

Zur Biologie von
Octospora libussae und *O. humosa*,
zwei im Moosprotonema wachsenden Pezizales

von

P. Döbbeler

Institut für Systematische Botanik, Menzingerstr. 67, D-8000 München 19

und

H. Itzerott

Büchelhaube 7, D-6718 Grünstadt

Mit 3 Abbildungen

Zusammenfassung: *Octospora libussae* und *O. humosa* bilden Apothecien in fädigen Dauerprotonemata. *O. libussae* befällt das Protonema mit für die Gattung typischen Appressorien und Haustorien, während *O. humosa* bei *Pogonatum aloides* Gallen verursacht, die an Gemmen erinnern. Die infizierenden Hyphen und ihre Wirtszellen werden beschrieben und abgebildet.

Summary: *Octospora libussae* and *O. humosa* are closely associated with persistent filamentous protonemata. *O. libussae* infects the protonema by appressoria and haustoria typical for the genus. *O. humosa* causes rhizoid galls on *Pogonatum aloides* which resemble gemmae. The host-parasite interface is described and illustrated.

Die Vertreter der operculaten Discomyceten-Gattung *Octospora* parasitieren vorwiegend auf den unterirdischen Rhizoiden acrocarper Laubmoose, in deren Rasen sie fruktifizieren. Einige wenige Sippen bilden stets Apothecien in fädigen Protonemata, ohne daß bisher die Ursache der Vergesellschaftung nachgewiesen wäre. Sofern es sich tatsächlich um Moosparasiten handelt, wäre durchaus eine Infektion der Zellen des Protonemas zu erwarten, als dessen Differenzierungen Chloronema, Caulonema und Rhizoiden zu betrachten sind (Nishida 1978).

Mehrere Funde der ganz unscheinbaren *Octospora libussae* und *O. humosa* mit auffallenderen Apothecien während der langen Regenperiode im Frühsommer des Jahres 1980 erlaubten es, den Beziehungen zwischen den Moosen und den mit ihnen zusammenlebenden Pilzen an Hand des Hyphenverlaufs nachzuspüren.

***Octospora libussae* Svrček & Kubická**

Abb. 1, 2

auf unbestimmtem Protonema

(Apothecien 400-800 μm im Durchmesser, rosa; Sporen 14-18 \times 9,5-12 μm , ellipsoidisch, glatt, mit 1 großen Öltropfen, 1reihig, zu 8; vergl. Itzerott 1977.)

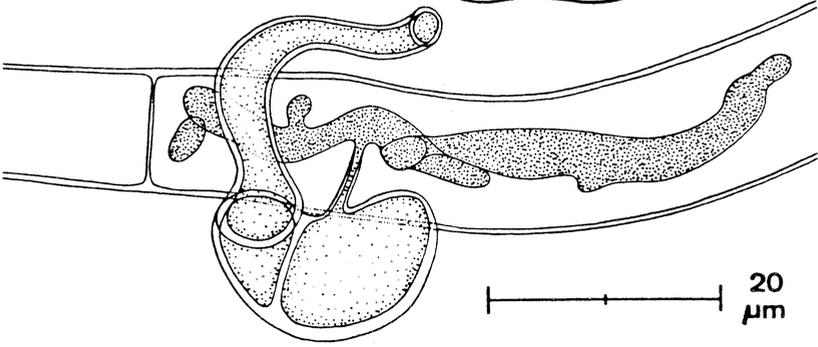
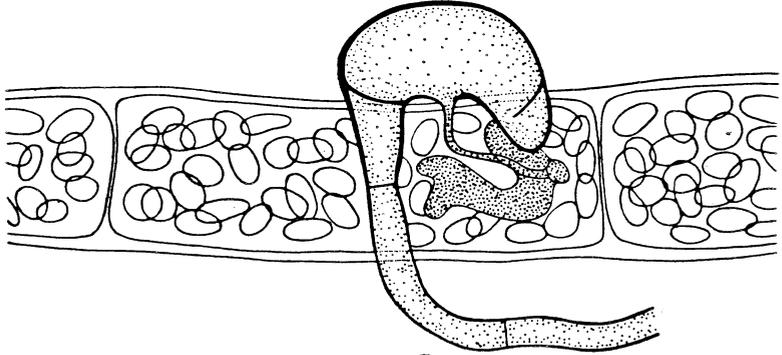
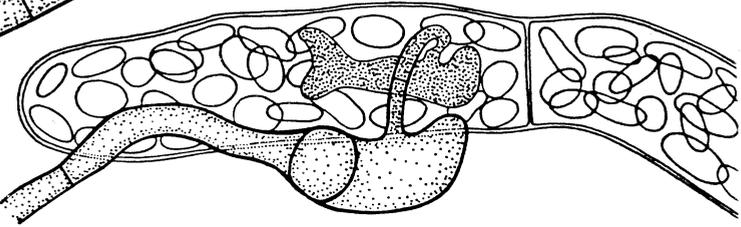
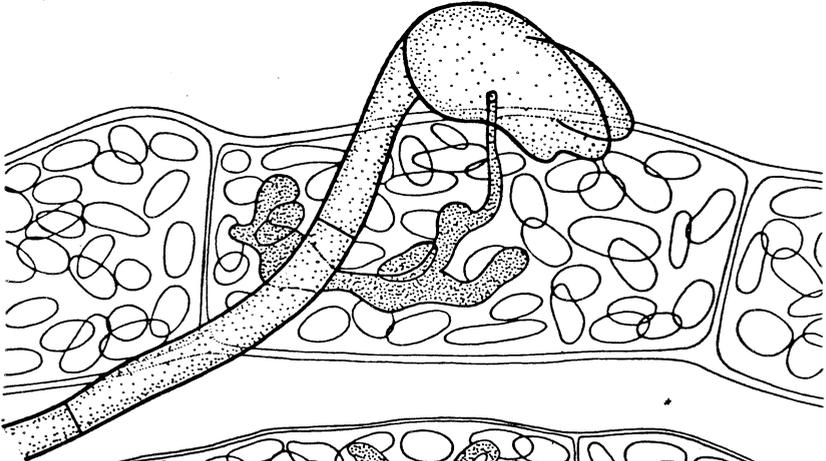
Hyphen 2-4,5(-7) μm dick, dünnwandig, mit Durchwachsungen, regellos zwischen den Protonema-Fäden verlaufend.

Appressorien etwa 15-20(-24) \times 8,5-11(-14) μm , variabel, meist annähernd elliptisch in Aufsicht, mit seitlichen oder apikalen Auswüchsen, die durch Septen abgegrenzt werden, 1- bis 3(4)zellig, den Protonema-Zellen dicht aufliegend, Wand bis 2 μm dick, bisweilen geschichtet. — Perforationshyphe einer mittleren Appressorienzelle entspringend, von wenig Wandmaterial der Wirtszelle umhüllt, Lignituberröhre bis 13 μm lang, 3(-6) μm dick, gerade oder gebogen. — Haustorien bis 50 und mehr μm lang, dickfädig oder lappig, verzweigt, septiert. — Kerne im Myzel karminophil, zu 2 oder wenigen pro Zelle.

Protonema-Zellen 10-23 μm dick, selbst solche mit mächtigen Haustorien zumindest zunächst offensichtlich ungeschädigt. — Das Protonema überzieht watteartig mehr oder weniger geschlossen sandiges Substrat. Eingesprengt finden sich junge Moospflänzchen, die wir nicht sicher ansprechen können.

Untersuchte Belege: Rheinland-Pfalz, Kr. Bad-Dürkheim/Weinstr.: Bischofswald bei Kleinkarlbach, H. Itzerott, 21.VI.1980 (Dö 3472) sowie 25.VI.1980 (Dö 3473 in M). Höningen, 10.VII.1980 H. Itzerott (Dö 3474 in M).

Abb. 1. *Octospora libussae* (verschiedene Aufsammlungen): den Protonema-Zellen aufliegende Appressorien mit Perforationshyphen und Haustorien im Zellinneren zwischen Chloroplasten.



20
μm

Damit erweist sich auch das in seinem Aufbau von der eigentlichen Moospflanze so grundverschiedene Protonema, das Widder (1967) veranlaßte, die Bezeichnung Kolposporophyt für diesen seiner Meinung nach eine eigene Generation darstellenden Ontogenieabschnitt einzuführen, für Parasitenbefall durch Höhere Pilze geeignet. *Octospora libussae* erweitert nicht nur beträchtlich die Biologie der Moosbewohner im allgemeinen, sondern auch die der Octosporen, deren Infektionen bei Laubmoosen bisher nur an Rhizoiden und Blattzellen bekannt waren. Wie bei der Bildung von Gemmen am Protonema (Edwards 1978) sind auch hier ausdauernde Vorkeime erforderlich.

Octospora humosa bildet zwar ebenfalls Apothecien im Dauerprotonema, weicht aber durch den Befall der unterirdischen Rhizoiden ab. Diese Zellfäden werden nicht einfach wie bei den bisher untersuchten acrocarpen Wirten angezapft, sondern zu schon bei mittlerer Lupenvergrößerung (40mal) erkennbaren Auftreibungen veranlaßt.

***Octospora humosa* (Fr. ex Pers.) Dennis, coll.**

Abb. 3

auf *Pogonatum aloides* (Hedw.) P. Beauv. (dichtes Dauerprotonema mit eingesprengten jungen Pflänzchen).

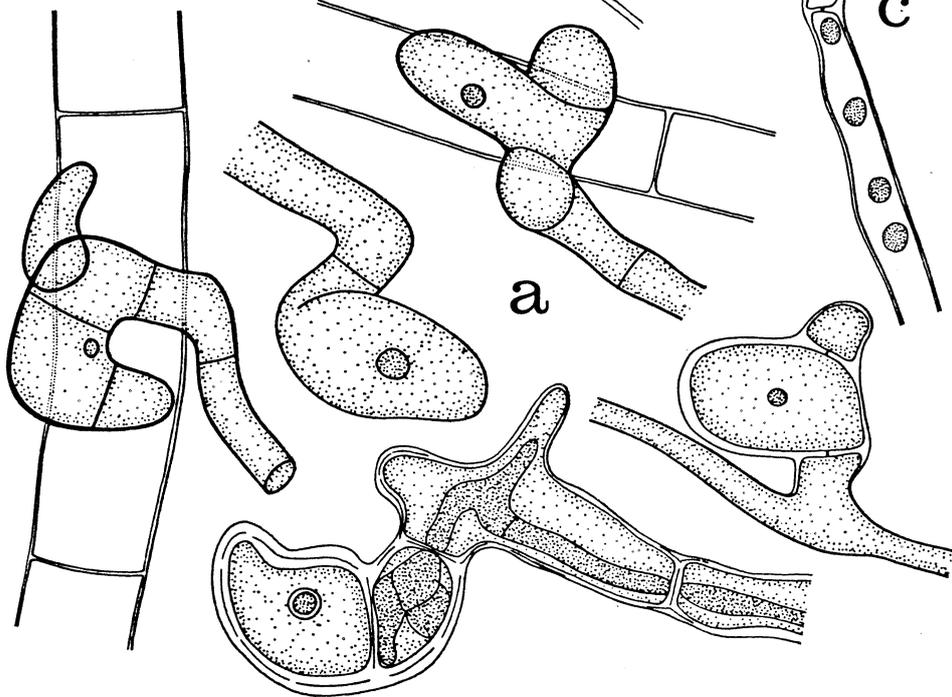
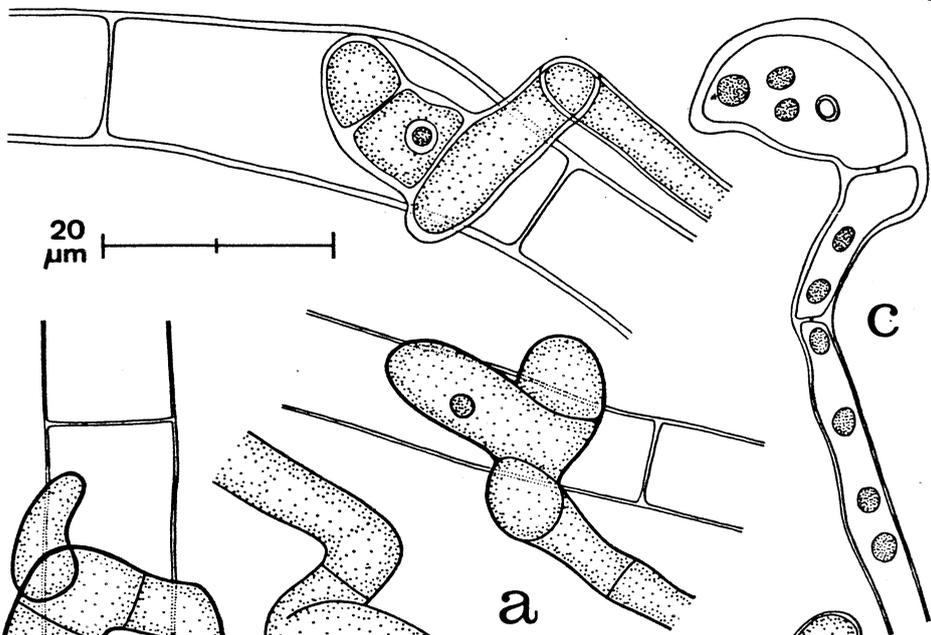
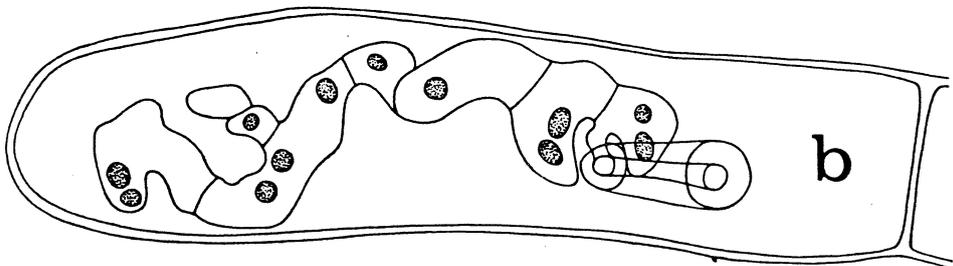
(Apothecien 1-2 mm im Durchmesser, fleischfarben; Sporen 18,5-22 × 12-13 µm, breit ellipsoidisch, glatt, mit 1 oder 2 großen Öltropfen, 1reihig, zu 8; vergl. Dennis & Itzerott 1973, Itzerott 1977.)

Hyphen 5-10 µm im Durchmesser, mit z.T. dicken, geschichteten Wänden, Durchwachsungen vorhanden, regellos zwischen den Rhizoiden verlaufend, an der Gallenbasis knäuelig verschlungen.

Gallen* annähernd kugelig oder keulenförmig, zunächst glasklar bis weißlich, später auch gebräunt, bisweilen durch zahlreiche Chloro-

*Es empfiehlt sich, den Rasen an der Unterseite auszuwaschen, und den Rhizoidenfäden in der Umgebung von Apothecien durchzumustern.

Abb. 2. *Octospora libussae* (verschiedene Aufsammlungen): a) Appressorien in Aufsicht, das unterste durchwachsen. - b) Zellkerne in einem Haustorium nach Färbung mit Karmineisessig. - c) Kerne in einem gestielten Appressorium.



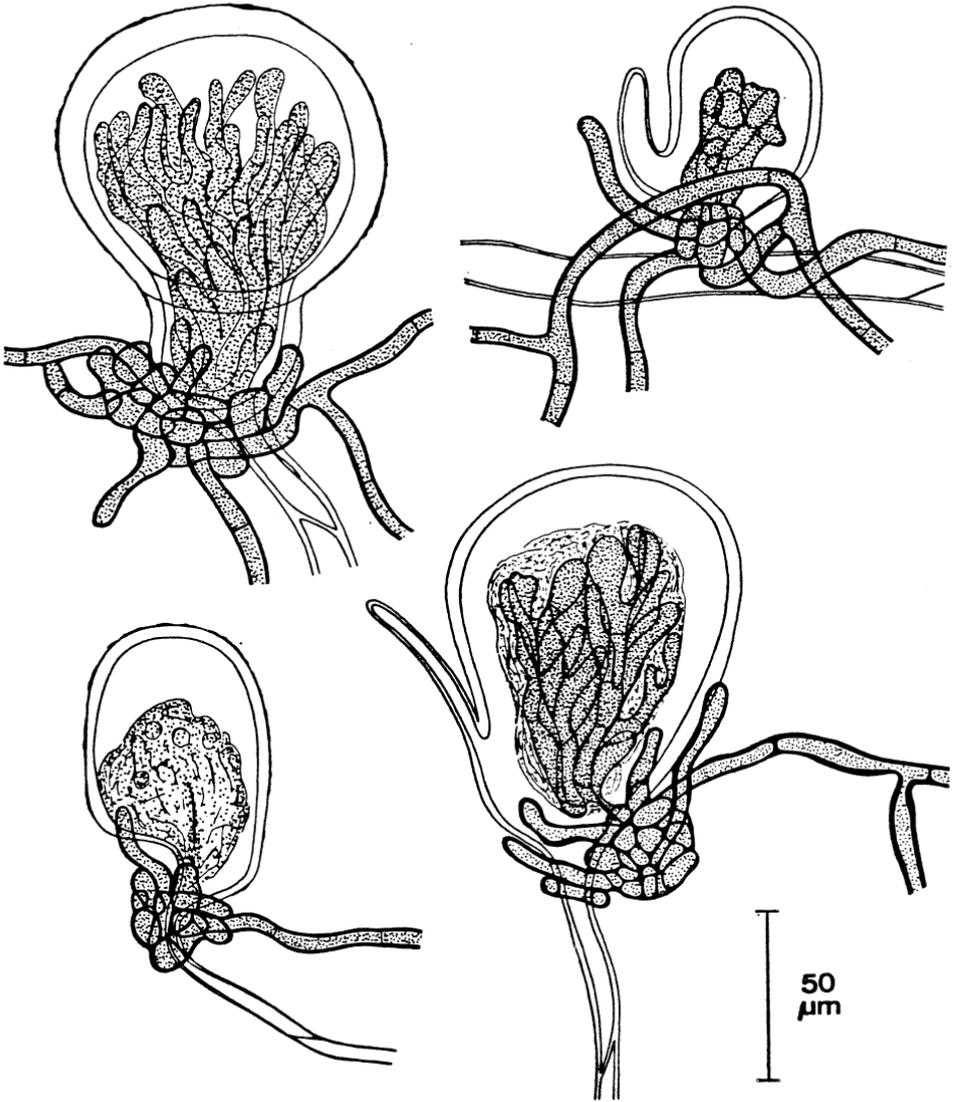


Abb. 3. *Octospora humosa* auf *Pogonatum aloides*: Rhizoidgallen mit Hyphenknäueln an der Basis und Haustorien im Inneren.

plasten im Inneren grünlich (sofern nahe der Erdoberfläche gebildet), neben sehr kleinen alle Übergangsformen bis zu solchen mit einem Durchmesser von 350 μm , an der Basis stets verschmälert und in ein etwa 7-16 μm dickes Rhizoid auslaufend, Wand der größeren 10-25 μm dick, oft deutlich geschichtet und mit grusigen Auflagerungen.

Haustorien mehrfach dichotom verzweigt, Lappen 3-10 μm dick, septiert, dünnwandig bis mäßig verdickt, verbunden mit dem Myzel durch nur eine (immer?) feine Perforationshyphe an der Gallenbasis meist in dem Bereich, in dem sich das Rhizoid erweitert.

Untersucher Beleg: Rheinland-Pfalz, Kr. Bad-Dürkheim/Weinstr., Pfälzer Wald, Saupferch, 8. VII. 1980, H. Itzerott (Dö 3475 in M).

Das Plasma der Hyphen und des Rhizoids nahe der Infektionsstelle sowie insbesondere das des Haustoriums zeichnet sich durch intensive Anfärbbarkeit mit Lactophenol-Baumwollblau aus. Vollreife Gallen weisen große, in zahlreiche Lappen gegliederte und einen Durchmesser von 300 μm erreichende Saugorgane auf.

Mit der *Pogonatum* besiedelnden *Octospora humosa* wird ein zweiter Gallbildner unter den bryophilen Humariaceen bekannt.* Die von *O. wrightii* auf dem pleurocarpen *Amblystegium serpens* induzierten annähernd kugeligen, bis etwa 60 μm im Durchmesser erreichenden Anschwellungen der Rhizoiden unterscheiden sich vor allem durch einen gewöhnlich geschlossenen Hyphenmantel, von dem aus an mehreren Stellen vermittels Perforationshyphen Haustorien ins Innere getrieben werden (Döbbeler 1979). Hier hingegen fehlt eine Hyphenhülle, und die Infektion erfolgt nur von einer Stelle, nämlich dem Hals der Galle — Unterschiede genug, um einen eigenen Typ zu unterscheiden.

Der mögliche Einwand, wie denn in dem dichten Rhizoidenfild mit Sicherheit eine Verbindung zwischen Hyphen und Rhizoiden, zwischen jenen wiederum und *Octospora*-Apothecien, zwischen diesen und *Pogonatum*-Pflanzen auszumachen sei, bedarf einiger Bemerkungen, zumal Whitehouse (1966) bei der ähnlich schwierigen Frage, ob ein Moos *Tubera* bildet, Kulturversuche zur sicheren Be-

*Die Art verursacht auch bei *Polytrichum* mächtige Gallen, die den dochtartig verflochtenen Rhizoiden aufsitzen.

urteilung für erforderlich hält. Zunächst einmal macht man sich von der Dichte und Mächtigkeit des Rhizoidenfilzes kaum eine rechte Vorstellung: Wigglesworth (1947) übertreibt keineswegs, wenn er die unterirdischen Teile unter anderem von *Pogonatum aloides* für reicher entwickelt hält als die oberirdischen. Zum anderen können die farblosen Rhizoiden der Polytrichaceen (so auch Paul 1903) von den *Octospora*-Hyphen, deren Plasma abgezogen wurde, oftmals nur schwer zu unterscheiden sein. (Dieser Ähnlichkeit fiel übrigens auch Jaag 1933 zum Opfer, als er die *Botrydina*-Kügelchen für Verbände von Algen mit *Tetraphis pellucida*-Protonema statt mit Hyphen hielt, vergl. Geitler 1956.)

Als eindeutige Erkennungsmerkmale des *Octospora*-Myzels dienen die dünnen, senkrecht eingezogenen und von einem feinen Porus durchbohrten Septen in den Hyphen, ihre Durchwachsungen und Anastomosen. Aber auch der Infektionsapparat einschließlich der Haustorien stimmt im Prinzip mit dem der bisher untersuchten Octosporen überein, wengleich ein definiertes Appressorium durchweg fehlt. Daß das Myzel auch mit den in einiger Entfernung an der Oberfläche des Substrats gebildeten Apothecien zusammenhängt, läßt sich freilich direkt ebensowenig wie grundsätzlich bei den anderen Octosporen verfolgen. Eine Ausnahme machen die Octosporellen mit Fruchtkörpern und Myzel auf ein und demselben Lebermoosblatt (Döbbeler 1979, 1980). Dennoch kann an *Octospora* als Urheberin der Gallen kein Zweifel herrschen. Und *Pogonatum* als Gallenwirt in Frage zu stellen, stände im Widerspruch zu der unmittelbaren Beobachtung, die der reine, keine Begleitmoose aufweisende Rasen erleichtert.

Die Mißbildungen scheinen uns in mehrfacher Hinsicht Beachtung zu verdienen. Natürlich sind sie vor allem Gegenstand der Cecidiologie, die nur wenige, meist tierische Gallen auf Leber- und Laubmoosen kennt. Mani (1964) gibt überhaupt keine Mykocecidien für Bryophyten an. Buhr (1964, 1965) kennt nur einige Chytridiomyceten unter den pilzlichen Erregern. Des weiteren dürften die erstmals bei *Acrocarpen* nachgewiesenen Hypertrophien mit Höheren Pilzen als Verursachern die Aufmerksamkeit der Bryologen finden, da die Parasiten nur solche Vorgänge in Gang zu setzen vermögen, die sich in den Rahmen der erbmäßigen, morphogenen Fähigkeiten einer Pflanze einfügen (Buhr 1964: 12). Und schließlich erweisen sich auch die oper-

culaten Discomyceten mit *Octospora wrightii* und *O. humosa* als fähig zur Gallerregung. Es wäre schon merkwürdig, wenn sich diesen beiden Sippen nicht weitere zuordnen ließen.

Octospora libussae und *O. humosa* zeigen, wie wenig die Angabe "im Protonema gewachsen" über die Biologie aussagt, zumal diesen Symbionten scheinbare Protonema-Bewohner, in Wirklichkeit rein terrestrische oder lignicole Operculate (z.B. Arten von *Scutellinia*) mit derselben Ökologie gegenüberstehen. Am Prüfstein des Parasitismus entscheidet sich die Zugehörigkeit zu *Octospora* im weiteren Sinne.

Literatur

- BUHR, H. (1964, 1965) - Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas, Vol. 1 und 2. - Jena.
- DENNIS, R.W.G. & H. ITZEROTT (1973) - *Octospora* and *Inermisia* in Western Europe. - Kew Bull. 28: 5-23.
- DÖBBELER, P. (1979) - Untersuchungen an moosparasitischen Pezizales aus der Verwandtschaft von *Octospora*. - Nova Hedwigia 31: 817-864.
- DÖBBELER, P. (1980) - Moosbewohnende Ascomyceten IV. Zwei neue Arten der Gattung *Octosporella* (Pezizales). - Mitt. Bot. München 16: 471-484.
- EDWARDS, S.R. (1978) - Protonemal gemmae in *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. et Mohr. - J. Bryol. 10: 69-72.
- GEITLER, L. (1956) - *Botrydina* - keine Symbiose einer Alge mit einem Moosprotonema. - Österr. Bot. Z. 103: 469-474.
- ITZEROTT, H. (1977) - The genus *Octospora* and an attempt to solve its taxonomic problems. - Kew Bull. 31: 497-500.
- JAAG, O. (1933) - *Botrydina vulgaris* Bréb., eine Lebensgemeinschaft von Moosprotonemen und Grünalgen. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42: 169-185.
- MANI, M.S. (1964) - Ecology of plant galls. - The Hague.
- NISHIDA, Y. (1978) - Studies on the sporeling types in mosses. - J. Hatt. Bot. Lab. 44: 371-454.
- PAUL, H. (1903) - Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. - Bot. Jahrb. Syst. 32: 231-274.
- WHITEHOUSE, H.L.K. (1966) - The occurrence of tubers in European mosses. - Trans. Brit. Bryol. Soc. 5: 103-116.
- WIDDER, F.J. (1967) - Der Generationswechsel der Spermatophyten. - Aquilo, Ser. Bot. 6: 273-296.

WIGGLESWORTH, G. (1947) - Reproduction in *Polytrichum commune* L. and the significance of the rhizoid system. - Trans. Brit. Bryol. Soc. 1: 4-13.