidea ribesia* Fr.). Auch um diese Gattung entstanden nomenklatorische Verwirrungen, was sich ungünstig auf die Interpretation des ganzen Verwandtschaftskreises auswirkte.

THEISSEN und SYDOW (1915) stellten *Plowrightia* Sacc. (1883) als Synonym zu *Dothidella* Speg. (1880). WAKEFIELD (1940) wies nun nach, daß THEISSEN und SYDOW einen falschen Typus (*Dothidella achalensis* Speg.) für die Gattung *Dothidella* Speg. angenommen hatten, während als Gattungstypus tatsächlich nur *Dothidella australis* Speg. in Frage kommt. Obwohl diese Typusart von den Autoren (als 7. Species) ihrer Gattung *Placostroma* einverleibt wurde, darf nicht etwa angenommen werden, *Placostroma* Th. et Syd. sei deshalb synonym zu *Dothidella* Speg. (PETRAK, 1947). Vor allem wäre notwendig, *Dothidella australis* Speg., die in Dec. Myc. Argentin. Nr. 42 ausgegeben ist, an Hand guten Materials zu untersuchen. Alle darauf gerichteten Bemühungen verliefen bis jetzt leider ergebnislos. PETRAK (1951) beschrieb die in Wien deponierte Kollektion, und ähnlich sind die in Kew und in Padua vorhandenen Exemplare beschaffen: es ließen sich nur sterile (PETRAK: auch unreife), fast stets von *Hendersonia dothidellae* Petr. (Syn. *Hendersonula australis* Speg.) parasitierte Stromata finden. Diese Ergebnisse sind also für eine neue Charakterisierung der Gattung *Dothidella* Speg. unbrauchbar. Trotzdem darf angenommen werden, daß *Plowrightia* Sacc. nicht mit *Dothidella* Speg. zusammenfällt.

PETRAK (1919) vermutete, nachdem er bei *Dothidea ribesia* Fr. neben den bekannten zweizelligen Ascosporen auch solche mit drei Septen festgestellt hatte, die Art sei identisch oder nahe verwandt mit der auf demselben Wirt vorkommenden *Homostegia Kelseyi* Ell. et Ev., welche THEISSEN und SYDOW (1915) zum Typus ihrer neuen Gattung *Phragmodothella* erklärt hatten. Dabei unterlief PETRAK ein offensichtlicher nomenklatorischer Irrtum: entgegen den Prioritätsregeln benannte er die Typusart von *Plowrightia* Sacc. (1883) in *Phragmodothella ribesia* um. Doch auch die systematischen Verhältnisse konnten inzwischen geklärt werden: *Homostegia Kelseyi* Ell. et Ev. ist ein sphaerialer Pilz und synonym zu *Clathridium massarina* (Sacc.) Berl., hat also mit *Dothidea* nichts zu tun (MÜLLER und LOEFFLER, 1957).

Aus der Erörterung der Nomenklaturprobleme ergibt sich für den hier betrachteten Verwandtschaftskreis folgende Situation *Dothidea* Fr. ist der älteste gültige Gattungsname; er muß unbedingt für *Dothidea sambuci* Fr. benutzt werden, mit welcher nach bisherigem Brauch *Dothidea puccinioides* Fr. gattungsgleich ist (Sporen zweizellig, braun). *Dothidea ribesia* Fr. (Sporen verschieden septiert, in der Regel hyalin) ist Typusart von *Plowrightia* Sacc. Wollte man weiterhin die sporologischen Merkmale so bewerten wie SAC-

CARDO (1883), so müßten neben *Dothidea* Fr. und *Plowrightia* Sacc. zwei neue Gattungen aufgestellt werden: eine für Arten vom Typus *Dothidea mezerei* Fr. (Sporen stets zweizellig, hyalin) und eine mit dem Monotypus *Dothidea Muelleri* (Sporen stets einzellig, hyalin).

Für die in der vorliegenden Arbeit getroffene Entscheidung, wonach die betrachteten Formen zu nur einer Gattung, also zu *Dothidea* Fr., gehören, waren indessen systematische Gesichtspunkte maßgebend.

2. Morphologie

a) Hauptfruchtform

Bereits aus den gegebenen Beschreibungen (Abschnitt B) läßt sich entnehmen, daß sich die *Dothidea*-Arten morphologisch sehr ähneln, teilweise sogar gleichen. Sie sind aber noch durch weitere, hier mit erwähnte Merkmale untereinander verbunden.

Insgesamt bezieht sich die Übereinstimmung

(1.) auf den Stromabau: Das Hypostroma besteht aus verflochtenen, braunen Hyphen und das eigentliche, loculiführende Stroma aus 12 bis 28 μ großen, zu einem Pseudoparenchym verbundenen Zellen, die in den basalen (Grenze zwischen Hypostroma und eigentlichem Stroma) und in den äußeren Schichten schwarzbraun gefärbte, meist auch dickere Wände haben (vgl. Abb. 2, 3, 7 a);

(2.) auf die Entstehungsweise des Stromas: Die intramatrikal, meist interzellulär wachsenden Hyphen verdichten und verflechten sich an gewissen Stellen im Wirtsinnern, wobei sie sich braun färben. Auf den so entstandenen Hypostromata wachsen, in einer Ebene gleichzeitig beginnend, die Hyphen in einem festgefügtten Verband weiter und durchbrechen die sie vorher bedeckenden Schichten des Wirtsgewebes. Nun teilen und strecken sich die Stromazellen fast nur noch zwischen den zuerst angelegten Stromagrenzschichten, also im Binnenstroma. Dabei ist die Hyphennatur der betreffenden Partien im jungen Stroma noch deutlich zu erkennen („senkrechtphyge Struktur“ — vgl. Abb. 3 und 7 a);

(3.) auf Entstehungsweise und Form der Loculi: Bestimmte, in etwa gleichem Abstände von der äußeren Stromagrenze gelegene (vegetative) Stromazellen werden zu Geschlechtszellen umgestimmt; um einzelne weibliche Sexualorgane oder Gruppen von Ascogonien herum verändern sich (sekundär) die im Bereich des späteren Loculus gelegenen Stromazellen: Membranen werden entfärbt, Wandverdickungen abgebaut, neue Septen eingezogen (Resultat: sehr kleine Zellen — vgl. Abb. 7 a), das Plasma wird vermehrt und läßt sich nun mit Haematoxylin leichter anfärben. Diese Partien werden später durch die aus ihrem Inneren wachsenden ascogonen Hyphen und Asci resorbiert — sie werden zu Loculi. Über deren Zentren entsteht, ebenfalls histolytisch, je eine Mündung im Stroma;

(4.) auf andere Eigenheiten in der Folge sekundärer Veränderungen des Stromas: Die Loculi mit reifer Fruchtschicht beanspruchen in der Regel ein größeres Volumen als die an ihrer

Stelle vorhanden gewesenen vegetativen Partien. Deshalb werden die zwischen den Loculi gelegenen Stromazellen oft zu länglicher bis fädiger Form gedehnt, und die periphere, loculi-führende Schicht kann vom basalen Teil des eigentlichen Stromas abreißen (vgl. Abb. 3);

(5. a u f d i e S p o r e n : Die Sporen entwickeln sich über ein Einzellstadium. Die dabei entstehenden Formen stimmen für alle Arten überein und erhalten sich bei einer Species (*Dothidea Muelleri*) so bis zur Reife. Werden, wie in der Mehrzahl der Fälle, die Sporen zweizellig, dann ist stets die untere Zelle kleiner (meist kürzer und schmaler). Bei *Dothidea puccinioides* unterbleibt gelegentlich die Septierung, und in den Sporen der hyalin-zweizellsporigen Formen (einschließlich *Dothidea ribesia*) abortiert nachträglich relativ häufig (bis 10 %) die untere Sporenzelle. Einzellige Sporen können also auch bei anderen Arten mitunter vorkommen. Die in der Regel zweizelligen Sporen werden bei zwei Arten (*D. sambuci* und *D. puccinioides*) bis zur Reife gefärbt, doch auch die eigentlich hyalinsporigen Species wurden schon mit dunklen Sporen angetroffen (*D. ribesia* — LIND, 1913), oder ihre Sporen färben sich manchmal nachträglich außerhalb der Asci (beobachtet bei *D. insculpta*, *D. Muelleri*, *D. mezerei*). Die für die zweizelligen Sporen typische Form bleibt oft auch nach Vermehrung der Septenzahl erhalten (*D. ribesia*; Abb. 4 n).

Trotz mannigfaltiger Abwandlungen lassen also die Ascosporen als gewissen Normaltypus die über ein Einzellstadium erreichte Zweizelligkeit und eine Tendenz, sich zu färben, erkennen.

Neben diesen vielfältigen Übereinstimmungen bestehen natürlich auch Unterschiede zwischen den Arten, so

(1.) im Binnenstroma, dessen Zellwände nach drei Typen gebaut sind (*Dothidea sambuci* — *D. puccinioides* — die übrigen Arten; vgl. Abb. 1);

(2.) in der Entwicklung vom befruchteten Ascogon aus, wodurch sich *Dothidea puccinioides* — die übrigen Arten abhebt (vgl. S. 374);

(3.) in den reifen Asci und Sporen, die fünf morphologische Typen repräsentieren (vgl. Bestimmungsschlüssel, S. 365).

Daran ist deutlich zu erkennen, daß *Dothidea sambuci* der ebenfalls phaeosporen *D. puccinioides* keinesfalls näher steht als den hyalinsporigen Arten. Überhaupt wird die Verwandtschaft der Arten verschieden eng sein. Doch lassen sich andererseits an den acht Species so viele verbindende Merkmale feststellen, daß auch im Hinblick auf die geringe Artenzahl eine Aufteilung in mehrere Untergattungen oder gar Genera nicht gerechtfertigt erscheint. Die Unhaltbarkeit von *Plowrightia* Sacc. neben *Dothidea* Fr. geht besonders deutlich aus einigen bisher unbekanntem oder nicht beachtetem Tatsachen hervor: nachträgliche Färbung der hyalinen Sporen; Übergänge zwischen den Sporenformen (fehlende Konstanz); in der Fruchtschicht größere Unterschiede zwischen den (bei SACCARDO gattungsgleichen) beiden Species *Dothidea sambuci* und *D. puccinioides* als zwischen ersterer und den hyalinsporigen Arten; Überschätzung der Artenzahl (die sich für die gefärbtsporigen Vorkommen auf 2 reduzierte — vgl. S. 352 bis S. 358).

b) Nebenfruchtformen

Für die Gattung im hier vertretenen Umfange sind aus der Literatur einige Nebenfruchtformen bekannt.

C. R. und L. TULASNE (1863) bildeten ein Stroma von *Dothidea ribesia* ab, das im Innern Mikrokonidien zeigt, wie sie auch FELTGEN (1901) erwähnte, und wie sie später noch für andere *Dothidea*-Arten bekannt wurden. HESS und MÜLLER (1951; für *Dothidea insculpta*, dort unter *Dothidella*) und LUTTRELL (1951 a; für *Dothidea puccinioides*, dort *D. collecta* genannt) gaben Abbildungen und ausführliche, genaue Beschreibungen. Für die Mikrokonidien-Fruktifikation wurde der Imperfekten-Gattungsname *Asteromellopsis* Hess et Müll. eingeführt.

BREFELD und VON TAVEL (1891) bezeichneten Sproßzellen von *Dothidea ribesia* und von *D. puccinioides* als *Dematium pullulans* De By.

PETRAK (1923 c) beschrieb Konidien, die er im Stroma von *Dothidea ribesia* gefunden hatte, als *Systremmopsis ribesia* (neue Gattung und Art der Imperfekten).

Schließlich ist noch eine von FÜCKEL (1869) als *Podosporium ribis* bezeichnete Pyknidienform mehrmals genannt worden. Der Autor und SACCARDO (1884) meinten, sie gehöre zu *Diaporthe strumella* Fuck., während FÜCKEL (1871) in einem Nachtrag und später nochmals PETRAK (1925) einen Zusammenhang mit *Dothidea ribesia* erwogen. Beiderlei Vermutungen scheinen nicht zuzutreffen, vor allem ergaben sich für eine Zugehörigkeit zu *Dothidea* aus den Kulturversuchen und den durchgesehenen Kollektionen keinerlei Hinweise.

Hingegen gehören die übrigen genannten Formen in den Entwicklungsgang von *Dothidea*. Die für sie geschaffenen Imperfekten-Namen werden hier ohne nomenklatorische Konsequenzen zur Bezeichnung der betreffenden Wuchsformen benutzt.

Dematium pullulans ist, wie schon DE BARY (1866) erwähnte, als er den Namen schuf, kein Taxon, sondern einfach eine Bezeichnung für irgendwelche Sproßzellen, eine Formspecies.

Systremmopsis ließ sich nach der von PETRAK (1923 c) treffend beschriebenen Konidienform als Sproßzellfruktifikation (ähnlich Abb. 7) identifizieren. Doch auch die Vermutung des Autors (PETRAK, 1923 c; 1924), die Konidien entstünden „histolytisch“, erscheint verständlich, da zwischen beiden Entstehungsweisen Übergänge existieren.

Asteromellopsis galt bei ihren Autoren (HESS und MÜLLER, 1951) nur für Mikrokonidien, die in genau beschriebener Weise entstehen. Der Anwendungsbereich des Namens wird, damit auch die Übergänge erfaßt werden können, auf alle intrazellulären Fruktifikationen (z. B. auf die „Makrokonidien“ nach HESS und MÜLLER) ausgedehnt.

Da die Nebenfruchtformen in der Gattung allgemein verbreitet sind und keine spezifischen Unterschiede zeigen, wird im Folgenden nicht auf Übereinstimmendes, sondern auf gelegentlich Abweichendes hingewiesen.

α) Sproßzellfruktifikationen

Zellen aller lebenden Organe der *Dothidea*-Arten können sprossen (Abb. 5 und 6), sofern Feuchtigkeit und Nährstoffe zur Verfügung stehen. Es gelang, Sprossungswachstum in einer Lösung von 1 % Hefeextrakt bei + 12 °C sechs Wochen lang aufrechtzuerhalten. Auf Agarnährböden entstanden neben *Dematium pullulans* auch *Cladosporium* Lk. ex Fr. ähnelnde Formen (Sproßzellen an Luftmyzel). Alle Sproßzellen sind zunächst hyalin, doch färben sie sich später braun, falls sie nicht vorher auskeimen, und können Septen erhalten.

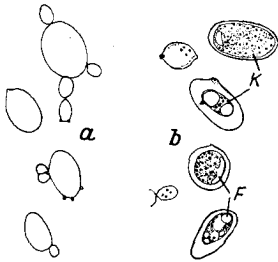


Abb. 5. Sproßzellen von *Dothidea berberidis* aus Nährlösung mit Pepton. a) ungefärbt, b) nach Färbung: K = Haematoxylin +, F = Sudan III +. Vergr. 650×

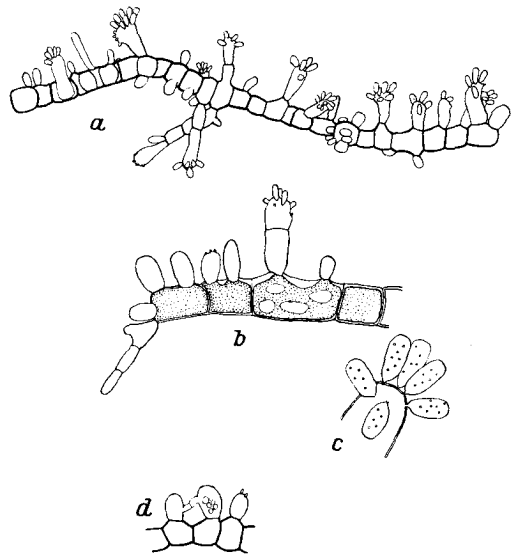


Abb. 6. Sproßzellen an alten Hyphen zweier *Dothidea*-Arten. a) bis c) *Dothidea mezerei*, a) Vergr. etwa 170×, b) Teil einer anderen Hyphe, Vergr. etwa 330×, c) oberer Teil einer Mutterzelle mit Sproßzellen, Vergr. etwa 650×, d) *Dothidea insculpta*: zwei anastomosierende Mutterzellen, Vergr. etwa 170×

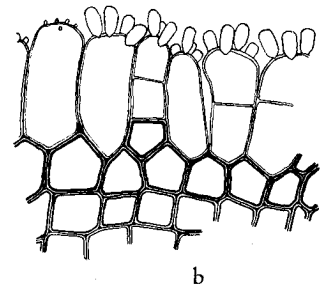
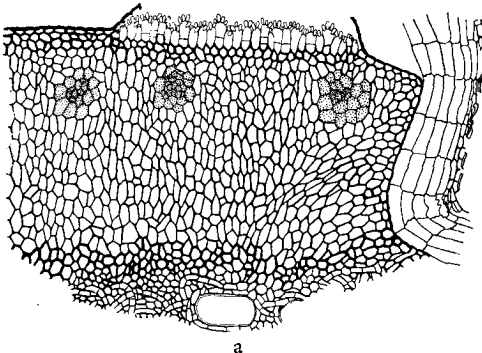


Abb. 7. Ausschnitt aus einem jungen Stroma von *Dothidea Muellerei*. a) *Systemmopsis*-Locus, aus der peripheren Zellschicht hervorgegangen; im äußeren Teil des Binnenstromas drei Locus-Anlagen der Hauptfruchtform; an der Basis Hypostroma. Vergr. 125×. b) Teil des *Systemmopsis*-Locus mit Mutter- und Sproßzellen. Vergr. etwa 650×

Unter Laboratoriumsbedingungen war die Fähigkeit zu pullulieren bei Stämmen von *Dothidea sambuci* auf die Ascosporen und die unmittelbar von ihnen abstammenden Sproßzellen beschränkt.

Die in Abbildung 7 dargestellte *Systemmopsis*-Nebenfruchtform auf einem Stroma von *Dothidea Muelleri* (Kt. Graubünden, Bernina-Paß, 23. 10. 1956) ist folgendermaßen zu verstehen:

Die Zellen der peripheren Stromaschicht erhalten einen neuen Wachstumsimpuls und vergrößern sich. Ihre Membranen sind jedoch nicht mehr dehnungsfähig und reißen; deren obere Teile bleiben miteinander verbunden und platzen als Haut ab. Die verjüngten Zellen darunter verlängern sich (bis 35μ) und erhalten bisweilen noch eine oder zwei Septen. Ihre Breite (10 bis 18μ) kann sich nicht verändern. Es sind die Mutterzellen, von denen jede einigen Sproßzellen den Ursprung gibt. Die Sproßzellen keimten in der beschriebenen Probe zunächst nicht aus; ihre Größe variierte nur zwischen 5 und $7 \times 2,5$ und 3μ . Charakteristisch war ihre Form: ein nach der Ansatzstelle an der Mutterzelle (Sterigma) jäh verjüngtes Ellipsoid mit teilweise parallelen Seitenwänden.

Dankenswerterweise standen mir die von HESS und MÜLLER (1951) für ihre Untersuchungen an *Dothidea insculpta* angefertigten Schnittpräparate zur Verfügung. Darin fanden sich *Systemmopsis*-Loculi oft in Nachbarschaft und bisweilen anscheinend an Stelle der häufiger vorhandenen *Asteromellopsis* (s. unten). Es entstand der Eindruck, daß sonst gleichwertige Zellen auf einen gleichen Wachstumsimpuls hin je nachdem, ob Raum vorhanden ist oder nicht, sprossen (*Systemmopsis*) oder intrazellulär Konidien bilden (*Asteromellopsis*).

β) *Asteromellopsis*

„Irgendwo im Innern des Stromas beginnen sich mehrkernige, vegetative Zellen ohne Volumenvergrößerung intensiv zu teilen, wobei die relativ dicken Zellwände weitgehend aufgelöst werden und nur eine dünne Membran bleibt. Diese Teilung geht so weit, bis ein ganzes Paket einkerniger Zellen entsteht . . . Die Kerne innerhalb jeder Zelle beginnen sich zu teilen . . . , und jeder dieser Kerne wird nun von einem Paket Plasma umgeben . . . Dann bildet die Zelle eine Ausstülpung . . . Durch dieses Sterigma schlüpft nun ein Kern nach dem andern mitsamt dem Plasma nach außen und umgibt sich sofort mit einer Membran. Die Konidienmutterzellen fallen zusammen, und es entsteht ein Hohlraum. Da aber ständig neue Stromazellen sich umbilden, wird die Höhlung stetig größer . . .“ (HESS und MÜLLER, 1951, p. 17—18).

Davon weicht die Mikrokonidienbildung bei *Dothidea puccinioides* nach der Beschreibung LUTTRELLS (1951 a) nur unwesentlich ab (z. B. keine Wandbildung während der Plasmafragmentierung in den Stromazellen); die Genese und andere, kleinste morphologische Details stimmen jedoch überein. Die erwähnte Abweichung kommt auch bei *Dothidea insculpta* (bei der Bildung von „Makrokonidien“ nach HESS und MÜLLER) vor. Dort können in einer Stromazelle einkernige Plasmaportionen ohne unmittelbar vorhergehende Kernteilungen abgetrennt werden und wie die Mikrokonidien ihre Mutter-

zellen verlassen. Auch Zwischenformen und mehrkernige Konidien (Extrem: nur eine pro Stromazelle) wurden beobachtet. Unter *Asteromellopsis* werden deshalb alle Formen intrazellulärer Konidienbildung bei *Dothidea* zusammengefaßt.

Sproßzell- und *Asteromellopsis*-Nebenfruchtformen konnten im Verlaufe der Untersuchungen bei allen *Dothidea*-Arten gefunden werden, entweder in natürlichen Vorkommen oder in Reinkulturen, meist in beiden. Einheitlich für die Gattung ist aber nur das Bildungsprinzip.

Asteromellopsis: intrazelluläre Plasmafragmentierung mit anschließender Migration der Konidien, die erst nachträglich Membranen erhalten, durch ein Sterigma (Konidien meist 2 bis 4 μ lang, 1 bis 2 μ breit).

Sproßzell-Fruktifikationen (*Dematium pullulans* — *Cladosporium* — *Systemmopsis*): Sprossung, wobei ebenfalls Sterigmen gebildet werden (Konidien 5 bis 30 μ lang, 3 bis 15 μ breit).

Beiderlei Konidien konnten zum Keimen gebracht werden.

Eine den Arten der Hauptfruchtformen entsprechende oder sonstige Spezifität ließ sich an den Nebenfruchtformen nicht feststellen, denn die obigen Angaben können auch für eine einzelne Art nicht enger gefaßt werden. Die Variabilität kommt außerdem darin zum Ausdruck, daß Ausgangs- und Endpunkte der Nebenfruchtformen durch die äußeren Bedingungen induziert werden; erblich ist nur die Reaktionsnorm.

Somit entsprechen die Nebenfruchtformen der Gattung *Dothidea* nicht der allgemeinen Vorstellung von morphologisch festgelegten, auch im Entwicklungsgang fixierten, asexuellen Fruktifikationen, wie sie in anderen Verwandtschaftskreisen (Extrem: Rostpilze) tatsächlich existieren.

Fragwürdig erscheint, ob die Nebenfruchtformen auf die Gattung *Dothidea* Fr. beschränkt sind; für *Dematium pullulans* besteht Gewißheit, daß es nicht der Fall ist (BREFELD und VON TAVEL, 1891).

3. Zytologie

Zytologische Untersuchungen sind von HESS und MÜLLER (1951) und von LUTTRELL (1951 a) durchgeführt worden. Ihre an je einer *Dothidea*-Art gewonnenen Ergebnisse werden hier zusammengestellt und gelegentlich ergänzt.

a) Kernverhältnisse

Normale Keimschläuche, Sproßzellen (Abb. 5 b), Hyphen- und Stromazellen sind polyenergid. Ursprünglich einkernig sind manche *Asteromellopsis*-Konidien, deren Kerne sich später jedoch teilen. Einkernig ist ferner der Ascus nach der Karyogamie, und die (bis 8) Kerne der reifen Ascosporen stammen von je einem Kern ab und sind demzufolge erbgleich. *Dothidea insculpta* hat den Chromosomensatz $n = 4$.

b) Ascogenese

Die Sexualvorgänge spielen sich zwischen in der Regel einzelligen, vielkernigen, aus Stromazellen differenzierten Ascogonen mit mehrzelligen, in

jeder Zelle mehrkernigen Trichogynen und mehrkernigen, verschiedenartigen Zellen als männlichen Partnern ab. Die männlichen Kerne können von normal funktionierenden, aus Stromazellen differenzierten Antheridien, von Konidienmutterzellen oder von Konidien bezogen werden; sie wandern durch das Trichogyn. Im Ascogon treten die Kerne zu Paaren zusammen.

Bei *Dothidea puccinioides* zerfällt das befruchtete Ascogon in zuletzt meist paarkernige Zellen; diese geben später kurzen ascogenen Hyphen den Ursprung, und daraus gehen die Asci hervor. Ascogene Zellen und Hyphen bilden ein polsterförmiges Gewebe, das an der Basis der Loculi erhalten bleibt (Basalpolster). Darauf stehen die Asci „im Büschel“.

Bei *Dothidea insculpta* gehen aus den befruchteten, später kollabierenden Ascogonen direkt ascogene Hyphen hervor. Diese bilden ein mehr oder weniger ebenschichtiges Gewebe, das an der Basis der Loculi ebenfalls erhalten bleibt. Infolgedessen stehen die Asci später annähernd parallel.

Da die Fruchtschicht bei allen übrigen Arten ähnlich wie bei *Dothidea insculpta* beschaffen ist, wird geschlossen, daß die Entwicklung vom befruchteten Ascogon aus innerhalb der Gattung nur nach diesen beiden Typen verläuft; der eine Typus ist auf *Dothidea puccinioides* beschränkt, während den anderen alle übrigen Arten repräsentieren. Der darin zum Ausdruck kommende Unterschied wird durch die zahlreichen Übereinstimmungen aufgewogen und demzufolge nur als spezifisch, nicht als generisch wichtig betrachtet.

4. Oekologie

Aus zahlreichen Einzelbeobachtungen geht hervor, daß die verschiedenen *Dothidea*-Arten durch ähnliche Ansprüche an ihre Standorte ausgezeichnet sind. Diese Pilze gedeihen nur, wo wenigstens um die Mittagszeit das Sonnenlicht ungehinderten Zutritt findet, am häufigsten in südexponierten Lagen. An solchen Stellen herrschen oft große Temperaturunterschiede; nachts, besonders im Frühling und Herbst, kondensiert dort reichlich Wasserdampf aus der Atmosphäre. Zudem finden sich die *Dothidea*-Stromata meist auf freistehenden Zweigen und bisweilen sogar nur auf der dem Lichte zugewandten Seite.

In Gebirgsgegenden liegen die *Dothidea*-Vorkommen dichter beieinander als in den Ebenen, wo die entsprechenden Bedingungen offensichtlich seltener erfüllt sind.

Die oekologischen Ansprüche der *Dothidea*-Arten spiegeln sich auch in ihrer (bei den Arten, Abschnitt B, angegebenen) geographischen Verbreitung wider. Die Gattung kommt von Skandinavien bis zum Himalaya-Südrande und von Nordamerika über Europa bis nach Ostasien vor. Sie ist in den Subtropen anscheinend auf die Gebirge beschränkt und fehlt vermutlich in den Tropen (sowie in der südlichen Hemisphäre). Manche Arten (z. B. *Dothidea mezerei*) sind auch in der gemäßigten Zone strenger an die Gebirge gebunden als andere.

So unvollständig die zugrundeliegenden Angaben sein mögen, zeigt die geographische Verbreitung der Gattung doch deutlich die Empfindlichkeit aller Arten gegen anhaltende Wärme.

Die Nährpflanzen von *Dothidea* kommen zum Teil im Unterwuchs gewisser Hochwaldtypen vor, wurden dort jedoch nie mit *Dothidea*-Stromata angetroffen. In höheren Gebirgslagen treten die artgleichen Pflanzen häufig ins Freie hinaus (*Daphne mezereum* L., *Berberis vulgaris* L., *Ribes*-Arten, holzige *Papilionaceae* u. a.), andere bevorzugen an sich sonnige Stellen (*Daphne striata* Tratt., *Clematis vitalba* L., teilweise auch *Sambucus*-Arten). Erst an solchen Orten genügen die Wirtspflanzen den Erfordernissen zur Besiedlung durch *Dothidea*, einmal, weil sie klimatisch (durch Frost) leicht geschädigt werden können, doch zum anderen wohl auch, weil sie den sonstigen Ansprüchen der Pilze entgegenkommen.

Die hier oekologisch charakterisierten Nährpflanzen trugen *Dothidea*-Stromata in allen Fällen nur an Zweigen, die frühestens kurz vor der Infektion abgestorben sein konnten.

Die Infektion geht über Wunden, die bei *Ribes*-Kulturformen durch Verschneiden (HOGGAN, 1927), an freiwachsenden Nährpflanzen unter anderem durch Erfrieren von Knospen zustande kommen können.

Dothidea puccinioides kann sich rein saprophytisch vollständig entwickeln (LUTTRELL, 1951 a); für *Dothidea ribesia* ist Parasitismus nachgewiesen worden (vgl. S. 360), wobei möglicherweise eine saprophytische Vorstufe auf dem späteren Wirt notwendig ist (HOGGAN, 1927). Die Lebensweise der *Dothidea*-Arten liegt zwischen schwachem, fakultativen Parasitismus und einem anspruchsvollen Saprophytismus (ähnlich wie bei den typischen Holzbewohnern unter den Pilzen).

Die Entwicklung der *Dothidea*-Arten ist jedoch nicht nur allgemein an bestimmte Standorte, sondern auch in den einzelnen Phasen an die Jahreszeiten gebunden: Infektion zwischen Herbst und Frühling, bis zum Frühsommer Stromawachstum, während der heißen Jahreszeit Stagnation und zu deren Beginn oder Ende Sexualvorgänge und höchstens Konidienbildung, mit Eintritt der kalten Jahreszeit Entwicklung der Fruchtschicht, Sporenreife ab Oktober bis November (*Dothidea sambuci*, *D. puccinioides*), während des Winters (*D. insculpta*) oder erst ab März oder April bis zum August oder September (übrige Arten). Davon kommen klimatisch bedingte Ausnahmen vor. Zur Infektion können mutmaßlich nicht nur Ascosporen, sondern auch Sproßzellen dienen.

5. Kulturversuche

a) Material und Methoden

Um Reinkulturen zu erhalten, wurden fruchtende Stromata nach Befeuchten mit Wasser innen am Wattestopfen steriler, eine Schicht Malzagar enthaltender Erlenmeyer-Kölbchen befestigt. Die nach wenigen Stunden oder Tagen ausgeschleuderten Ascosporen keimten auf den Nährböden. Davon übertragenes Myzel lieferte Tochterkolonien, auf die sich die meisten Beobachtungen beziehen.

Stichprobenweise wurden einzeln isolierte Ascosporen kultiviert. Die daraus gewachsenen Kolonien glichen solchen anderer Reinkulturen vollkommen, weshalb sie nun nicht mehr erwähnt werden.

Meist diente als Nährmedium Malzagar (2% Malzextrakt, 2% Agar-Agar, dest. Wasser). Andere Methoden werden mit den betreffenden Versuchen geschildert. Die be-

nutzten Nährböden, Gefäße usw. wurden 20 Minuten lang bei + 120° C im Autoklaven sterilisiert. Für die jeweils verglichenen Stämme waren die Kulturbedingungen gleich (sofern nicht anders angegeben, Laborbedingungen mit Temperaturen, die zwischen 16 und 22° C schwankten).

Das Ausgangsmaterial für die Reinkulturen war so gewählt, daß es bei den omnivoren Species (vgl. S. 352 und S. 356) von verschiedenen Nährpflanzen und aus verschiedenen Gebieten stammte. Bei den besonders problematischen wirtsspezifischen Arten (vgl. S. 362) erschien eine noch größere Sicherung gegen Fehlschlüsse geboten; kultiviert wurde nach Möglichkeit je ein Stamm verschiedener *Dothidea*-Arten von benachbart wachsenden Nährpflanzen (z. B. *Dothidea berberidis* und *D. hippophaëos* aus dem Rhône-tal bei Leuk) und mindestens ein zweiter Stamm jeder Art aus einer weiter entfernten Gegend (z. B. von *Dothidea hippophaëos* aus dem Rheintal bei Bad Ragaz; *Dothidea insculpta* aus dem südlichen Teil des Schwarzwaldes und aus den Alpes Maritimes).

Insgesamt wurden 28 Stämme von acht *Dothidea*-Arten miteinander verglichen.

b) Wachstum auf sterilen Zweigen

Im Frühjahr wurden austreibende und längere Zeit abgestorbene Zweige verschiedener Sträucher einzeln in watteverschlossenen Reagenzgläsern mit wenig Wasser sterilisiert und später mit Myzel verschiedener *Dothidea*-Stämme beimpft.

Auf altem Holz wuchs höchstens extramatrikal Luftmyzel, meist überhaupt nichts.

Junge Zweige wurden von Myzel durchwuchert (intramatrikales Wachstum; Luftmyzel nur bei *Dothidea ribesia*), und Stromaanlagen brachen in etwa gleicher Dichte wie unter natürlichen Verhältnissen hervor. *Dothidea sambuci* gedieh auf allerart Zweigen; die in der Natur spezialisierten Arten wuchsen auf ihren eigenen Substraten und außerdem meist auf einigen anderen (z. B. *Dothidea mezerei* und *D. berberidis* auch auf *Lonicera* und *Evonymus*), jedoch nie auf allen.

Die Stromaanlagen wucherten als Hypostromata (kompaktes, dunkles Myzelgeflecht) und bildeten säulenförmige Auswüchse; bei mäßiger Feuchtigkeit und niederer Temperatur (+ 7° C) entstanden statt dessen, wie in der Natur, festgefügte Pseudoparenchyme (eigentliche Stromata). Von den Fruktifikationen wurden am häufigsten (bei *Dothidea mezerei*, *D. Muelleri*, *D. berberidis*, *D. insculpta*) *Asteromellopsis*-Mikrokonidien, gelegentlich Sporezellen, aber nie Hauptfruchtformen erhalten.

c) Kolonieförmigen auf Malzagar

Die auf Malzagar gewachsenen Kolonien konnten teilweise zur Differenzierung der Arten herangezogen werden (vgl. S. 365).

Noch vor Ablauf einer Woche waren und blieben die Kolonien von einem dichten Filz von Luftmyzel überzogen (*Dothidea ribesia*, *D. Muelleri*, *D. mezerei*, *D. hippophaëos*) oder nicht (die übrigen Arten).

Eigenartige Auswüchse (Hypostromata) entstanden bei den Stämmen von *Dothidea sambuci*, *D. hippophaëos*, *D. puccinioides* nach spätestens zwei

Wochen in verschiedener Form, anders und zu unregelmäßigen Zeiten (5 bis 8 Wochen) bei *Dothidea insculpta*, selten bei *Dothidea berberidis* und nur gelegentlich, sporadisch, vereinzelt, meist überhaupt nicht bei *Dothidea ribesia*, *D. Muelleri* und *D. mezerei*.

Außer den im Bestimmungsschlüssel (S. 365) daraufhin differenzierten Arten unterschieden sich auch *Dothidea sambuci* und *D. puccinioides* voneinander und von den übrigen Species: Stromaanlagen bis 1 cm hoch, bei *Dothidea puccinioides* nach einigen Wochen baumförmig verzweigt. Im Agar erschien nur bei *Dothidea puccinioides* nach zwei bis drei Wochen ein gelbgrüner Farbstoff.

Die Stämme von *Dothidea ribesia*, *D. Muelleri* und *D. mezerei* unterschieden sich nicht voneinander, wohl aber von den übrigen. Sie bildeten Luftmyzel und meist keine Stromaanlagen.

Alle Stämme gleicher Arten stimmten in allen deutlich ausgeprägten Merkmalen überein. Das verwundert, denn in anderen Verwandtschaftskreisen können von morphologisch identischem Ausgangsmaterial erhaltene Reinkulturen beträchtlich voneinander abweichen (z. B. bei *Venturia*: KEITT und LANGFORD, 1940).

Die *Dothidea*-Arten bildeten in der Natur und im Laboratorium auf etwa natürlichem Substrat ungefähr gleichviele Stromata, auf Malzagar dagegen nicht. Diese Abweichungen und damit auch Unterschiede zwischen den Arten sind also teilweise durch verschieden starke Abhängigkeit vom (natürlichen) Substrat bedingt.

Trotz dieser Unterschiede fiel auch eine gewisse Übereinstimmung zwischen sämtlichen Stämmen auf.

In allen Kulturen wuchs zunächst helles Substratmyzel, das sich am Licht nach wenigen Tagen dunkel färbte. Alle Kolonien breiteten sich relativ schnell aus (3 bis 10 mm je Tag bei 18 ° C). Manchmal — im Laufe der Zeit irgendwann bei allen Stämmen — entstanden auf den Hypostromata schwarzglänzende Kuppen (eigentliche Stromata). Diese blieben bei Zimmertemperatur in der Regel steril und enthielten bei + 7 ° C teilweise (*Dothidea Muelleri*, *D. mezerei*, *D. berberidis*, *D. insculpta*) *Asteromellopsis*-Loculi.

Die Reinkulturen ließen erkennen, daß die Gattung auch in dieser Hinsicht eine Einheit darstellt, und daß andererseits spezifische Unterschiede existieren.

d) Nährstoffbedarf

Unter den natürlichen Substraten werden nur kürzlich abgestorbene Zweige besiedelt. Es war zu fragen, ob diese Eigenart etwa durch das Nährstoffangebot bedingt sei.

Um Variationen einer Grundlösung von Salzen (wie viertelkonzentrierte RICHARDSche Nährlösung) mit 30 g Glukose je Liter zu erhalten, wurde der Zucker durch 1 % Pepton, Malz- oder Hefe-Extrakt oder durch 1 % Bacto-Casamino Acids (Difco) ersetzt, der Grundlösung (mit und ohne Zucker) 0,03 % je eines der letztgenannten Stoffe zugefügt und anorganischer Stickstoff abwechselnd in Form von Ammonium- oder Nitratsalzen oder als Ammoniumnitrat geboten.

Je 100 ml Lösung in 500-ml-Erlenmeyer-Kolben wurden mit Myzel eines Stammes von *Dothidea sambuci* oder *D. berberidis* beimpft und sechs Wochen lang bei + 18° C inkubiert.

Die Beurteilung erfolgte auf Grund des geschätzten Myzelwachstums (0 — sehr spärlich — deutlich) und gemessener Änderungen der Wasserstoffionen-Konzentration.

In allen Lösungen überlebten die Pilze.

Die beiden geprüften Stämme wuchsen nicht in anorganischen Lösungen mit Glukose, sehr spärlich mit Casamino Acids (bis Aminosäure-Stufe hydrolysiertes Eiweiß) und deutlich in Lösungen von Malz- oder Hefe-Extrakt oder Pepton, auch wenn diese Stoffe nur in 0,03%iger Konzentration in der zuckerhaltigen Grundnährlösung vorhanden waren. Die Azidität wurde um höchstens 2 pH-Einheiten verschoben. Anorganischer Stickstoff wurde nicht (erfaßbar) verwertet.

In Kulturen werden also natürliche, eiweiß- und/oder wuchsstoffhaltige Substanzen benötigt. So wird auch in der Natur der Gehalt der Substrate an solchen Stoffen mit über deren Besiedlung durch *Dothidea*-Arten entscheiden.

e) Temperaturabhängigkeit des Wachstums

In der Natur ist das Wachstum der *Dothidea*-Arten auf die kalte Jahreszeit beschränkt. Die Frage lautete, ob sich unter kontrollierbaren Bedingungen ebenfalls eine ähnliche Temperaturabhängigkeit feststellen lasse.

Myzelklümpchen je eines Stammes von *Dothidea sambuci* und *D. berberidis* wurden auf 2 mm dicke Malzagschichten in Petrischalen übertragen. Nach viertägigem Wachstum bei Zimmertemperatur wurden in der Größe abweichende Kolonien eliminiert und der Rest zu den Versuchstemperaturen (0 bis + 37° C, Intervalle 3° C, je drei Parallelen) gestellt. Die tägliche Zunahme des Koloniedurchmessers wurde bestimmt und gemittelt (Abb. 8).

Die beiden Stämme wuchsen zwischen 0 und + 21° C mit Optima zwischen 15 und 18° C. Andere, stichprobenweise geprüfte Arten stimmten damit im wesentlichen überein (Tab. 1).

Im optimalen Bereich verhielten sich vorher bei anderen Temperaturen inkubierte Kulturen folgendermaßen: vorher suboptimal (geprüft bis — 25° C) und supraoptimal bis etwa + 21° C: keine Schädigung; vorher + 24° C und etwa 50 % der vorher bei + 27° C bebrüteten Kulturen: für Optimum charakteristischer Zuwachs nach mehrtägiger Adaptation (reversible Schädigung); restliche etwa 50 % der Kulturen von + 27° C und alle von höheren Temperaturen (z. B. 33° C zwei Tage lang): kein Zuwachs mehr (irreversible Schädigung).

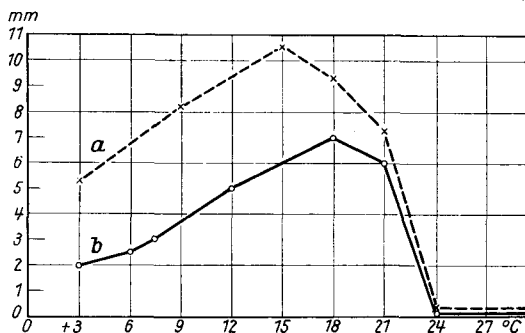


Abb. 8. Temperaturabhängigkeit des Wachstums zweier *Dothidea*-Arten: *Dothidea sambuci* (Kurve a) und *D. berberidis* (Kurve b). Ordinate: Zuwachs in mm/Tag. Abszisse: Temperatur

Tabelle 1

Temperaturabhängigkeit des Wachstums verschiedener *Dothidea*-Arten (Mittelwerte von je mehreren Stämmen) auf Malzagar

<i>Dothidea</i> -Art	Tägliche Zunahme des Kolonie-Durchmessers in mm/Tag bei		
	+12° C	+18° C	+24° C
<i>sambuci</i>	8	10	0
<i>puccinioides</i>	3	6	0
<i>hippophæos</i>	2	4	0
<i>insculpta</i>	3	4	1,5
<i>berberidis</i>	4	5,5	0
<i>mezerei</i>	5	6	0,5
<i>Muelleri</i>	5,5	8	1
<i>ribesia</i>	2	3,5	1

Die hier an einer ganzen Gattung untersuchten und für deren Arten auffallend übereinstimmenden Temperaturansprüche sollen noch mit einigen Angaben über andere Pilze verglichen werden (Tab. 2).

Der gesamte Temperaturbereich, in dem Wachstum möglich ist, umfaßt bei manchen Pilzen 40° C und mehr, für die meisten um 30, für *Merulius lacrymans* 17 und *M. silvestris* 25° C. Wie die letztgenannten Species, so ist die Gattung *Dothidea* mit allen Arten stenotherm.

Die Optima liegen bei anderen Pilzen oft um + 27° C, in der Regel zwischen 21 und 35° C, und nur wenige wachsen bei niederen Temperaturen besser. Wie *Herpotrichia nigra* und *Phacidium infestans*, so ist auch *Dothidea* kälteliebend.

Tabelle 2

Temperaturabhängigkeit des Wachstums einiger Pilze

untersuchte Pilze	Temperatur °C für			Angaben nach
	Mini- mum	Opti- mum	Maxi- mum	
<i>Phytophthora infestans</i>	2	18—21	26	LILLY & BARNETT, 1951
<i>Phytophthora terrestris</i>	12	31,5	36	LILLY & BARNETT, 1951
<i>Ceratostomella</i> (4 Arten)	3—8	22—32	29—39	LINDGREN, 1942
<i>Herpotrichia nigra</i>	—3	15	24	GÄUMANN, ROTH und ANLIKER, 1934
<i>Phacidium infestans</i>	—3	15	27	LILLY & BARNETT, 1951
<i>Merulius lacrymans</i>	8	23	25	WOLF & WOLF, 1947
<i>Merulius silvestris</i>	10	23	35	WOLF & WOLF, 1947
ca. 50 versch. andere	0—15	21—35	30—45	WOLF & WOLF, 1947
<i>Dothidea</i> , 8 Arten	0—3	15—18	21—24	eigenen Versuchen

Passiv ertragen werden tiefe Temperaturen dagegen von vielen Pilzen, und auch das Temperaturminimum für *Dothidea* stellt mit 0 bis + 3° C keine Besonderheit dar.

Das Temperaturmaximum ist für die Mehrzahl der Pilze zu und über + 30° C angegeben und liegt nur für *Herpotrichia nigra*, *Merulius lacrymans* und *Phytophthora infestans* ähnlich niedrig wie für die Gattung *Dothidea* (21—24° C), die also extrem wärmeempfindlich ist.

Im Stromainnern herrschen andere Verhältnisse als die hier untersuchten (Myzel). Dagegen läßt sich mit den Ergebnissen die Wachstumsstagnation während der warmen Jahreszeit (keine Volumenzunahme der Stromata mehr) erklären. Myzel und Stromata der *Dothidea*-Arten wachsen somit bei Temperaturen, die für die meisten anderen Pilze (und höheren Pflanzen) optimal sind, überhaupt nicht mehr.

6. Gattungscharakteristik

Dothidea Fr. — Syst. Myc. 2, 548 (1823)

Synonyme:

Plowrightia Sacc. — Syll. F. 2, 635 (1883)

Systremma Th. et Syd. — Ann. Myc. 13, 330 (1915)

Typus: *Dothidea sambuci* Fr.

Beschreibung:

Stromata schwarz, hervorbrechend, 0,2 bis mehrere mm groß, aus Hypostroma und eigentlichem Stroma bestehend, ersteres durch Zusammenwachsen vorher intramatrikal, meist interzellulär vorhandener Hyphen gebildet. Hypostroma braun, verflochten-hyphig. Eigentliches Stroma zusammengesetzt aus senkrecht-hyphig angeordneten, in Hyphenrichtung meist etwas gestreckten, 12 bis 28 μ großen, nur zwischen den Loculi oft längeren und schmäleren Zellen, Zellmembranen in den basalen und peripheren Grenzschichten dick und schwarzbraun gefärbt, im Binnenstroma meist dünner und weniger intensiv, manchmal nicht gefärbt.

Loculi zahlreich, in bisweilen unregelmäßiger Schicht einige Zellagen unterhalb der peripheren Stromakruste, welche von einer histolytisch über jedem Loculus entstehenden Mündung perforiert wird. Am Grunde jedes Loculus kleinzelliges (ascogenes) Pseudoparenchym in etwa ebener Schicht oder als Basalpolster, worin die Asci mit ihren Füßen eingesenkt sind.

Asci stets dick- und derbwandig (bitunicat), über dem Fuß etwas verjüngt, oben abgerundet, sonst zylindrisch, 45 bis 130 \times 8 bis 18 μ .

Ascosporen meist zu acht, auch zu 4, gelegentlich zu 16 oder (sehr selten) mehr im Ascus, 14 bis 34 \times 4,5 bis 14 μ , hyalin oder gefärbt, meist zweizellig, doch auch ein- oder mehrzellig-querseptiert, falls septiert, am (einzigsten oder deutlichsten) Septum eingeschnürt.

Nährsubstrat: abgestorbene Zweige, gelegentlich daran haftende Blätter.

Verbreitung: nordhemisphärisch-extratropisch; besonders in wärmeren Zonen Gebirge bevorzugt.

Nebenfruchtformen: vom Typus *Dematium pullulans*, *Cladosporium*, *Sy-stremmopsis* (mit Sproßzellen) und *Asteromellopsis* (mit Mikrokonidien) — vgl. auch Seite 371).

7. Systematische Stellung von *Dothidea* Fr.

Dothidea Fr. umfaßt zweifellos Ascomyceten (= Klasse). Durch den Bau ihrer Asci gibt sie sich als zu den *Bitunicatae* (LUTTRELL, 1951. = Unterklasse *Loculoascomycetes* LUTTRELL, 1955) gehörend zu erkennen und zeigt auch die für die damit identischen *Ascoloculares* (NANNFELDT, 1932) charakteristische Entwicklung der Fruchtschicht.

Bezüglich der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Reihe wären die Namen *Dothideales* (Lindau) Höhn. und *Pseudosphaeriales* Th. et Syd. zu diskutieren. Bereits MÜLLER und VON ARX (1950) konnten jedoch neue Argumente für die vorher von PETRAK (1923) und GÄUMANN (1949) vertretene Meinung liefern, wonach sich zwischen den beiden Typusgattungen *Dothidea* Fr. und *Wettsteinina* Höhn. (*Pseudosphaeriaceae* Höhn. = Typusfamilie der *Pseudosphaeriales*) in der Entwicklung der Fruchtschicht keine Unterschiede finden lassen, die eine Verteilung auf zwei verschiedene Reihen rechtfertigen würden. Der Hauptunterschied sollte darin bestehen, daß die Loculi bei *Wettsteinina* „monask“ sind, d. h. zwischen den Asci bleibt Stromagewebe erhalten, während die Loculi bei *Dothidea* zahlreiche Asci enthalten. Nach HESS und MÜLLER (1951) wachsen jedoch auch die Asci von *Dothidea* einzeln in das Stromagewebe hinein und resorbieren es erst später. Der Unterschied würde sich damit auf ein nurmehr quantitatives Merkmal reduzieren. Vor allem existieren Übergänge zwischen diesen beiden Extremen. *Dothideales* (Lindau) Höhn. und *Pseudosphaeriales* Th. et Syd. müssen also als synonym betrachtet werden. GÄUMANN (1949) und MÜLLER und VON ARX (1950) bevorzugten den letzteren Namen, und das erscheint wegen dessen relativ klarerer Umschreibung berechtigt.

Als Typusgattung der *Dothideaceae* Nke. hat *Dothidea* in ihrer eigenen Familie nach MÜLLER und VON ARX (1950) nur wenige Verwandte. Am nächsten steht dort noch *Scirrhia* Nke., die aber im Bau (und vermutlich auch in der Entwicklung) des Stromas von *Dothidea* erheblich abweicht. *Euryachora* Fuck. und *Omphalospora* Th. et Syd. haben kleine, teilweise eigenartige (apiospore) Ascosporen. *Platychora* Petr. ist wohl eine *Venturiaceae* und zeichnet sich mit dieser Familie durch Form, Bauart und Färbung der Ascosporen aus. Auch die vorher genannten Gattungen stehen anderen Familien der *Pseudosphaeriales* (*Mycosphaerellaceae*, *Pseudosphaeriaceae*) näher als *Dothidea* Fr. Da *Microcyclus* Sacc. und *Cocoidella* Höhn. (MÜLLER und SANWAL, 1954) durch die bei ihnen ausgebildeten fußförmigen Basalstromata von *Dothidea* Fr. ebenfalls deutlich abweichen, ist nicht ausgeschlossen, daß die *Dothideaceae* infolge der fortschreitenden Ausweitung der verwandten, jüngeren Familien monotypisch werden. Gegenüber den erwähnten Formen zeichnet sich die Gattung *Dothidea* Fr. durch das intramatrikal angelegte Hypostroma, das in ganzer Breite aufgewachsene, hervorbrechende, eigentliche Stroma mit seinem mächtig entwickelten, steril bleibenden basalen Teil und die stets zahlreichen Loculi mit je zahlreichen Asci im fertilen, peripheren Teil aus.

Nummehr können auch die im Abschnitt A genannten, vom Namen *Dothidea* abgeleiteten Begriffe diskutiert werden. Soweit sie den Entwicklungstypus kennzeichnen sollten, erscheint die Benutzung von „Dothideaceen-“, „dothideal“ usw. überflüssig und irreführend. Ableitungen von „*Dothideoideae*“ und ähnlichen Wörtern sind noch weniger berechtigt, weil Taxa mit diesen Namen nicht bestehen. Für „Dothithecium“ ist das besser bekannte Gleichwort „Pseudothecium“ (für Stromata mit in der Regel nur einem Loculus, also nicht für *Dothidea*) zu wählen. „Dothideale Konidienträger“ könnten falsch verstanden werden, zumal in der Gattung *Dothidea* Fr. die Konidien fast nie an Traghyphen, sondern anders (Sprossung, Histolyse) entstehen.

Zusammenfassung

Der Gattungsname *Dothidea* Fr. wird nach Erörterung seiner Geschichte (A 2) und Nomenklatur (C 1) als gültig erkannt. *Plowrightia* Sacc. und *Systemma* Th. et Syd. sind jüngere Synonyme. Als Gattungstypus hat *Dothidea sambuci* Fr. zu gelten.

Dothidea Fr. ist Typusgattung der *Dothideaceae* Nke., die zu den *Pseudosphaeriales* Th. et Syd. [Synonym: *Dothideales* (Lindau) Höhn.] innerhalb der *Bitunicatae* unter den Ascomyceten gehören (C 7).

Acht Arten werden als gattungszugehörig betrachtet. Zwei davon sind omnivor und wurden früher vor allem deshalb auch unter zahlreichen anderen Namen beschrieben (B 1, 2). Fünf Species sind an bestimmte Wirtsgattungen gebunden (B 4 bis 8). *Dothidea Muelleri*, die als neu zu beschreiben war, kommt nur auf *Daphne striata* Tratt. vor (B 3).

Die Arten unterscheiden sich nur teilweise morphologisch, zum anderen Teil lassen sie sich auf Grund ihrer Wirtsspezifität oder gleichermaßen nach Merkmalen ihrer Reinkulturen abgrenzen (B II).

Nebenfruchtformen sind als Sproßzell- und Mikrokonidien-Fruktifikationen ausgebildet und in der Gattung allgemein verbreitet (C 2 b). Sie eignen sich nicht zur Unterscheidung der Arten.

Zahlreiche für alle Arten übereinstimmende Merkmale und Eigenschaften charakterisieren die Gattung als systematische Einheit. Das kommt in der Morphologie der Haupt- und Nebenfruchtformen (C 2, 6), in der Zytologie (C 3) und Ökologie (C 4), sowie in Reinkulturen (C 5) zum Ausdruck.

Die Arten sind stenözisch (C 4), weitgehend heterotroph (C 5 d), kälte liebend — wärmeempfindlich und stenotherm (C 5 e). Es sind Saprophyten oder schwache, fakultative Wundparasiten (C 4).

Die Gattung ist extratropisch über große Teile der nördlichen Hemisphäre und besonders in den Gebirgen allgemein verbreitet (B I).

Summary

After discussion of the history (A 2) and nomenclature (C 1), the valid generic name *Dothidea* Fr. is accepted. Type species of the genus is *Dothidea sambuci* Fr. *Plowrightia* Sacc. and *Systemma* Th. et Syd. are synonymous.

Dothidea Fr. is the type genus of the *Dothideaceae* Nke. which belongs to the *Pseudosphaeriales* Theiss. et Syd. [Synonym: *Dothideales* (Lindau) Höhn.] within the *Bitunicatae* of the Ascomycetes (C 7).

Eight species are considered as belonging to the genus. Two have a wide host range and therefore had been described under numerous other names (B 1, 2). Five are specialised with respect to their host genera (B 4—8). The other, *Dothidea Muelleri* only found on *Daphne striata* Tratt., has been described for the first time (B 3).

Species differentiation is based on morphology or a combination of host specificity and cultural characteristics (B II).

All species produce asexual bud cell- and microconidial-fructifications; these cannot be used to distinguish between them (C 2 b).

The species of the genus show many characters in common i. e. in morphology of the sexual and asexual stages (C 2, 6), cytology (C 3), ecology (C 4) and in pure culture (C 5).

The species are ecologically exacting (stenozoïc), heterotrophic and grow over a low and narrow temperature range (C 5 d, e). They are saprophytes or weak, facultative wound parasites (C 4).

The genus is generally distributed in the extra-tropical regions of the northern hemisphere, especially in mountainous parts (B I).

Literaturverzeichnis

- ARNAUD, G., 1918: Les Astérinées. Montpellier.
- DE BARY, A., 1866: Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig.
- BÄUMLER, J. A., 1891: Fungi Schemnitzenses. Ein Beitrag zur ungarischen Pilzflora. III. Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien 41, 660—676.
- BERKELEY, M. J., 1860: Outlines of British Fungology. London.
- BREFELD, O., und F. VON TAVEL, 1891: Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, 10. Heft, Ascomyceten, 157—378.
- BUBÁK, F., und J. E. KABÁK, 1915: Siebenter Beitrag zur Pilzflora von Tirol. Ann. Myc. 13, 107—114.
- DE CANDOLLE, A. P., 1815: Flore française 6. Paris.
- CHEVALLIER, F. F., 1826: Flore générale des environs de Paris. Paris.
- CLEMENTS, F. E., and C. L. SHEAR, 1931: The Genera of Fungi. New York.
- COOKE, M. C., 1871: Handbook of British Fungi. London & New York.
- —, 1892: Handbook of Australian Fungi. London.
- DOIDGE, E. M., 1950: The South African Fungi and Lichens to the End of 1945. Bothalia 5, 1—1094.
- DUBY, J. E., 1830: Botanicon Gallicum. Ed. II, 2. Paris.
- ELLIS, J. B., and B. M. EVERHART, 1892: The North American Pyrenomycetes. Newfield.
- FAIRMAN, CH. E., 1918: New or Noteworthy Ascomycetes and Lower Fungi from New Mexico. Mycologia 10, 239—264.
- FELTGEN, J., 1901: Vorstudien zu einer Pilzflora des Großherzogtums Luxemburg. Nachträge II. Luxemburg.
- FRIES, E. M., 1818: Observationes mycologicae 2. Hauniae.
- —, 1821—1832 b: Systema Mycologicum. Vol. 1 (1821); 2¹ (1822); 2² (1823); 3¹ (1829); 3² (1832 a); Elenchus Fungorum 1 (1828 a); 2 (1828 b); Index (1832 b).
- —, 1849: Summa vegetabilium Scandinaviae, Sectio posterior. Leipzig.
- FUCKEL, L., 1869: Symbolae mycologicae. Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Pilze. Jahrb. Nassauisch. Ver. f. Naturk. 23—24, 1—459.

- —, 1871: Erster Nachtrag. l. c. 25—26, 287—345.
- —, 1873: Zweiter Nachtrag. l. c. 27—28, 1—99.
- GÄUMANN, E., 1949: Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. Basel.
- —, C. ROTH und J. ANLIKER, 1934: Über die Biologie der *Herpotrichia nigra* Hartig. Z. Pflanzenkrankh. 44, 97—116.
- GREVILLE, R. K., 1826: Scottish Cryptogamic Flora 4. Edinburgh.
- HESS, H., und E. MÜLLER, 1951: Zur Entwicklungsgeschichte von *Dothidella insculpta* (Wallr.) Theiss. et Syd. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 61, 5—34.
- VON HÖHNEL, F., 1907: *Wettsteinina* n. g. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. 116, 126—129 (Fragmente zur Mykologie Nr. 128).
- —, 1909: Revision der Myrangiaceen und der Gattung *Saccardia*. l. c. 118, 75—102 (Fragmente zur Mykologie Nr. 244).
- —, 1917: Über die Benennung, Stellung und Nebenfruchtformen von *Sphaerella* Fries. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 35, 627—631.
- HOGGAN, J. A., 1927: The Parasitism of *Plowrightia ribesia* on the Currant. Trans. Brit. Myc. Soc. 12, 27—44.
- HRUBY, J., 1929: Die Pilze Mährens und Schlesiens. Hedwigia 68, 119—190.
- International Code of Botanical Nomenclature, 1952. Utrecht.
- DE JACZEWSKI, A., 1895: Les Dothidéacées de la Suisse. Bull. Soc. Myc. France 11, 155—195.
- KARSTEN, P. A., 1878: Symbolae ad Mycologiam Fennicam. IV. Meddel. Soc. pro Fauna et Flora Fennica 2, 171—183.
- KEITT, G. W., and M. H. LANGFORD, 1940: A Preliminary Report on Variability and Inheritance in *Venturia inaequalis*. Phytopathology 30, 452—453.
- LILLY, V. G., and H. L. BARNETT, 1951: Physiology of the Fungi. New York—Toronto—London.
- LIND, J., 1913: Danish Fungi. Copenhagen.
- LINDAU, G., 1897: *Pyrenomycetinae* in: ENGLER und PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig.
- LINDGREN, R. M., 1942: Temperature, Moisture, and Penetration Studies of Wood-Staining *Ceratostomellae* in Relation to Their Control. Techn. Bull. No. 807 U. S. Dept. Agr. Washington.
- LUTTRELL, E. S., 1951 a: The Morphology of *Dothidea collecta*. Am. J. Bot. 38, 460—471.
- —, 1951 b: Taxonomy of the Pyrenomycetes. Univ. Missouri Stud. 24, No. 3. Columbia.
- —, 1955: The Ascstromatic Ascomycetes. Mycologia 47, 511—532.
- MILLER, J. H., 1928: Biologic Studies in the *Sphaeriales*. I. Mycologia 20, 187—213; II. l. c. 305—339.
- —, 1949: A Revision of the Classification of the *Ascomycetes* with Special Emphasis on the *Pyrenomycetes*. Mycologia 41, 99—127.
- MÜLLER, E., und J. A. VON ARX, 1950: Einige Aspekte zur Systematik pseudosphärialer Ascomyceten. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 60, 329—397.
- —, und W. LOEFFLER, 1957: Über die Gattung *Clathridium* (Sacc.) Berl. Sydowia 11 (im Druck).
- —, und B. D. SANWAL, 1954: Über die Gattungen *Microcyclus* Sacc., *Coccoidella* v. Höhn., *Coccodothis* Theiss. et Syd. und *Coccodothella* Teiss. et Syd. Sydowia 8, 231—244.
- NANNFELDT, J. A., 1932: Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. Uppsala.
- DE NOTARIS, G., 1841: *Micromycetes Italici novi vel minus cogniti*. Dec. I. Mem. Accad. Torino, Ser. II, 3, 55—82.
- —, 1849: Dec. V. l. c. 10, 333—350.
- ORTON, C. R., 1924: Studies in the Morphology of the Ascomycetes I. The Stroma and the Compound Fructification of the *Dothideaceae* and Other Groups. Mycologia 16, 49—95.

- PETRAK, F., 1919: Mykologische Notizen. I. Ann. Myc. 17, 59—100.
 — —, 1920: Der mykologische Nachlaß JOSEF JAHNS, ein Beitrag zur Pilzflora des Egerlandes. I. c. 18, 105—135.
 — —, 1922 a: Beiträge zur Pilzflora von Albanien. I. c. 20, 1—28.
 — —, 1922 b: Beiträge zur Kenntnis der Pilzflora der südlichen Alpenländer und Norditaliens. I. c. 20, 126—159.
 — —, 1923 a: Mykologische Notizen. V. I. c. 21, 1—69.
 — —, 1923 b: Beiträge zur Pilzflora von Sternberg in Mähren. I. I. c., 107—132.
 — —, 1923 c: Mykologische Notizen. VI. I. c., 182—335.
 — —, 1924: Mykologische Notizen. VII. I. c. 22, 1—182.
 — —, 1925: Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentralkarpathen. Hedwigia 65, 179—330.
 — —, 1931: Fungi Adeani. Ein Beitrag zur Pilzflora Bayerns und der angrenzenden Länder. Kryptogamische Forschungen, hsg. Bayer. Bot. Ges. München 2².
 — —, 1936: Beiträge zur Pilzflora der Balkanhalbinsel. Ann. Myc. 34, 211—236.
 — —, 1947 a: Über *Placostromella* n. gen. und die Gattung *Placostroma* Theiss. et Syd. Sydowia 1, 9—11.
 — —, 1947 b: Kritische Studien über chinesische Pilze. I. c., 332—377.
 — —, 1951: Über die Gattungen *Hendersonula* Speg. und *Hendersonulina* n. gen. I. c. 5, 418—422.
- RABENHORST, L., 1844: Deutschlands Kryptogamen-Flora. Leipzig.
- ROUPPERT, K., 1912: Grzyby, zebrane w Tatrach, Beskidzie Zachodnim i na Pogórze. Spraw. Kom. Fizj. Akad. Um. Krakow 46, 1—21.
- SACCARDO, P. A., 1878: *Michelia* 1, p. 331. Patavii.
 — —, 1883: *Sylloge Fungorum* 2. Patavii.
 — —, 1884: *Sylloge Fungorum* 3. Patavii.
 — —, 1915: *Notae mycologicae*. Ser. XIX/I. Fungi Noveboracenses (St. New York et Mass.) a cl. H. House imprimis collecti. Ann. Myc. 13, 115—138.
 — —, e F. CAVARA, 1900: *Funghi di Vallombrosa*. N. Giorn. bot. ital. (N. S.) 7, 272—310.
- DE SCHLECHTENDAL, D. F. L., 1824: *Flora Berolinensis* 2. Berolini.
- SHEAR, C. L., 1929: The problem of a natural classification of the Ascomycetes. Proceed. Internat. Congr. Plant Sci., Ithaca, New York, 1926, 2, 1618—1626.
 — —, 1936: Uniformity and Stability of Mycological Nomenclature. *Mycologia* 28, 337—346.
- SYDOW, 1936: *Mycotheca Germanica* Fasc. LVII—LX (No. 2801—3000). Ann. Myc. 34, 387—401.
- SYDOW, H. und P., 1909: *Micromycetes japonici*. Ann. Myc. 7, 168—175.
- SYDOW, H., J. H. MITTER et R. N. TANDON, 1937: *Fungi indici*. III. I. c. 35, 222—243.
 — —, und F. PETRAK, 1922: Ein Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora Nordamerikas, insbesondere der nordwestlichen Staaten. I. c. 20, 178—218.
- THEISSEN, F., und H. SYDOW, 1915: *Die Dothideales*. I. c. 13, 149—746.
- TULASNE, L. R., et C. TULASNE, 1863: *Selecta Fungorum Carpologia*. Parisiis.
- VLEUGEL, J., 1911: Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora in der Umgegend von Umeå. *Svensk. Bot. Tidskrift* 5, 325—350.
- WAKEFIELD, E. M., 1940: *Nomina generica conservanda*. Contributions from the Nomenclature Committee of the British Mycological Society. III. Trans. Brit. Myc. Soc. 24, 282—293.
- WALLROTH, K. F. W., 1833: *Flora Cryptogamica Germaniae* 2. Norimbergae.
- WINTER, G., 1880: *Mykologisches aus Graubünden* (Schluß). Hedwigia 19, 173—178.
 — —, 1887: *Die Pilze Deutschlands, Österreichs und der Schweiz* (Ascomyceten); in RABENHORSTS *Kryptogamen-Flora*, 2. Aufl., 1², Leipzig.
- WOLF, F. A., and F. T. WOLF, 1947: *The Fungi in Two Volumes* 2. New York.
- WORONOW, G., 1910: *Contribuciones ad Mycofloram Caucasi*. I. Tiflis.
- WRÓBLEWSKI, A., 1922: *Les champignons recueillis par J. KRUPA*. Kosmos 47, 39—51.

Lebenslauf

9. 3. 1923 Geboren in Mumsdorf (Thüringen, Deutschland).
- 1929—1941 Volks- und Mittelschule, Berufsausbildung und Fachschule in Thüringen.
- 1941—1945 Kriegsdienst.
- 1945—1951 Lehrerseminar und Schuldienst in Thüringen.
- 1951—1955 Biologie-Studium, Diplomarbeit im Institut für Allgemeine Botanik der Universität Jena, Direktor Prof. Dr. H. WARTENBERG. Diplom im Oktober 1955.
- Seit 1955 Promotionsarbeit und einige andere wissenschaftliche Arbeiten im Institut für spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich, Direktor Prof. Dr. E. GÄUMANN.